

EVOLUCIÓN DE LA SOCIALIDAD, ESTRATEGIAS ALIMENTARIAS Y ANATOMÍA CRÁNEODENTAL EN LA SUBFAMILIA CANINAE

Evolution of Sociality, Diet, and Craniodental Anatomy in the Subfamily Caninae

JOAO MUÑOZ-DURÁN¹, Ph. D.; JESUALDO ARTURO FUENTES¹, M.Sc.

¹ Departamento de Biología, Universidad Nacional de Colombia, Sede Bogotá. Carrera 30 # 45-03, Edificio 421, Oficina 221, Bogotá, D.C., Colombia. jvmunozd@unal.edu.co

Presentado 19 de mayo de 2011, aceptado 13 de diciembre de 2011, correcciones 15 de diciembre de 2011.

RESUMEN

Los carnívoros sociales afectan parámetros poblacionales, ecología, comportamiento, y probabilidades de especiación y extinción de presas y otros carnívoros simpátricos. Así, los carnívoros sociales pudieron influenciar la evolución de la estructura y organización de las comunidades ancestrales y modernas de mamíferos. Por tanto, es importante identificar qué especies de carnívoros fósiles pudieron ser sociales y establecer cuándo, dónde y bajo qué contexto ecológico evolucionaron. Para esto se requiere determinar si existe alguna asociación entre la variación en rasgos morfológicos, susceptibles de ser preservados en el registro fósil, y diferencias en niveles de socialidad en carnívoros actuales. El objetivo de este trabajo fue establecer si existe alguna asociación entre la variación de la conformación y propiedades mecánicas cráneo dentales con diferencias en niveles de socialidad, hábitos alimentarios y sexo en cánidos modernos. Para esto utilizamos una muestra de 972 especímenes de 33 especies de cánidos. Los resultados indican que los cánidos sociales e hipercarnívoros presentan conformaciones y propiedades mecánicas que los diferencian del resto de especies de cánidos actuales, y que la variación morfológica de las regiones analizadas no está asociada con el sexo. Estos resultados sirven de base para determinar qué especies fósiles de la subfamilia Caninae pudieron ser sociales e hipercarnívoras. Los resultados también sugieren que la evolución de la socialidad está asociada con relaciones filogenéticas y depende de factores ecológicos, entre los últimos están abundancia de presas de gran tamaño y existencia de carnívoros simpátricos competidores.

Palabras clave: comportamiento social, hipercarnivoría, cánidos actuales, morfometría geométrica, morfometría tradicional.

ABSTRACT

Social carnivores affect population parameters, ecology, behavior and speciation, and extinction rates of their prey and other sympatric carnivores. Therefore, social carnivores may have influenced the evolution of the structure and organization of ancestral and modern mammal communities. Thus, it is important to identify what extinct carnivore

species may have been social and to determine when, where and under which environmental contexts they evolved. The first step is to establish if there is an association between morphological traits, susceptible of being preserved in the fossil record, and differences in the degree of sociality of present day carnivores. The aim of this research was to establish if there is an association between variation in shape and variables related to mechanical properties of the skulls, and differences in sociality level, diet and sex in modern canids. The sample included 972 specimens of 33 canid species. We analyzed the shape of the lateral side of the cranium, zygomatic arch, dentary bone and mandibular corpus, as well as 20 variables related to mechanical properties of the skull. Results suggest that hypercarnivorous social canids have shapes and mechanical properties that are different from other modern canids. We found that morphological variation is not affected by sex. Results may be used to identify extinct Caninae subfamily that were social and hypercarnivorous. Results also suggest that the evolution of sociality is dependent on phylogenetic relationships and ecological context, particularly the abundance of large prey and the presence of sympatric carnivores.

Key words: Social behavior, hypercarnivory, extant canids, geometric morphometrics, traditional morphometrics.

INTRODUCCIÓN

Comparados con otros mamíferos, las especies de carnívoros sociales afectan notoriamente parámetros poblacionales, variables de historia de vida, patrones de uso del hábitat, ecología y comportamiento de una gran diversidad de especies en sus respectivas comunidades (Muñoz-Durán, 2010). Este efecto se evidencia en escalas de tiempo ecológico y, a largo plazo, influye sobre las probabilidades de especiación y extinción de sus presas y de otras especies de carnívoros (Maier, 2001; Muñoz-Durán, 2002; van Valkenburgh *et al.*, 2003; Muñoz-Durán, 2010). Por tanto, la evolución de la socialidad en los carnívoros pudo ser un factor que moldeó la estructura y organización de comunidades ancestrales y modernas de mamíferos.

La evolución de los linajes de carnívoros sociales actuales está relacionada con la expansión de praderas y con el incremento en el comportamiento de manada de los ungulados durante el mioceno tardío en América del Norte (subfamilia Caninae) y Eurasia (Hyaenidae; Muñoz-Durán, 2002). La evidencia disponible sugiere que la socialidad en carnívoros modernos evolucionó como una estrategia para depredar sobre ungulados gregarios de gran tamaño y para mejorar las ventajas de competición intragremiales (MacDonald, 1983; Martin, 1989; Fanshawe y Fitzgibbon, 1993; Muñoz-Durán, 2002). Los beneficios que conlleva vivir en un grupo de animales que cooperan incluyen el cuidado y protección de juveniles y adultos incapacitados, la transferencia de información relevante mediante interacciones de enseñanza y aprendizaje, una mejor capacidad de defensa de recursos y del territorio, y colonización de ambientes adversos (MacDonald, 1983; Andersson, 1984; Avil, 1999; Maier, 2001; Muñoz-Durán, 2002; Muñoz-Durán, 2010). No obstante, los carnívoros sociales también son más propensos a procesos de extinción local debido al efecto combinado de la fuerte competencia intragremial, el efecto Allee y tamaños efectivos de población reducidos (Muñoz-Durán, 2002). Otros

factores propuestos que pueden afectar negativamente las probabilidades de sobrevivencia de carnívoros sociales, pero que aún deben ser probados de manera formal, son la especialización trófica y posiblemente una mayor probabilidad de dispersar enfermedades y parásitos (MacDonald, 1979; Courchamp *et al.*, 1999; van Valkenburgh, 1999).

Entre carnívoros, los cánidos son un grupo adecuado para avanzar en el estudio de la evolución de la socialidad y los efectos macroevolutivos de este rasgo. Las especies actuales de cánidos sociales (subfamilia Caninae) se caracterizan por vivir en grupos numerosos de individuos que pueden o no estar emparentados. Entre éstos, se establece una jerarquía de dominancia estricta, en la que macho y hembra alfa monopolizan la actividad reproductiva y los individuos de menor rango permanecen en el grupo como ayudadores no reproductivos. Estas manadas o clanes ocupan territorios que son activamente defendidos y además cazan, se alimentan y se refugian en grupo. La socialidad es un rasgo común entre los cánidos actuales y posiblemente también lo fue en los linajes extintos (Muñoz-Durán, 2002).

La familia Canidae se originó durante el eoceno medio y su historia se ha caracterizado por tres radiaciones sucesivas que dieron lugar a tres subfamilias: Hesperocyoninae, Borophaginae y Caninae (Wang, 1994; Tedford, 1995; Wang *et al.*, 1999). En la evolución de cada una de las tres subfamilias de cánidos se observa una tendencia a la aparición tardía de especies de tamaño grande con adaptaciones para hipercarnivoría y durofagia (Munthe, 1998; Wang *et al.*, 1999; van Valkenburgh *et al.*, 2003). Se ha sugerido que esta tendencia evolutiva podría estar asociada con la evolución de altos niveles de socialidad en la familia Canidae (van Valkenburgh *et al.*, 2003).

Las razones que sustentan la anterior afirmación derivan de la comparación de la anatomía y estrategias de cacería de félidos y cánidos hipercarnívoros. Los félidos poseen antebrazos largos, fuertes, flexibles y con garras recurvadas, afiladas y retráctiles, lo que les permite aferrarse y derribar a sus presas. Los félidos también poseen rostros cortos que les confieren ventajas mecánicas para la mordida y caninos redondeados que son utilizados para matar aplicando una única mordida profunda y contundente. Esto los capacita para la cacería de presas grandes en solitario y mediante estrategias de emboscada. En contraste, los cánidos poseen extremidades anteriores menos fuertes y con articulación radioulnar que no les permite supinar antebrazos. Además, los cánidos tienen garras romas, derechas y no retráctiles. Así, las extremidades de los cánidos resultan útiles en carreras prolongadas para perseguir presas, pero no para derribarlas y aferrarse a ellas (Gonyea y Ashworth, 1975; Bekoff *et al.*, 1984; Wang, 1993; van Valkenburgh *et al.*, 2003; Wang y Tedford, 2007; Polly, 2008; Slater *et al.*, 2009). Los cánidos deben capturar, sostener y matar a sus presas utilizando únicamente las mandíbulas (Gonyea y Ashworth, 1975; Bekoff *et al.*, 1984; Van Valkenburgh *et al.*, 2003; Slater *et al.*, 2009). En este aspecto los cánidos también presentan limitaciones comparados con los félidos, pues sus caninos angostos y comprimidos, y sus rostros alargados conllevan a ventajas mecánicas reducidas. Es por esto que los cánidos que depredan sobre vertebrados más grandes que ellos mismos (hipercarnívoros) cazan mediante persecuciones prolongadas y aplican múltiples mordidas desgarrantes (Radinsky, 1982; Bekoff *et al.*, 1984; van Valkenburgh y Ruff, 1987; van Valkenburgh y Koepfli, 1993; Maier, 2001; van Valkenburgh *et al.*, 2003). Sin duda, esta estrategia resulta más efectiva con el trabajo coordinado de un grupo que coopera. La variabilidad de estrategias alimentarias de los cánidos actuales puede ser evaluada a tra-

vés de su morfología craneal, en esta región se concentra la mayoría de presiones selectivas relacionadas con la captura y procesamiento del alimento (Radinsky, 1981; Slater *et al.*, 2009). Así, las especies hipercarnívoras deben presentar adaptaciones morfológicas que les permitan resistir el estrés mecánico que sobre el cráneo y los dientes imponen la cacería de presas grandes. Entre estas adaptaciones morfológicas están las mandíbulas profundas, músculos masticadores anchos, incisivos y caninos alargados, molares con superficies de maceración reducidas y bordes cortantes relativamente largos en las muelas carniceras. De las relaciones supuestas entre socialidad e hipercarnivoría se han derivado tres estudios en los que se ha utilizado la morfología craneal (van Valkenburgh y Koepfli, 1993), el tamaño corporal grande y la inhabilidad de supinar el extremo distal de las extremidades anteriores (van Valkenburgh *et al.*, 2003; Andersson, 2005) como indicadores de niveles de socialidad altos en cánidos actuales y extintos. Sin embargo, estos trabajos no han podido establecer una asociación directa entre características anatómicas y nivel de socialidad. Por un lado, el uso de rasgos cráneo-dentales para determinar hipercarnivoría y establecer el nivel de socialidad en cánidos extintos tiene una limitación importante: la dificultad de diferenciar entre cánidos sociales y especies solitarias con hábitos carroñeros (van Valkenburgh *et al.*, 2003). Desde el punto de vista de la anatomía funcional estos dos grupos presentan adaptaciones similares en términos de la morfología cráneo-dental (van Valkenburgh *et al.*, 2003). Por otro lado, la comparación de la anatomía cráneo-dental y la articulación del codo entre especies de cánidos pequeñas que se asumen no sociales y especies grandes supuestamente sociales arrojan resultados equívocos (Andersson, 2005). Esto se debe a la variación morfológica y ecológica observada al interior de la subfamilia Caninae. Dos especies rompen la regla entre la relación tamaño y socialidad: la primera es *Chrysocyon brachyurus*, una especie de gran tamaño y de extremidades con marcada elongación distal, que a la vez es solitaria y de hábitos omnívoros con fuerte tendencia a la insectivoría. La segunda es *Speothos venaticus*, una especie de tamaño mediano, con las extremidades proporcionalmente más cortas de todos los cánidos actuales, pero que además es marcadamente social e hipercarnívora. van Valkenburgh *et al.*, 2003, sugieren que las especies de carnívoros con capacidad de supinar sus extremidades anteriores, como lo hacen todos los felinos, no serían sociales porque tendrían mayor destreza y ventaja para sujetar y manipular presas, lo que suprime la necesidad de trabajo en grupo. Esta es otra generalización para la cual existen excepciones marcadas; entre ellas la existencia de félidos de gran tamaño, con capacidad de supinar sus extremidades anteriores y que además viven en grupos sociales (*Panthera leo*; Andersson, 2005).

Es de resaltar que en trabajos previos (van Valkenburgh y Koepfli, 1993; Andersson, 2005) no se incluyó un muestreo taxonómico completo de las especies de cánidos actuales. En particular, se excluyeron especies con rasgos morfológicos, ecológicos y comportamentales que podrían reducir la probabilidad de encontrar las asociaciones entre rasgos cráneo-dentales e hipercarnivoría sugeridos por van Valkenburgh y Koepfli, 1993. En estos trabajos no se menciona ninguna justificación para excluir a *Canis simensis*, *Chrysocyon brachyurus* y *Speothos venaticus* de los análisis. En los tres trabajos mencionados sobre el tema, otros sesgos se pudieron introducir debido al bajo número de individuos por taxón que se incluyeron en la muestra y que además no fueron separados por categorías de sexo o edad. En estas condiciones se asume, aunque no explícitamente, que no hay variabilidad al interior de las especies, que el dimorfismo sexual no juega un papel importante en la orga-

nización social de carnívoros y que el efecto de las alometrías observadas durante el desarrollo ontogenético no es importante. Estas son suposiciones que deben ser probadas. Dado lo anterior, se requiere una evaluación más rigurosa y exhaustiva de la asociación entre variabilidad morfológica y socialidad en cánidos modernos que sirva de punto de partida para la exploración de patrones macroevolutivos relacionados con la evolución de la socialidad. El objetivo de este trabajo es determinar si existe alguna asociación entre características de la anatomía craneodental, niveles de socialidad y hábitos alimentarios en especies actuales de cánidos. También exploramos si la anterior asociación puede estar influenciada por el sexo. En este trabajo incluimos un muestreo taxonómico completo de la subfamilia Caninae, un tamaño de muestra notablemente mayor al empleado en trabajos anteriores y se consideró un número mayor de variables craneodentales. Además, solo se incluyeron especímenes adultos.

MATERIALES Y MÉTODOS

MUESTRA

Los análisis de morfometría geométrica y tradicional se efectuaron sobre imágenes bidimensionales de la región lateral del cráneo y el dentario de 972 especímenes pertenecientes a 33 especies de cánidos actuales. La lista de especímenes analizados, incluyendo los números de colección y el museo donde se encuentran está a disposición de los interesados mediante solicitud a los autores. La lista de abreviaciones de los nombres de las especies incluidas en este análisis aparece en la tabla 1.

Especie	Abrv	Especie	Abrv
<i>Urocyon cinereoargenteus</i>	Uci	<i>Canis simensis</i>	Csi
<i>Nyctereutes procyonoides</i>	Npr	<i>Canis latrans</i>	Cla
<i>Otocyon megalotis</i>	Ome	<i>Canis aureus</i>	Cau
<i>Vulpes cana</i>	Vca	<i>Canis lupus</i>	Clu
<i>Vulpes zerda</i>	Vze	<i>Cerdocyon thous</i>	Cth
<i>Vulpes chama</i>	Vch	<i>Atelocinus microtis</i>	Ami
<i>Vulpes corsac</i>	Vco	<i>Pseudalopex sechurae</i>	Pse
<i>Vulpes vulpes</i>	Vvu	<i>Pseudalopex griseus</i>	Pgr
<i>Vulpes rueppelli</i>	Vru	<i>Pseudalopex gymnocercus</i>	Pgy
<i>Vulpes velox</i>	Vve	<i>Pseudalopex culpaeus</i>	Pcu
<i>Vulpes lagopus</i>	Vla	<i>Pseudalopex vetulus</i>	Pve
<i>Chrysocyon brachyurus</i>	Cbr	<i>Vulpes bengalensis</i>	Vbe
<i>Speothos venaticus</i>	Sve	<i>Vulpes pallida</i>	Vpa
<i>Lycaon pictus</i>	Lpi	<i>Vulpes ferrilata</i>	Vfe
<i>Cuon alpinus</i>	Cal	<i>Vulpes macrotis</i>	Vma
<i>Canis adustus</i>	Cad	<i>Pseudalopex fulvipes</i>	Pfu
<i>Canis mesomelas</i>	Cme		

Tabla 1. Abreviaciones (Abrev.) de los nombres de las especies que son utilizadas en tablas y gráficas.

Las fotografías fueron tomadas por un solo miembro del grupo de Ecología Evolutiva de la Universidad Nacional de Colombia, esto para evitar sesgos relacionados con impre-

cisiones entre observadores. Todas las fotografías fueron tomadas con una cámara Canon Rebel XTi instalada sobre un trípode y conectada a un computador, lo que permitió la obturación del lente de manera remota para evitar trepidación, descartar imágenes inadecuadas y repetir fotos subóptimas. Aunque se cuidó que la distancia focal se mantuviera cercana a 40 cm, se utilizó el *zoom* en ocasiones debido a que los cráneos tenían diferente tamaño, es decir, en todos los casos se intentó que el cráneo ocupara la mayor área posible de la fotografía. La cámara permaneció en un ángulo de tiro constante y los cráneos fueron alineados mediante el uso de una regleta cuadrículada.

Cada fotografía estuvo acompañada de una medida de referencia que fue utilizada para establecer la escala de la imagen. Estas medidas de referencia fueron estimadas directamente sobre las estructuras con un pie de rey digital con resolución de 0,01 mm. En las fotos también se incluyó una regleta, especialmente importante en especímenes en mal estado de preservación sobre los cuales no se podía tomar la medida de referencia. Las siguientes fueron las medidas de referencia para cada región anatómica estudiada:

Lateral del cráneo. Altura del arco zigomático medida como la distancia máxima dorsoventral desde el borde dorsal sobre el punto de fusión entre el yugal y el escamoso, siguiendo una línea perpendicular hasta el borde ventral. La regleta fue ubicada a nivel del temporal.

Dentario. Longitud antero-posterior máxima, medida entre la margen anterior del canino hasta el borde posterior del cóndilo mandibular. La regleta fue ubicada a nivel de la superficie de la cara expuesta del dentario.

DIGITALIZACIÓN DE LANDMARKS

Se seleccionaron varios puntos de referencia topológica o *landmarks* que fueron convertidos a coordenadas en un plano bidimensional con el programa tpsDig2 (Rohlf, 2006). Este programa también se utilizó para establecer la escala de las imágenes a partir de las medidas de referencia. Los *landmarks* se escogieron de tal manera que representaran estructuras homólogas desde el punto de vista biológico y que tuvieran significado funcional respecto de propiedades biomecánicas del cráneo. También se procuró que los *landmarks* cubrieran toda la estructura de la superficie lateral del cráneo y del dentario. Sin embargo, puesto que es posible que la variación entre diferentes grupos de organismos se concentre en regiones particulares de estas estructuras, también ensayamos conjuntos de *landmarks* que cubrían secciones particulares y relevantes desde el punto de vista funcional. De esta manera se analizaron dos conjuntos de *landmarks* para la vista lateral del cráneo, uno que representa la conformación general de la región lateral (Lateral 1) y otro que da información sobre la conformación del arco zigomático (Lateral 2). Para el dentario también examinamos dos grupos de *landmarks*: uno que representa la estructura global del dentario (Dentario 1) y otro que refleja la conformación del corpus mandibular (Dentario 2; Fig. 1A).

En este análisis se procuró usar tantos *landmarks* tipo I como fuera posible. No obstante, la cantidad de este tipo de estructuras en los cráneos es limitada y fue necesario recurrir a *landmarks* tipo II y tipo III, que son menos rigurosos y por ende pueden añadir más variación (van der Molen *et al.*, 2007). Para evaluar el impacto de esta variación se hicieron exploraciones en la vista lateral, tratando algunos de estos puntos como *semi-landmarks*. Con esta aproximación, el punto marcado como *semi-landmark* se desplaza sobre una tangente definida por otros dos puntos de referencia (que deben ser *landmarks*

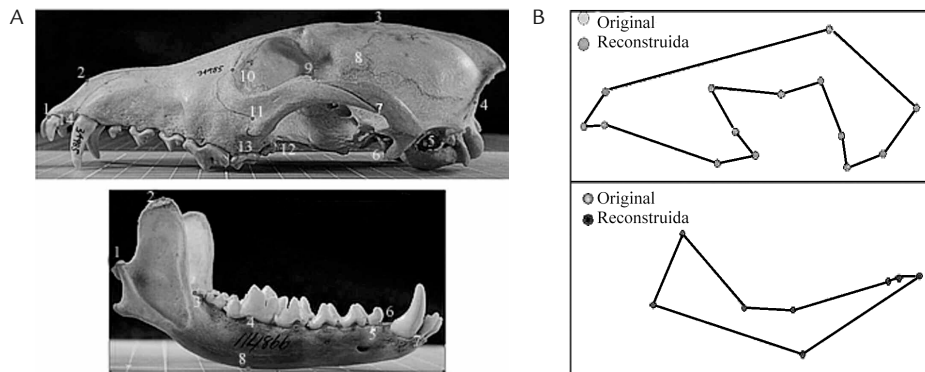


Figura 1. A. *Landmarks* utilizados en los análisis morfogeométricos para las dos regiones evaluadas en este estudio; están representados por puntos y al lado tienen un número que los identifica. Panel superior: cráneo en vista lateral; *landmarks* utilizados en la primera combinación de puntos que representa la conformación global de la región lateral del cráneo (Lateral 1): 1, 2, 3, 4, 6, 7, 12; *landmarks* utilizados en la segunda combinación de puntos que representa la conformación del arco zigomático (Lateral 2): 4, 6, 7, 9, 10, 11. Panel inferior: Dentario; *landmarks* utilizados en la primera combinación de puntos que representan la conformación global del dentario (Dentario 1): 1, 2, 3, 4, 5, 7, 8; *landmarks* utilizados en la segunda combinación de puntos que representan la conformación de la zona del dentario que más experimenta estrés mecánico durante la mordida (Dentario 2): 3, 4, 5, 6, 7, 8. B. Configuración consenso para cada submuestra (una corresponde a la original y la otra a la remuestreada) de la región lateral del cráneo (panel superior) y el dentario (panel inferior). Los *landmarks* aparecen ligados mediante líneas para representar esquemáticamente el contorno de la conformación. La alta concordancia (sobreposición) de estas líneas y sus respectivos *landmarks* respaldan los resultados de la prueba de repetibilidad para las coordenadas alineadas e ilustran el alto nivel de precisión con el que se digitalizaron los *landmarks*.

tipo I) para capturar algo de la variabilidad del punto, rescatando en cierta medida su homología posicional. En el análisis Lateral 1, el punto 5 fue marcado como *semi-landmark*, empleando como referencia los puntos 3 y 4; en el análisis Lateral 2 los puntos 11 y 6 fueron marcados como *semi-landmarks*, empleando como referencia los puntos 7 y 10 para el 11, y los puntos 4 y 7 para el 6. La comparación de matrices conformacionales de *landmarks* y *semi-landmarks* se llevó a cabo mediante inspección gráfica de los análisis de deformaciones relativas, llevados a cabo con PAST.

La matriz de coordenadas crudas resultante de la digitalización de *landmarks* fue procesada mediante análisis generalizado de Procrustes (GPA) utilizando el programa tpsRelw (Rohlf, 2007). El resultado de este procedimiento es una matriz de variables de tamaño y conformación. Las últimas fueron utilizadas para los análisis morfológicos posteriores.

ANÁLISIS DE REPETIBILIDAD Y PRUEBA DE SUPUESTOS

Con el objeto de estimar el grado de precisión con el que fueron digitalizados los *landmarks* se realizaron pruebas de repetibilidad. Para esto se seleccionó una submuestra aleatoria de 50 individuos para cada región del cráneo y se hizo un reposicionamiento de todos los *landmarks* con los mismos criterios utilizados en la digitalización original. De esta manera se obtuvieron matrices de coordenadas para los *landmarks* originalmente asignados y también para los reposicionados. Estas matrices fueron transformadas y concatenadas con el programa TET (Dujardin, 2002c). Se corrió un GPA sobre los archi-

vos ensamblados, lo que permitió hacer una exploración gráfica de repetibilidad tanto para las coordenadas alineadas como para las variables de tamaño. Los archivos de coordenadas alineadas obtenidos con MOG fueron procesados con el programa VAR (Dujardin, 2003) con el que se realizaron las pruebas de repetibilidad. La prueba se consideró aprobada cuando la reproducibilidad era mayor a 90%.

La repetibilidad es prueba suficiente de que los datos pueden ser utilizados en análisis morfogeométricos posteriores, no obstante, dado que el procedimiento exige una submuestra aleatoria y que varias pruebas estadísticas parten del supuesto de aleatoriedad, se corrieron pruebas de *Bartels* para los componentes de cada eje en las coordenadas alineadas. Para esto se utilizó el paquete *Lawstat* (Noguchi *et al.*, 2009) para el programa R (*R Development Core Team*, 2009).

ANÁLISIS DE LA CONFORMACIÓN

Se hicieron análisis de deformaciones relativas sobre las matrices de pesos transformadas que contienen la información sobre los componentes uniformes y no-uniformes de la conformación. Este análisis se efectuó sobre los consensos de cada especie utilizando el programa BAC (Dujardin, 2002a) y no sobre los 972 especímenes de la muestra porque es difícil detectar patrones en las nubes densas de puntos resultantes. En cada análisis de este tipo se aplicaron 1000 iteraciones de *Bootstrap* cuyos resultados fueron presentados en el primer componente principal, para dar mayor soporte a la distribución de los datos en la ordenación. La evaluación gráfica en las rejillas de conformación y la comparación de taxones con diferentes niveles de socialidad y hábitos alimentarios se hicieron con el programa tpsRelw (Rohlf, 2007).

Se hizo un análisis discriminante basado en distancias de Mahalanobis. La significancia estadística fue computada por medio de pruebas de permutación no paramétricas. En cada análisis se utilizaron 1000 permutaciones para probar si las distancias de Mahalanobis de los grupos reconocidos en los análisis de deformaciones relativas eran producto del azar. Las comparaciones fueron corregidas por Bonferroni. Estas distancias fueron usadas para construir dendrogramas mediante el algoritmo UPGMA, reflejando las similitudes de las estrategias alimentarias en términos de la conformación craneal. También se hicieron análisis de reclasificación mediante chequeo de clasificación cruzado sobre todos los especímenes (no los consensos) utilizando el módulo PAD (Dujardin, 2002b) del programa CLIC (versión 35), que a su vez incorpora al programa PHYLIP (Felsenstein, 2005) para la construcción de los dendrogramas. La solidez de las clasificaciones propuestas fue contrastada con las reclasificaciones mediante el estadístico Kappa, haciendo uso del paquete irr (Gamer *et al.*, 2009) para el programa R (*R Development Core Team*, 2009). El estadístico Kappa fue interpretado a partir de una escala de valoración estándar (Landis y Koch, 1977).

MORFOMETRÍA TRADICIONAL

Se recalcularon los índices utilizados por van Valkenburgh *et al.*, 2003, pero utilizando una muestra de tamaño marcadamente mayor al utilizado por estos autores y que incluyó datos para todos los 972 especímenes en la muestra y las 33 especies. Adicionalmente incluimos cuatro índices que reflejan propiedades mecánicas craneo-dentales. La descripción de estos índices, la información correspondiente al tamaño de la muestra y los

valores de los índices para las especies incluidas en el análisis se muestra en la tabla 2. Los índices y las variables sobre las cuales estos fueron calculados fueron revisados para todos los especímenes en cada especie utilizando diagramas de cajas y de tallos-y-hojas con el fin de identificar datos atípicos. La normalidad se probó mediante la prueba de Shapiro-Wilk y la igualdad de varianzas con la prueba de Levene. Dado el elevado tamaño de la muestra para la gran mayoría de especies, y para evitar que valores extremos en las colas de distribución de los datos pudieran afectar la estimación de los promedios, se calcularon promedios podados a 5%. Las propiedades mecánicas de cánidos con diferentes niveles de socialidad y hábitos alimentarios fueron comparadas mediante un análisis de componentes principales. Estos análisis estadísticos se hicieron utilizando el programa SPSS versión 15 (SPSS, 2006).

RESULTADOS

ANÁLISIS DE REPETIBILIDAD Y PRUEBA DE SUPUESTOS

Los resultados de las pruebas de repetibilidad aparecen en la tabla 3. El menor porcentaje de repetibilidad fue de 95,70% para el *landmark* 9 de la región lateral del cráneo. Lo anterior indica que los *landmarks* fueron digitalizados con un elevado nivel de precisión. Esta conclusión también es apoyada por el alto nivel de superposición que se observa (Fig. 1B) entre los contornos de los consensos para la muestra original y la remuestreada para las dos estructuras analizadas. Las pruebas de aleatoriedad también indican que las submuestras de coordenadas alineadas fueron extraídas de manera aleatoria (Tabla 4).

ANÁLISIS DE CONFORMACIÓN

Las exploraciones con *semi-landmarks* no reportaron mejoras considerables en los análisis de deformaciones relativas de las combinaciones de puntos anatómicos en la región lateral del cráneo. En términos generales la aproximación con *landmarks* tradicionales ofreció mejor estructuración de los datos en términos de los grupos comparados y, como cabe esperar, los *semi-landmarks* presentaron mayor dispersión –los resultados de la comparación no se muestran pero están disponibles mediante solicitud a los autores–. Debido a que este incremento en la variabilidad de los datos no representó ganancias considerables en la estructura de las agrupaciones, los análisis subsiguientes se concentraron sobre las matrices derivadas de *landmarks* tradicionales.

El tamaño de la muestra (33 especies) para los análisis de conformación fue suficiente, porque para los análisis más exigentes que incluían 7 *landmarks* (Lateral 1 y Dentario 1) el requerimiento mínimo fue de 28 puntos de comparación.

La conformación global de la región lateral del cráneo (Lateral 1) presenta buena correspondencia con hábitos alimentarios, aunque las conformaciones de algunas especies omnívoras y carnívoras tienden a sobreponerse (Fig. 2A). Se observa que no existe una conformación característica para las especies sociales. Es así como las conformaciones de *Lycaon pictus* (Lpi), *Cuon alpinus* (Cal), *Speothos venaticus* (Sve), y *Canis lupus* (Clu) corresponden a conformaciones hipercarnívoras, mientras que la conformación de *Canis simensis* se ubica a un extremo y en la región de superposición entre las conformaciones carnívoras y omnívoras. También se observa (Fig. 2B) que las conformaciones hipercarnívoras son

182 Artículo - Evolución de la socialidad, estrategias alimentarias y anatomía craneodental en la subfamilia Caninae.
Muñoz-Durán, Fuentes.

Especie	N	RDiastL	DiastDp	RBLDiast	RBL	mIBS	IXp4	IXm2	MAT	MAM	HMFRD	RUGA	P4P	I2	I3	RCWZa	CI1C	RRWPal	PWPal	DIA	c1
Ala	44	0,023	0,147	3,36	0,546	0,082	0,051	0,059	0,249	0,131	0,378	0,961	0,516	0,101	0,114	0,560	0,186	0,332	0,469	0,745	0,066
Ami	16	0,046	0,323	1,25	0,448	0,059	0,048	0,057	0,241	0,130	0,344	1,112	0,538	0,074	0,084	0,571	0,169	0,326	0,416	0,756	0,062
Cad	36	0,052	0,404	1,13	0,463	0,066	0,045	0,051	0,239	0,121	0,322	1,123	0,407	0,071	0,087	0,520	0,161	0,296	0,449	0,704	0,056
Cau	38	0,036	0,246	1,99	0,487	0,080	0,049	0,058	0,246	0,130	0,380	0,973	0,421	0,087	0,108	0,557	0,172	0,325	0,478	0,768	0,062
Clu	32	0,041	0,283	1,33	0,442	0,069	0,039	0,047	0,197	0,110	0,369	0,879	0,389	0,092	0,114	0,523	0,158	0,298	0,451	0,757	0,055
Cme	34	0,036	0,231	1,78	0,564	0,087	0,053	0,064	0,252	0,142	0,387	0,853	0,423	0,109	0,130	0,568	0,187	0,348	0,508	0,800	0,072
Csi	25	0,055	0,449	0,99	0,438	0,057	0,037	0,042	0,205	0,109	0,317	1,142	0,450	0,079	0,096	0,517	0,149	0,280	0,376	0,632	0,053
Cbr	39	0,057	0,387	0,98	0,447	0,057	0,048	0,053	0,240	0,118	0,329	1,220	0,517	0,072	0,086	0,565	0,169	0,328	0,418	0,665	0,060
Cal	36	0,031	0,187	2,58	0,544	0,088	0,056	0,067	0,282	0,168	0,395	0,762	0,428	0,106	0,125	0,616	0,210	0,405	0,517	0,807	0,068
Cth	38	0,039	0,282	1,53	0,458	0,064	0,045	0,054	0,231	0,145	0,374	1,241	0,509	0,071	0,086	0,556	0,161	0,308	0,453	0,762	0,053
Pfu	5	0,040	0,306	1,70	0,506	0,074	0,044	0,054	0,236	0,132	0,331	1,856	0,676	0,055	0,071	0,575	0,170	0,315	0,434	0,702	0,055
Pgr	40	0,049	0,398	1,39	0,462	0,068	0,042	0,050	0,232	0,114	0,327	1,157	0,472	0,071	0,085	0,525	0,147	0,275	0,423	0,723	0,055
Psy	35	0,049	0,366	1,31	0,462	0,062	0,044	0,051	0,233	0,113	0,334	1,189	0,487	0,065	0,080	0,533	0,158	0,293	0,416	0,735	0,056
Pse	29	0,043	0,325	1,27	0,443	0,061	0,044	0,051	0,239	0,115	0,338	1,261	0,467	0,070	0,081	0,549	0,167	0,312	0,367	0,740	0,057
Pve	11	0,042	0,318	1,33	0,438	0,056	0,045	0,051	0,240	0,121	0,338	1,349	0,525	0,066	0,088	0,555	0,182	0,358	0,463	0,735	0,059
Pcu	41	0,046	0,334	1,30	0,504	0,068	0,045	0,052	0,231	0,127	0,341	0,978	0,504	0,064	0,087	0,556	0,162	0,298	0,436	0,749	0,063
Lpi	38	0,020	0,114	3,85	0,533	0,083	0,056	0,070	0,274	0,163	0,426	0,995	0,485	0,091	0,120	0,670	0,240	0,454	0,596	0,855	0,067
Npr	29	0,023	0,159	3,06	0,486	0,073	0,049	0,061	0,261	0,128	0,375	1,229	0,544	0,074	0,088	0,565	0,175	0,334	0,469	0,844	0,059
Ome	36	0,058	0,480	0,55	0,447	0,036	0,045	0,051	0,224	0,108	0,340	1,622	0,759	0,051	0,069	0,548	0,162	0,304	0,313	0,694	0,051
Sve	34	0,008	0,044	9,25	0,580	0,083	0,062	0,075	0,302	0,155	0,416	0,916	0,449	0,102	0,134	0,600	0,214	0,416	0,535	0,854	0,080
Uci	48	0,039	0,315	1,42	0,480	0,067	0,043	0,050	0,242	0,105	0,340	1,341	0,541	0,062	0,073	0,560	0,150	0,295	0,442	0,728	0,051
Vbe	37	0,054	0,432	1,04	0,471	0,062	0,043	0,047	0,229	0,112	0,329	1,334	0,476	0,064	0,081	0,565	0,153	0,291	0,430	0,713	0,050
Vca	1	0,051	0,450	1,50	0,458	0,076	0,042	0,049	0,233	0,117	0,317	1,073	0,438	0,069	0,088	0,545	0,146	0,269	0,433	0,742	0,044
Vch	33	0,059	0,500	1,05	0,464	0,064	0,041	0,045	0,230	0,112	0,333	1,320	0,491	0,061	0,075	0,559	0,151	0,297	0,454	0,665	0,047
Vco	3	0,037	0,277	2,48	0,532	0,075	0,045	0,053	0,230	0,119	0,370	1,129	0,417	0,088	0,109	0,584	0,165	0,306	0,422	0,755	0,057
Vfe	6	0,052	0,430	1,25	0,545	0,070	0,042	0,047	0,224	0,111	0,324	0,925	0,383	0,085	0,105	0,551	0,152	0,279	0,359	0,655	0,061
Vma	16	0,045	0,388	1,49	0,528	0,077	0,042	0,048	0,212	0,112	0,314	1,058	0,414	0,066	0,078	0,541	0,141	0,267	0,398	0,663	0,053
Vpa	26	0,053	0,458	1,04	0,478	0,063	0,042	0,046	0,223	0,105	0,322	1,326	0,452	0,069	0,084	0,551	0,150	0,296	0,429	0,711	0,050
Vru	33	0,050	0,370	1,27	0,490	0,074	0,046	0,051	0,232	0,110	0,338	1,191	0,455	0,065	0,078	0,550	0,152	0,287	0,434	0,720	0,056
Vve	31	0,044	0,354	1,60	0,525	0,077	0,041	0,048	0,222	0,105	0,328	1,032	0,435	0,070	0,083	0,552	0,150	0,282	0,430	0,684	0,054
Wu	32	0,041	0,308	1,49	0,528	0,076	0,044	0,052	0,241	0,118	0,369	1,040	0,458	0,068	0,086	0,544	0,165	0,305	0,434	0,758	0,060
Vze	33	0,048	0,396	1,24	0,465	0,066	0,045	0,050	0,219	0,112	0,327	1,271	0,431	0,073	0,089	0,551	0,147	0,291	0,443	0,746	0,050

Tabla 2. Tamaño de la muestra (N) y valores promedios para los índices relacionados con propiedades mecánicas del cráneo de 33 especies de cánidos actuales. Las abreviaciones de los índices y la manera como estos fueron calculados aparecen van Valkenburgh *et al.*, 2003. Los nuevos índices incluidos en este análisis son: RDiastL, longitud máxima del diastema dividida por la longitud del dentario. DiastDp, longitud del diastema dividida por la profundidad del dentario a nivel del primer molar inferior. RBLDiast, Longitud antero-posterior del borde cortante del primer molar inferior dividida por la longitud del diastema. HMFRD, altura de la fosa masetérica dividida por la longitud del dentario.

Repetibilidad	Lateral (%)	Dentario (%)
General	98,22	98,35
Eje x	98,33	99,09
Eje y	98,10	97,60
LM 1	96,85	97,17
LM 2	98,96	96,54
LM 3	99,24	98,13
LM 4	97,79	98,69
LM 5	97,86	99,22
LM 6	99,31	98,55
LM 7	98,58	98,89
LM 8	98,04	99,57
LM 9	95,76	-
LM 10	98,33	-
LM 11	97,70	-
LM 12	99,42	-
LM 13	99,54	-
LM 14	97,66	-

Tabla 3. Repetibilidad general, por eje y por *landmark* (LM) de las coordenadas alineadas, tanto para la región lateral del cráneo como para el dentario. La columna del dentario tiene varios valores faltantes (-) porque cuenta con un número menor de *landmarks*.

las que más se diferenciaron del resto, y tienden a ser más acortadas, con rostros robustos y tendencias de ensanchamiento hacia el arco zigomático. En contraste los insectívoros tienden a comprimir esta región del arco zigomático, los omnívoros a elongarla y los carnívoros a ensanchar levemente la robustez del rostro.

La conformación del arco zigomático (Lateral 2) se corresponde con hábitos dietarios de las especies, aunque con unas pocas, pero interesantes excepciones (Fig. 2C). Los resultados indican que las especies hipercarnívoras muestran arcos zigomáticos más robustos y compactos, seguidas de las carnívoras y las omnívoras. Las especies insectívoras tienden a presentar un arco zigomático comprimido y delgado (Fig. 2D). En este análisis, al igual que el correspondiente a la conformación global de la región lateral del cráneo, se observa que no existe una conformación característica para las especies sociales. Las conformaciones de *L. pictus* (Lpi), *C. alpinus* (Cal), *S. venaticus* (Sve), y *C. lupus* (Clu) corresponden a conformaciones hipercarnívoras. *C. simensis*, a pesar de ser considerada social y carnívora, exhibe un arco zigomático relativamente débil, cuya conformación se agrupa con la de las especies omnívoras. Es de resaltar que *Chrysocyon brachyururs*, una especie que vive en grupos familiares pequeños, forrajea en solitario y es considerada omnívora, presenta una conformación del arco zigomático que es más robusta de lo esperado, agrupándose con especies hipercarnívoras y mostrando alto grado de semejanza con la conformación observada en *C. alpinus*.

Los dos análisis de conformación del dentario también muestran correspondencia con hábitos alimentarios, donde las especies sociales, a excepción de *C. simensis* presentan conformaciones hipercarnívoras (Fig. 2E; Fig. 2G). Se observa que los dentarios de las especies sociales e hipercarnívoras son los más robustos. Como se puede observar en las rejillas de deformación (Fig. 2F; Fig. 2H), estas especies poseen dentarios cortos en

LM		Lateral			Dentario		
		SBS	RVN	p	SBS	RVN	p
1	x	0,5558	2,157	0,5783	-1,5358	1,566	0,1246
	y	0,5416	2,153	0,5881	1,0804	2,306	0,2799
2	x	1,5823	2,448	0,1136	0,8862	2,251	0,3755
	y	1,4645	2,414	0,1431	-1,0736	1,696	0,283
3	x	0,7395	2,209	0,4596	0,9127	2,258	0,3614
	y	1,3674	2,387	0,1715	-0,5504	1,844	0,582
4	x	0,9487	2,268	0,3428	-0,035	1,99	0,9721
	y	0,9891	2,28	0,3226	-1,9011	1,462	0,05729
5	x	1,7952	2,508	0,07262	-0,2054	1,942	0,8372
	y	0,4638	2,131	0,6428	1,2869	2,364	0,1981
6	x	-0,82	1,768	0,4122	0,0211	2,006	0,9832
	y	-0,3019	1,915	0,7628	0,6896	2,195	0,4904
7	x	-0,8675	1,755	0,3856	-1,1901	1,663	0,234
	y	1,805	2,511	0,07107	0,7935	2,224	0,4275
8	x	-0,2156	1,939	0,8293	0,2081	2,059	0,8351
	y	0,7592	2,215	0,4477	0,6475	2,183	0,5173
9	x	1,3898	2,393	0,1646	-	-	-
	y	1,0411	2,294	0,2979	-	-	-
10	x	0,384	2,109	0,701	-	-	-
	y	0,3779	2,107	0,7055	-	-	-
11	x	1,1107	2,314	0,2667	-	-	-
	y	0,0828	2,023	0,934	-	-	-
12	x	0,6652	2,188	0,5059	-	-	-
	y	1,1884	2,336	0,2347	-	-	-
13	x	1,366	2,386	0,1719	-	-	-
	y	0,8638	2,244	0,3877	-	-	-
14	x	2,0583	2,582	0,03956	-	-	-
	y	0,8292	2,235	0,407	-	-	-

Tabla 4. Resultados de las pruebas de aleatoriedad para la submuestra de coordenadas alineadas de cada landmark (LM), tanto para la región lateral del cráneo como para el dentario. En cada caso se reporta el Estadístico Estandarizado de Bartels (SBS), el cociente ranqueado de Von Neumann (RVN) y el valor de probabilidad (p). El único valor - p que falló la prueba (14x) aparece en cursiva; como puede verse, no hay ningún landmark cuyas dos coordenadas hayan fallado la prueba. Las columnas del dentario tienen varios valores faltantes (-) porque esta vista contó con menos *landmarks*.

el sentido antero-posterior y con un corpus mandibular marcadamente profundo. Estos atributos son menos desarrollados en las especies que viven en solitario o en grupos familiares pequeños y que tienen hábitos carnívoros u omnívoros. Incluso se observa que existen coincidencias entre la conformación general del dentario de los cánidos suramericanos *Pseudalopex culpaeus*, *Pseudalopex griseus* y *Pseudalopex fulvipes*, que son familiares y omnívoros, y la de los chacales africanos *Canis aureus* y *Canis mesomelas* considerados familiares pero carnívoros (Fig. 2E). La conformación del corpus mandibular también es semejante entre los cánidos suramericanos *C. brachyurus*, *P. culpaeus* y *P. fulvipes*, todos ellos familiares y omnívoros, y la observada en *Canis latrans* y *C. mesomelas*, clasificados como familiares y carnívoros.

Las especies insectívoras presentan las conformaciones más delicadas, con dentarios alargados anteroposteriormente y corpus mandibulares poco profundos (Fig. 2F; Fig. 2H). Sin embargo llama la atención que *Vulpes rueppelli* presenta un dentario cuya conformación se agrupa con la de especies carnívoras y que *Otocyon megalotis* presenta la conformación del dentario más extrema.

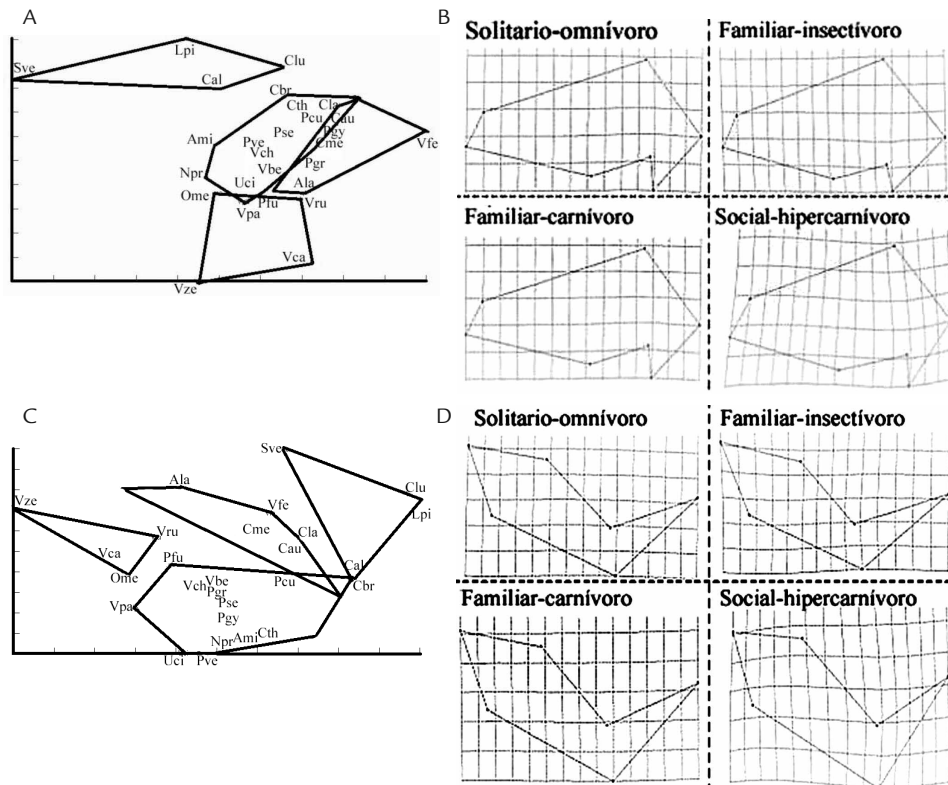


Figura 2. Análisis de deformaciones relativas para machos y hembras bajo la combinación de *landmarks* Lateral 1. A: Proyección de los consensos para cada especie sobre las primeras dos deformaciones relativas (RW1 y RW2). B: Deformación de las rejillas que permite visualizar el desplazamiento de la conformación craneal con respecto al consenso general; estas deformaciones permiten comparar a un hipercarnívoro social (*L. pictus*), un omnívoro solitario (*P. gymnocercus*), un insectívoro familiar (*O. megalotis*) y un carnívoro familiar (*C. mesomelas*) típicos. *P. gymnocercus* y *C. mesomelas* están proyectados sobre la pequeña zona de superposición que ocurre entre omnívoros y carnívoros en las deformaciones relativas (A), por lo que sus rejillas de conformación no se muestran tan diferentes (B), fallando en reflejar las diferencias más conspicuas entre sus respectivos gremios (Omnívoros y carnívoros, respectivamente).

Análisis de deformaciones relativas para machos y hembras bajo la combinación de *landmarks* Lateral 2. C: Proyección de los consensos para cada especie sobre las primeras dos deformaciones relativas (RW1 y RW2). D: Deformación de las rejillas que permite visualizar el desplazamiento de la conformación craneal con respecto al consenso general; estas deformaciones permiten comparar a un hipercarnívoro social (*L. pictus*), un omnívoro solitario (*P. gymnocercus*), un insectívoro familiar (*O. megalotis*) y un carnívoro familiar (*Canis mesomelas*) típicos.

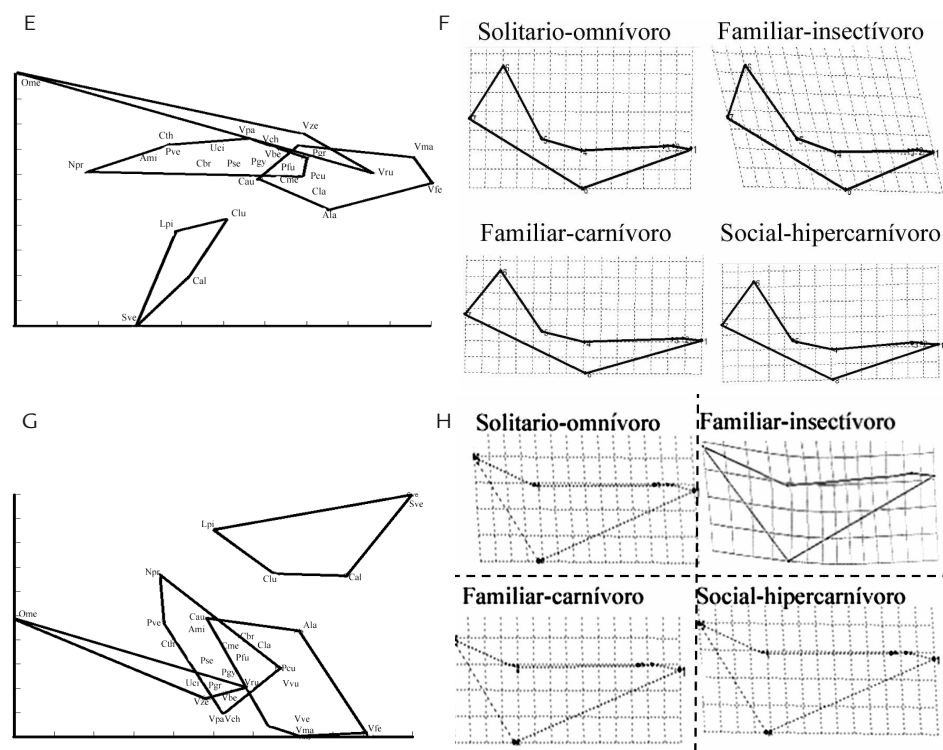


Figura 2. Análisis de deformaciones relativas para machos y hembras bajo la combinación de *landmarks* Dentario 1. E: Proyección de los consensos para cada especie sobre las primeras dos deformaciones relativas (RW1 y RW2). F: Deformación de las rejillas que permite visualizar el desplazamiento de la conformación craneal con respecto al consenso general; estas deformaciones permiten comparar a un hipercarnívoro social (*L. pictus*), un omnívoro solitario (*P. gymnocercus*), un insectívoro familiar (*O. megalotis*) y un carnívoro familiar (*Canis mesomelas*) típicos.

Análisis de deformaciones relativas para machos y hembras bajo la combinación de *landmarks* Dentario 2. G: Proyección de los consensos para cada especie sobre las primeras dos deformaciones relativas (RW1 y RW2). H: Deformación de las rejillas que permite visualizar el desplazamiento de la conformación craneal con respecto al consenso general; estas deformaciones permiten comparar a un hipercarnívoro social (*L. pictus*), un omnívoro solitario (*P. gymnocercus*), un insectívoro familiar (*O. megalotis*) y un carnívoro familiar (*Canis mesomelas*) típicos. Las especies sociales se identifican con un círculo. Los polígonos delimitan áreas que agrupan a todas las especies de un mismo gremio alimentario proyectadas sobre el espacio multivariado de la conformación craneal.

Las diferencias en la conformación sugeridas por los análisis exploratorios, para las cuatro regiones del cráneo estudiadas, fueron corroboradas por los resultados de los análisis clasificatorios aplicados sobre todos los especímenes de la muestra (Tabla 5). Los resultados fueron similares cuando se analizaron machos y hembras por separado. Las distancias de Mahalanobis permutadas muestran que las agrupaciones de cánidos por nivel de socialidad y hábito alimentario tienen conformaciones de la región lateral del cráneo que son significativamente diferentes ($p < 0,0001$, para todas las comparaciones entre grupos de socialidad y gremio alimentario, para las cuatro regiones del



cráneo, para los análisis de todos los especímenes agrupados y, para machos y hembras considerados de manera independiente). Los resultados del chequeo cruzado tuvieron un acuerdo sustancial con los anteriores resultados en todos los casos (ver valores del estadístico Kappa, Tabla 5). Estos resultados sugieren que las diferencias entre la conformación global de la región lateral del cráneo, del arco zigomático, el dentario y el corpus mandibular, para las cuatro agrupaciones por nivel de socialidad y gremios alimentarios, son más fuertes de lo que se esperaba por efecto del azar. *Canis simensis* es la única especie que sistemáticamente tiende a quedar reclasificada morfológicamente como omnívora, a pesar de que sus hábitos alimentarios son carnívoros. Por ejemplo, para las regiones lateral del cráneo y del arco zigomático, esta especie quedó reclasificada como omnívora con una frecuencia de 77% y 54% respectivamente.

	Lateral 1	Lateral 2	Dentario 1	Dentario 2
Kappa	0,698	0,674	0,658	0,573
Sociales - Hipercarnívoros	92	85	94	95
Familiares - Carnívoros	82	72	83	75
Solitarios - Omnívoros	72	76	69	61
Familiares - Insectívoros	80	80	66	62

Tabla 5. Estadístico Kappa y porcentajes de reclasificación para todos los análisis de conformación que incluyen todos los especímenes de la muestra sin diferencias por sexo. Los análisis independientes para cada sexo muestran resultados similares.

Las distancias de Mahalanobis indican que las conformaciones de las especies sociales e hipercarnívoras son las más distintas entre los cánidos actuales. También se observa que las conformaciones craneales de las especies familiares-carnívoras y solitarias-omnívoras son las más parecidas para la región lateral del cráneo (Fig. 3A). Para el dentario las conformaciones más parecidas son las de los solitarios-omnívoros y familiares-insectívoros (Fig. 3B).

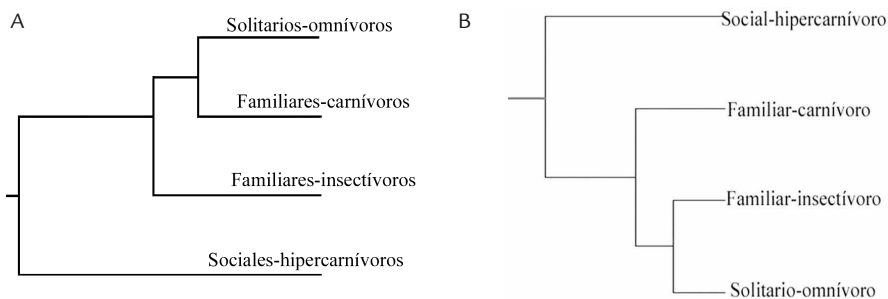


Figura 3. Dendrograma construido con las distancias de Mahalanobis mediante el algoritmo de UPGMA, agrupando las conformaciones craneales de cánidos con diferentes niveles de socialidad y gremios alimentarios para machos y hembras bajo la combinación de *landmarks* Lateral 1. La estructura de los dendrogramas es idéntica para los otros análisis de conformación realizados.

Los resultados indican que el sexo no afecta la variación conformacional de las regiones estudiadas del cráneo. Los análisis independientes para los dos sexos muestran los

misimos patrones de conformación para especies sociales y gremios alimenticios que los obtenidos con ambos sexos estudiados de manera conjunta. Lo anterior aplica para los análisis de deformaciones relativas sobre los consensos por especie, así como para los análisis de clasificación, chequeo cruzado y agrupación realizados sobre todos los especímenes en cada categoría de sexo. Las gráficas y tablas correspondientes no se incluyen, pero pueden ser solicitadas a los autores.

MORFOMETRÍA TRADICIONAL

La figura 4 muestra la distribución de las especies a lo largo de los ejes de los dos primeros componentes principales resultantes del análisis de las variables que expresan atributos mecánicos del cráneo de las especies actuales de cánidos. Estos dos componentes principales tienen *Eigenvalues* (Autovalores) mayores a 1 y explican el 79,5% de la variación total después de la rotación mediante normalización varimax con Kaiser (Tabla 6). El resto de componentes (del 3 al 20) tienen *Eigenvalues* menores a 1. La tabla 7 muestra el nivel de asociación de las variables originales con cada uno de estos componentes.

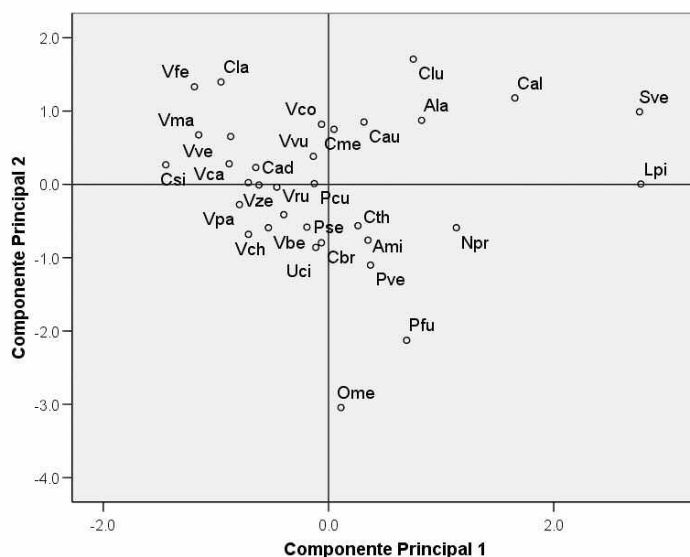


Figura 4. Resultados de un análisis de componentes principales efectuado sobre 20 variables relacionadas con propiedades mecánicas craneodentales de 33 especies de cánidos actuales. Las abreviaciones de los nombres de las especies se encuentran en la tabla 1.

Los resultados muestran que las especies de cánidos sociales e hipercarnívoros que se caracterizan por poseer un talón cortante (*L. pictus*, *C. alpinus* y *S. venaticus*) ocupan una posición extrema en la sección positiva del eje del primer componente principal. Comparados con el resto de especies de cánidos actuales, estas tres especies presentan mayor resistencia al doblamiento en las regiones localizadas entre el tercero y el cuarto premolar, y entre el primero y el segundo molar. Estas especies también exhiben un diastema relativamente corto comparado con la profundidad del dentario, lo que también evidencia una

Componente	Autovalores iniciales			Suma de las saturaciones al cuadrado de la rotación		
	Total	% de la varianza	% acumulado	Total	% de la varianza	% acumulado
1	13,3	66,6	66,6	11,2	56,2	56,2
2	2,6	12,9	79,5	4,7	23,3	79,5
3 a 20	< 1		100,000			100,000

Tabla 6. Varianza total explicada por los componentes principales del análisis sobre variables que expresan propiedades mecánicas del cráneo de 33 especies actuales de cánidos.

	Componente	
	1	2
IXm2	00,952	00,222
RRWPal	00,939	
C1C1	00,935	
IXp4	0,918	0,204
MAT	0,899	
HMFRD	0,856	0,340
MAM	0,855	0,251
DiastDp	-0,851	-0,361
RcrWZa	0,828	
RdiastL	-0,823	-0,355
DIA	0,814	0,247
c1	0,750	0,429
RBLDiast	0,746	0,317
PWPal	0,731	0,374
RUGA		-0,902
P4P	0,242	-0,884
I2	0,491	0,777
I3	0,559	0,733
m1BS	0,417	0,732
RBL	0,487	0,565

Tabla 7. Puntajes para los dos únicos componentes principales del ACP sobre variables que representan propiedades mecánicas de los cráneos de las especies actuales de cánidos. Método de rotación: Normalización Varimax con Kaiser.

mayor resistencia del dentario al estrés mecánico producido durante la mordida. El diastema en estas especies también es relativamente corto con respecto a la longitud del dentario, lo que disminuye la distancia entre el punto en el que se ejerce la fuerza de mordida y la articulación de la mandíbula con el cráneo. El resultado de este rasgo anatómico es el incremento en la fuerza de mordida a nivel de los caninos inferiores, por tanto una mayor eficiencia en la sujeción y perforación de tejidos blandos de las presas. Este atributo mecánico que confiere ventajas durante la cacería se ve aún más acentuado dado al tamaño relativamente grande del canino inferior. Adicionalmente, estas tres especies presentan ventajas mecánicas superiores para los músculos masetero y temporal, lo que redundará en una mayor fuerza de mordida. Con respecto a las propie-

dades mecánicas del cráneo estas tres especies muestran rostros y cráneos relativamente más anchos, lo que indica un potencial para ejercer mayores presiones de mordida y músculos temporales más voluminosos y por tanto más fuertes.

Los resultados del análisis de componentes principales indican que *C. lupus* presenta una tendencia menos acentuada respecto de las propiedades mecánicas observadas en los cráneos de *L. pictus*, *C. alpinus* y *S. venaticus* y se ubica en una posición intermedia entre las especies sociales e hipercarnívoras y las que viven en grupos familiares pequeños y poseen dieta carnívora. Sin embargo, *C. lupus* presenta una tendencia más pronunciada en el eje positivo del segundo componente principal. Esto indica que la evolución de la hipercarnivoría en este linaje operó sobre rasgos diferentes a los de las demás especies sociales e hipercarnívoras. Comparado con el resto de cánidos, el lobo gris presenta menor superficie de maceración en su dentición superior, un cuarto premolar que es más estrecho y largo, el segundo y tercer incisivos superiores más grandes y una cuchilla cortante más larga en el primer molar inferior. Así, aunque la fuerza de mordida y la resistencia del dentario y cráneo de *C. lupus* es inferior a la de los demás cánidos sociales e hipercarnívoros, esta especie presenta las adaptaciones más desarrolladas para cortar tejidos blandos y sostener presas con los incisivos entre todos los cánidos actuales. *Otocyon megalotis*, una especie que vive en grupos familiares pequeños y de hábitos insectívoros, y *Pseudalopex fulvipes*, una especie solitaria y omnívora, presentan rasgos cráneo dentales opuestos a los descritos para *C. lupus*.

La especie social restante, pero que exhibe hábitos carnívoros y no hipercarnívoros, *C. simensis*, muestra una ubicación sobre la sección negativa del primer componente principal. Aunque el valor para este componente no es marcadamente alto, se puede decir que esta especie presenta un dentario relativamente frágil y capacidades mecánicas reducidas para depredar sobre presas de gran tamaño.

DISCUSIÓN

Los resultados de los análisis de morfometría geométrica y tradicional son concordantes y complementarios. Estos resultados indican que existe una relación estrecha entre las conformaciones de la región lateral del cráneo, el arco zigomático, el dentario (vista general), el corpus de la mandíbula y las propiedades mecánicas cráneo dentales con las categorías de socialidad y gremio alimentario en la subfamilia Caninae. Esta asociación es más estrecha de lo que se esperaría por efecto del azar como lo demuestran análisis en los que se introduce una corrección de tipo filogenético (Fuentes y Muñoz-Durán, observaciones no publicadas). Las especies de cánidos actuales que viven en grupos sociales y que poseen hábitos alimentarios hipercarnívoros presentan cráneos cortos y compactos. Esto se relaciona con reducciones de la dentadura postcarnasial, diastemas reducidos y premolares que se apiñan, lo que es ventajoso para cazadores de presas grandes pues los caninos quedan más cerca de la articulación mandibular, reduciendo la longitud de la palanca externa e incrementando la ventaja mecánica de los músculos oclusores de la mandíbula. Estas especies además poseen conformaciones robustas de la mandíbula y arco zigomático, y rostros altos. Tales características conformacionales son reforzadas por la presencia de rostros y cráneos anchos, mandíbulas profundas y con sección transversal gruesa. Estos atributos le confieren mayor resistencia a estrés

mecánico que se produce durante la sujeción y mordida de presas grandes. Los rostros anchos y altos permiten mayor desarrollo de los turbinales maxilonasales y, por tanto, mayor eficiencia en la refrigeración de la sangre que irriga el cerebro, lo que se relaciona con las demandas metabólicas que impone la persecución prolongada de presas (Wang y Tedford, 2007). Adicionalmente estas especies poseen rasgos que les permiten perforar, rasgar y cortar músculos y otros tejidos blandos de manera más eficiente, comparadas con otros cánidos actuales. Así, al interior de la subfamilia Caninae, las especies de cánidos sociales e hipercarnívoros se diferencian por presentar rasgos cráneodentales que les confieren mayores ventajas mecánicas para sostener, derribar y procesar presas de gran tamaño, las cuales cazan de manera cooperativa, mediante la aplicación de numerosas mordidas y sin la intervención de las extremidades anteriores para otras funciones diferentes a las de proporcionar tracción.

Los rasgos anatómicos sobre los que se basan las anteriores conclusiones son susceptibles de ser conservados durante los procesos de fosilización. Por tanto, los resultados de este análisis sugieren que es posible identificar especies extintas pertenecientes a la subfamilia Caninae que pudieran haber sido sociales e hipercarnívoras. Estas especies podrían presentar rasgos craneodentales hipercarnívoros semejantes a los observados en *L. pictus*, *S. venaticus*, *C. alpinus* y *C. lupus*. La inferencia podría ser hecha mediante el uso de análisis discriminantes sobre las matrices de datos de deformaciones parciales o relativas de cualquiera de las regiones del cráneo analizadas. Estos análisis también pueden ser hechos sobre los componentes principales derivados de la matriz de variables de mecánica cráneo dental, dependiendo del estado de conservación y número de variables que puedan ser medidas en los especímenes fósiles.

Los resultados también sugieren que la diversidad de especies sociales en el registro fósil de los Caninae podría ser subestimada, porque no es posible identificar especies sociales mesocarnívoras, como *C. simensis*, pues estas no tendrían rasgos anatómicos distintivos. Como indican los resultados, las conformaciones carnívoras y omnívoras fueron muy semejantes, con hocicos alargados, arcos zigomáticos levemente ensanchados y mandíbulas moderadamente robustas. Esto se corresponde con la presencia de diastemas largos y premolares pequeños y dispersos sobre la región anterior del dentario. Estas especies también poseen propiedades mecánicas cráneo dentales muy semejantes que les confieren una capacidad reducida de generar fuerza para la mordida, pero les permite contar con mayor velocidad para la oclusión mandibular. Esta adaptación es ventajosa para depredadores que cazan presas pequeñas de locomoción rápida (Slater *et al.*, 2009). Así, los cráneos de las especies carnívoras y omnívoras extintas de la subfamilia Caninae, independientemente de su nivel de socialidad, no podrían ser diferenciados bajo esta aproximación.

Por otro lado, es probable que la diversidad de especies sociales e hipercarnívoras al interior de la subfamilia Caninae nunca haya sido muy alta en las comunidades ancestrales de mamíferos. El registro fósil más antiguo para esta subfamilia se remonta al Oligoceno temprano (34 millones de años (ma) aproximadamente; Tedford *et al.*, 2009). Desde su origen y hasta el Mioceno medio (Barstoviano temprano, 15 ma aproximadamente) esta subfamilia coexistió en Norte América con cánidos de la subfamilia Hesperocyoninae (Tedford *et al.*, 2009). La convivencia con cánidos de la subfamilia Borophaginae en ese continente se extendió por un período aún mayor, hasta finales del

Pleistoceno (Tedford *et al.*, 2009). Durante un período de tiempo de aproximadamente 29 ma, desde su origen hasta finales del Plioceno, la diversidad de especies de la subfamilia Caninae permaneció en niveles relativamente bajos. Lo anterior pudo ser el resultado de un proceso de supresión competitiva ejercido por linajes simpátricos físicamente superiores, no solo pertenecientes a las otras dos subfamilias de cánidos, sino a otros grupos de carnívoros como Nimravidae, Hyanenidae y Felidae. Incluso durante el Pleistoceno y el Holoceno, después de la extinción de muchos linajes de carnívoros competidores, la diversidad de especies sociales e hipercarnívoras al interior de los Caninae es reducida. La distribución geográfica actual de este grupo muestra que solo existe una especie de cánido hipercarnívoro en cada comunidad de mamíferos: *C. lupuses* es holártico, *L. pictus* es africano, *S. venaticuses* es suramericano y *C. alpinus* es asiático. En el presente ninguna de estas especies coexiste, exceptuando una leve superposición entre el lobo gris *C. lupus* y *C. alpinus* en Asia. Esto puede ser el resultado de una competición intragremial intensa que limita el número de grandes hipercarnívoros sociales en comunidades de mamíferos (Palomares y Caro, 1999; van Valkenburgh, 2001; Muñoz-Durán, 2002; Wang *et al.*, 2004).

Los resultados también indican que la socialidad y las adaptaciones hipercarnívoras en la subfamilia Caninae pudieron evolucionar por múltiples vías, dependiendo del contexto ecológico, las relaciones evolutivas entre los linajes y la variabilidad fenotípica disponible. Los resultados observados para *C. simensis* son particularmente significativos desde el punto de vista ecológico y evolutivo. Esta es la única especie de cánido moderna que siendo social no es hipercarnívora. Más aún, es la única especie en este estudio cuya conformación craneal fue sistemáticamente agrupada en un gremio alimentario que no corresponde con sus preferencias tróficas de tipo carnívoro. En los análisis exploratorios y clasificatorios *C. simensis* quedó reclasificada como omnívora. La explicación de esta observación podría residir en la reducida área de distribución geográfica actual e histórica de esta especie, así como a la escasa disponibilidad de presas de gran tamaño en esta área. *C. simensis* es un depredador que se encuentra confinado a las tierras altas de Etiopía, usualmente por encima de 3000 msnm, donde se alimenta fundamentalmente de roedores, y ocasionalmente caza de manera cooperativa corderos y antílopes juveniles (Moehlman y Hofer, 1997; MacDonald *et al.*, 2004; Sillero-Zubiri, 2004). La abundancia de presas pequeñas puede generar condiciones que estimulan la evolución de socialidad (Bekoff *et al.*, 1984; MacDonald *et al.*, 2004), y con ella la aparición de preferencias carnívoras se hace más probable. Sin embargo, una dieta basada primordialmente en roedores no genera suficientes presiones de selección para el desarrollo de rasgos cráneo dentales como los observados en otras especies carnívoras y oportunistas como por ejemplo chacales (*C. mesomelas*, *C. aureus* y *C. adustus*) o coyotes (*C. latrans*); mucho menos como las que poseen las cuatro especies hipercarnívoras. Por tanto, dado el contexto ecológico en el que ha evolucionado *C. simensis*, esta especie puede preservar características morfológicas omnívoras sin que esto afecte sus preferencias tróficas carnívoras o su estilo de vida grupal.

Otro ejemplo del efecto de las condiciones y oportunidades ecológicas en las cuales puede evolucionar la socialidad lo ilustra el caso del coyote, *C. latrans*. Aunque esta especie vive en grupos familiares, también presenta una estructura social que es bastante flexible, y que puede variar de una población a otra y a lo largo de la vida de los

individuos, desde una condición solitaria y nómada, pasando por grupos familiares, hasta la formación de grupos y clanes (Fox, 1975; Moehlman, 1986; Allen *et al.*, 1987; Berta, 1987; Bowyer, 1987; Sheldom, 1992; Geffen *et al.*, 1996; Gese *et al.*, 1996; Gese y Ruff, 1997; Nowak, 1999; Peyton, 1999; Wilson y Ruff, 1999; Gese y Bekoff, 2004). Curiosamente, los análisis de morfometría geométrica revelaron tendencias conformacionales hipercarnívoras en el coyote. Una tendencia semejante se observa en los resultados de morfometría tradicional, en los que el coyote aparece con valores ligeramente altos en el eje positivo del componente principal 2, ubicándose en un espacio de adaptaciones similar al exhibido por el lobo gris (*C. lupus*). Lo anterior sugiere que el coyote, potencialmente, podría presentar hábitos cooperativos y preferencias carnívoras más conspicuas. La distribución geográfica histórica de coyotes presenta superposición con la distribución del lobo gris. Esto indica que, además de su cercanía filogenética, la evolución de estos dos linajes podría estar mediada por su interacción. Entre las especies de carnívoros simpátricos se establece una jerarquía de dominancia basada en diferencias de tamaño corporal y grupal, donde las especies sociales de mayor tamaño son dominantes (Eaton, 1979; Palomares y Caro, 1999; van Valkenburgh, 2001; Muñoz-Durán, 2002). Este patrón de competición al interior del gremio de carnívoros es común a lo largo de un amplio rango de hábitats (Palomares y Caro, 1999; van Valkenburgh, 2001). Dado esto, es probable que un patrón de competición semejante haya caracterizado las interacciones de competición entre poblaciones ancestrales de carnívoros modernos (van Valkenburgh, 2001). Así, los coyotes pudieron haber sido excluidos del nicho hipercarnívoro debido a efectos de competición con el lobo gris, una especie social de mayor tamaño.

La correspondencia observada entre socialidad e hipercarnivoría en Caninae también está influenciada por la historia de relaciones de tipo evolutivo. Aunque se ha discutido que el talón cortante de *L. pictus*, *S. venaticus* y *C. alpinus* es el resultado de una convergencia funcional (van Valkenburgh, 1999), las numerosas y diversas semejanzas en la conformación y propiedades mecánicas craneodentales entre estas tres especies abren la posibilidad de que hayan podido derivar de un ancestro común. Esta posibilidad tiene soporte en la topología de cladogramas más parsimoniosos resultantes de análisis combinado de datos morfológicos y moleculares (Muñoz-Durán, 2011) y de la combinación de datos morfológicos, comportamentales, ecológicos, de historia de vida, cariológicos y de nueve secuencias moleculares (Fuentes y Muñoz-Durán, observaciones no publicadas). La hipótesis alterna de evolución independiente y convergencia de la conformación de las cuatro regiones del cráneo y de los 20 atributos mecánicos analizados entre estos tres linajes es menos probable. Por otro lado, aunque la conformación del cráneo de *C. lupus* es semejante a la de las otras tres especies sociales e hipercarnívoras, las gráficas de deformaciones relativas muestran que en general la conformación de *C. lupus* es la más próxima al resto de especies que viven en grupos familiares pequeños y que son de hábitos carnívoros. Esto, sumado a la observación de que *C. lupus* presenta propiedades mecánicas craneodentales diferentes a las de *L. pictus*, *S. venaticus* y *C. alpinus*, sugiere que socialidad e hipercarnivoría evolucionaron independientemente en *C. lupus*. Esta observación es apoyada por la topología de todos los cladogramas disponibles para la subfamilia Caninae. La asociación entre socialidad y conformación craneal también puede estar afectada por procesos de inercia filogenética. Este podría ser el caso de *C. brachyurus*, una especie

suramericana que vive en pequeños grupos familiares, forrajea en solitario y es considerada omnívora con una dieta compuesta fundamentalmente por roedores y frutas; incluso se considera que tiene tendencias insectívoras (Bekoff *et al.*, 1984; Dietz, 1985; Asa, 1997; Moehlman y Hofer, 1997; MacDonald *et al.*, 2004). Sin embargo, esta especie es de gran tamaño y presenta rasgos cursoriales acentuados, lo que es común en cánidos sociales e hipercarnívoros. La conformación de su dentario es más semejante a la de cánidos con hábitos carnívoros, y la de su arco zigomático es aún más impresionante en tanto que se asemeja a la de especies hipercarnívoras. *C. brachyurus* deriva de un ancestro migrante de Norte América (Muñoz-Durán, 2002) cuyo registro fósil más antiguo data de 4.7 ma de las Tunas, Nuevo México (Berta, 1987; Berta, 1988; Munthe, 1989). Lo anterior abre la posibilidad de que *C. brachyurus* derive de un ancestro con hábitos predadores más marcados que habitó en ambientes en los que las presas de gran tamaño eran más abundantes y diversas. La distribución geográfica presente de *C. brachyurus* corresponde a un ambiente en el que las presas de mediano y gran tamaño son escasas, lo que pudo haber estimulado un cambio en el comportamiento de esta especie hacia la omnivoría. De esta manera la presencia de un arco zigomático robusto, su tamaño corporal y adaptaciones cursoriales pueden ser consideradas características ancestrales mantenidas mediante un proceso de inercia filogenética.

A pesar de que el dimorfismo sexual en términos de tamaño corporal es común en los cánidos actuales (Fuentes y Muñoz-Durán, observaciones no publicadas), en este análisis no se encontraron diferencias de conformación craneal en las regiones estudiadas relacionadas con el sexo. Las especies sociales de cánidos presentan dimorfismo sexual que varía entre 14% (*S. venaticus*) y 24% (*C. lupus*), siendo los machos de mayor de tamaño corporal que las hembras. Dado lo anterior y las relaciones propuestas entre tamaño corporal e hipercarnivoría que sugieren que tamaños corporales mayores presentan ventajas para la cacería de presas de gran tamaño (van Valkenburgh *et al.*, 2003; Wang *et al.*, 2004; Finarelli, 2007), podría esperarse que los machos de las especies sociales desempeñaran un papel más activo durante eventos de cacería cooperativa. Por tanto, los machos deberían estar sometidos a presiones de selección más intensas para el desarrollo de rasgos anatómicos relacionados con la producción de fuerza y la resistencia al estrés mecánico. Los resultados de este estudio no brindan apoyo a la anterior predicción y sugieren que las diferencias en el tamaño corporal entre machos y hembras de las especies actuales de cánidos sociales no afectan su comportamiento predatorio. Machos y hembras desempeñan papeles equivalentes durante los eventos de cacería cooperativa y están sometidos a las mismas presiones selectivas que median esta interacción ecológica.

Los resultados también sugieren que se debe ser prudente con la comparación de grupos lejanos filogenéticamente bajo las presunciones de convergencia en características anatómicas que median la interacción depredador-presa y de una correlación fuerte entre socialidad e hipercarnivoría en carnívoros sin la habilidad de supinar los antebrazos. Estas presunciones no parecen estar bien justificadas. Incluso la comparación de especies estrechamente relacionadas como las de la subfamilia Caninae muestran que las adaptaciones a hipercarnivoría pueden concentrarse en regiones anatómicas diferentes. Así, mediante efectos funcionales diferentes se puede lograr el mismo objetivo: mejorar la capacidad de procesar presas. Esto lo ilustran las diferentes

adaptaciones que se observan en especies que han desarrollado talón cortante (*L. pictus*, *C. alpinus* y *S. venaticus*) que enfatizan variables biomecánicas asociadas con el primer componente principal, y *C. lupus* que enfatiza variables asociadas con el segundo componente principal.

Asumir que diferentes grupos taxonómicos de mamíferos carnívoros son análogos desde el punto de vista morfológico, funcional y ecológico puede conducir a inferencias erróneas. Por ejemplo, no existen felinos con trompas alargadas y cánidos con trompas cortas independientemente de su nivel de socialidad y del tipo de dieta hipo, meso o hipercarnívora que puedan tener (Radinsky, 1981). Así mismo, los leones (*Panthera leo*) son los felinos de mayor tamaño, poseen todos los rasgos craneodentales hipercarnívoros típicos de felino, tienen extremidades anteriores fuertes, con garras recurvadas, filosas y retráctiles, y además tienen antebrazos con la habilidad de supinar; aún así, los leones viven en grupos sociales y cazan de manera cooperativa. Especies extintas de félidos con características similares a las de los leones podrían ser categorizadas como hipercarnívoros solitarios en ausencia de evidencia diferente a la anatómica. Así, hay que ser cautos al proponer inferencias sobre la evolución de caracteres que, como la socialidad, no dejan un registro fósil directo, y restringir las comparaciones a grupos taxonómicos monofiléticos que muestran patrones claros de asociación entre rasgos comportamentales y anatómicos.

CONCLUSIONES

Existe relación estrecha entre las conformaciones de la región lateral del cráneo, el arco zigomático, el dentario (vista general), el corpus de la mandíbula y las propiedades mecánicas craneodentales con las categorías de socialidad y gremio alimentario en la subfamilia Caninae. Las especies de cánidos actuales que viven en grupos sociales y que poseen hábitos alimentarios hipercarnívoros presentan una conformación craneal, anatomía dental y propiedades mecánicas que los diferencian claramente del resto de las especies de cánidos actuales. Estas características morfológicas son susceptibles de ser preservadas en el registro fósil, lo que abre la posibilidad de identificar especies extintas de la subfamilia Caninae que vivían en grupos sociales y cazaban de manera cooperativa. Sin embargo, basados en los rasgos anatómicos en los que se centró este análisis, no será posible identificar especies extintas al interior de la subfamilia Caninae que fueron sociales pero con hábitos alimenticios diferentes a hipercarnívora.

La socialidad y adaptaciones hipercarnívoras en la subfamilia Caninae pudieron evolucionar por múltiples vías, dependiendo del contexto ecológico, las relaciones evolutivas entre linajes y variabilidad fenotípica disponible en poblaciones ancestrales. Entre los factores ecológicos más relevantes que influyen sobre la evolución de socialidad en cánidos están disponibilidad de presas y presencia de especies simpátricas competidoras. Para las regiones anatómicas estudiadas no hay variación conformacional relacionada con el sexo, lo que sugiere que el comportamiento depredador de machos y hembras de las especies de cánidos sociales modernas es similar y, por tanto, los dos sexos están afectados por presiones de selección comparables.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecemos a los integrantes del grupo de Ecología Evolutiva del Departamento de Biología de la Universidad Nacional de Colombia por su colaboración con la digitalización de *landmarks*, sus comentarios y sugerencias. En particular estamos en deuda con Carlos Morantes, quien además dedicó muchas horas a la edición de tablas y figuras. Queremos reconocer y agradecer el apoyo de las siguientes instituciones y los directores de las colecciones de mamíferos que nos brindaron acceso a los ejemplares de cánidos: *National Museum of Natural History – Smithsonian Institution*, Washington, D. C.; *American Museum of Natural History*, Nueva York; *The Field Museum*, Chicago; *Museum of Comparative Zoology*, Harvard; *Muséum National d'Histoire Naturelle*, París; *British Museum of Natural History*, Londres; *Zoologisches Museum Berlin*, Berlín; Museo de Vertebrados Jorge Ignacio Hernández Camacho del Instituto Von Humboldt, Villa de Leiva. Gracias a los evaluadores de este artículo por su lectura cuidadosa y valiosas sugerencias. Agradecemos el apoyo financiero del Departamento Administrativo de Ciencia, Tecnología e Innovación (COLCIENCIAS - contrato 192-2007) y de la División de Investigaciones de la Sede Bogotá (DIB, Proyecto 8373).

BIBLIOGRAFÍA

- ALLEN SH, HASTINGS JO, KOHN SC. Composition and stability of coyote families and territories in North Dakota. *Prairie Nat.* 1987;19(2):107-114.
- ANDERSSON K. Were There Pack-Hunting Canids in the Tertiary, and How Can We Know? *Paleobiology.* 2005;31(1):56-72.
- ANDERSSON M. The evolution of eusociality. *Ann Rev Ecol Syst.* 1984;15:165-189.
- ASA CS. Hormonal and experiential factors in the expression of social and parental behaviors in canids. En: Solomon NG, and French JA, editores. *Cooperative breeding in mammals.* Cambridge: Cambridge University Press; 1997. p. 129-149.
- AVIL L. Cooperation and non - linear dynamics: An ecological perspective on the evolution of sociality. *Evol Ecol Res.* 1999;1:459-477.
- BEKOFF M, DANIELS TJ, GITTLEMAN JL. Life History Patterns and the Comparative Social Ecology of Carnivores. *Ann Rev Ecol Syst.* 1984;15(1):191-232.
- BERTA A. Origin, diversification, and zoogeography of the South American Canidae. *Fieldiana Zoology.* 1987;39:455-472.
- BERTA A. Quaternary evolution and biogeography of the large South American Canidae (Mammalia: Carnivora). *Univ Calif Publ Geol Sci.* 1988;132:1-160.
- BOWYER T. Coyote group size relative to predation on mule deer. *Mammalia.* 1987;51(4):515-426.
- COURCHAMP F, CLUTTON-BROCK T, GRENFELL B. Inverse density dependence and the Allee effect. *Trends Ecol Evol.* 1999;14(10):405-410.
- DIETZ JM. *Chrysocyon brachyurus*. *Mamm species.* 1985;234:1-4.
- DUJARDIN JP. BAC. Institut de Recherches pour le Développement. 2002a. Disponible en: URL: www.mpl.ird.fr/morphometrics/, France.
- DUJARDIN JP. PAD. Institut de Recherches pour le Développement. 2002b. Disponible en: URL: <http://www.mpl.ird.fr/morphometrics/clic/index.html>, France.

- DUJARDIN JP. TET. Institut de Recherches pour le Développement. 2002c. Disponible en: URL:www.mpl.ird.fr/morphometrics/, France.
- DUJARDIN JP. VAR. Institut de Recherches pour le Développement. 2003. Disponible en: URL:www.mpl.ird.fr/morphometrics/, France.
- EATON RL. Interference competition among carnivores: a model for the evolution of social behavior. *Carnivore*. 1979;2:9-16.
- FANSHAWE JH, FITZGOBBON CD. Factors influencing the hunting success of an African wild dog pack. *Anim Behav*. 1993;45(3):479-490.
- FELSENSTEIN J. PHYLIP (Phylogeny Inference Package). 2005. Department of Genome Sciences, University of Washington, Seattle. Disponible en: URL: <http://evolution.genetics.washington.edu/phylip.html>.
- FINARELLI JA. Mechanisms behind Active Trends in Body Size Evolution of the Canidae (Carnivora: Mammalia). *Am Nat*. 2007;170(6):876-885.
- FOX MW. Evolution of social behaviour in canids. En: Fox MW, editor. *The wild canids*. New York, USA: Van Nostrand Reinhold Company; 1975. p. 429-460.
- GAMER M, LEMON J, FELLOWS I. 2009. in: Various Coefficients of Interrater Reliability and Agreement. Disponible en: URL:<http://CRAN.R-project.org/package=irr>.
- GEFFEN E, GOMPPER ME, GITTLEMAN JL, LUH H-K, MACDONALD DW, WAYNE RK. Size, life-history traits, and social organization in the Canidae: a reevaluation. *Am Nat*. 1996;147(1):140-160.
- GESE EM, BEKOFF M. Coyote (*Canis latrans*). En: Sillero-Zubiri C, Hoffmann M, and Macdonald DW, editores. *Canids: foxes, wolves, jackals and dogs*. Status survey and conservation action plan. Gland, Switzerland & Cambridge, UK: IUCN/SSC Canid Specialist Group; 2004. p. 81-87.
- GESE EM, RUFF RL. Scent-marking by coyotes, *Canis latrans*: the influence of social and ecological factors. *Anim Behav*. 1997;54(5):1155-1166.
- GESE EM, RUFF RL, CRABTREE RL. Social and nutritional factors influencing the dispersal of resident coyotes. *Anim Behav*. 1996;52(5):1025-1043.
- GONYEA W, ASHWORTH R. The form and function of retractile claws in the Felidae and other representative carnivorans. *J Morph*. 1975;145(2):229-238.
- LANDIS R, KOCH GG. The measurement of observer agreement for categorical data. *Biometrics*. 1977;33(1):159-174.
- MacDONALD DW. Helpers in fox society. *Nature*. 1979;282(5734):69-71.
- MacDONALD DW. The ecology of carnivore social behaviour. *Nature*. 1983;301:379-384.
- MacDONALD DW, CREEL S, MILLS MGL. Canid society. En: Macdonald DW, Sillero-Zubiri C, editores. *The biology and conservation of wild canids*. Oxford: Oxford University Press; 2004. p. 85-106.
- MAIER R. Comportamiento animal: Un enfoque evolutivo y ecológico. 1 ed. Madrid: McGraw Hill Interamericana; 2001.
- MARTIN LD. Fossil history of the terrestrial Carnivora. En: Gittleman JL, editor. *Carnivore behavior, ecology, and evolution*. Ithaca: Comstock Publishing Associates; 1989. p. 536-568.
- MOEHLMAN PD. Ecology of cooperation in canids. En: Rubenstein DI, Wrangam RW, editores. *Ecological aspects of social evolution*. Princeton, NJ, USA: Princeton University Press; 1986. p. 64-86.

MOEHLMAN PD, HOFER H. Cooperative breeding, reproductive suppression, and body mass in canids. En: Solomon NG, and French JA, editores. Cooperative breeding in mammals. Cambridge: Cambridge University Press; 1997. p. 76-127.

MUNTHE K. The skeleton of the Borophaginae. University of California Publications in Geological Sciences. 1989;133:1-115.

MUNTHE K. Canidae. En: Janis CM, Scott KM, Jacobs LL, editores. Evolution of Tertiary mammals of North America. Cambridge: Cambridge University Press; 1998. p. 124-143.

MUÑOZ-DURÁN J. Correlates of speciation and extinction rates in the Carnivora. *Evol Ecol Res.* 2002;4(7):963-991.

MUÑOZ-DURÁN J. Sociabilidad en carnívoros: una paradoja evolutiva. En: Zerda LE, editor. Comportamiento Animal y Humano. Bogotá, D.C.: Universidad Nacional de Colombia; 2010. p. 56-66.

MUÑOZ-DURÁN J. Data set incongruence and insights from the fossil record: the canid phylogeny. *Caldasia.* 2011;33(2):551-572.

NOGUCHI K, WALLACE HUI WL, GEL YR, GASTWIRTH JL, MIAOW. 2009. lawstat: An R package for biostatistics, public policy, and law Disponible en: URL:<http://CRAN.R-Project.org/package=lawstat>

NOWAK RM. Walker's mammals of the World. Sixth ed. Baltimore: The Johns Hopkins University Press; 1999.

PALOMARES F, CARO TM. Interspecific killing among mammalian carnivores. *Am Nat.* 1999;153(5):492-508.

PEYTON B. Spectacled Bear conservation action plan (*Tremarctos ornatus*). En: Servheen C, Herrero S, Peyton B, editores. Bears: status survey and conservation action plan. Cambridge, UK: IUCN/SSC Bear Specialist Group, IUCN/SSC Polar Bear Specialist Group; 1999. p. 157-198.

POLLY PD. Adaptive zones and the pinniped ankle: a 3D quantitative analysis of the carnivoran tarsal evolution. En: Sargis E, Dagosto M, editores. Mammalian evolutionary morphology: a tribute to Frederick S. Szalay. Dordrecht, The Netherlands: Springer; 2008. p. 167-196.

RADINSKY LB. Evolution of skull shape in carnivores 2. Additional modern carnivores. *Biol J Linnean Soc.* 1981;16(4):337-355.

RADINSKY LB. Evolution of skull shape in carnivores 3. The origin and early radiation of the modern carnivore families. *Paleobiology.* 1982;8(3):177-195.

ROHLF FJ. 2006. tpsDig, digitize landmarks and outlines. Department of Ecology and Evolution, SUNY at Stony Brook. Disponible en: URL: <http://life.bio.sunysb.edu/morph/index.html>

ROHLF FJ. 2007. tpsRelw, relative warps analysis. Department of Ecology and Evolution, SUNY at Stony Brook. Disponible en: URL:<http://life.bio.sunysb.edu/morph/index.html>

SHELDON JW. Wild dogs, the natural history of the nondomestic Canidae. ed. San Diego, CA: Academic Press Inc.; 1992.

SILLERO-ZUBIRI C. Pale fox (*Vulpes pallida*). En: Sillero-Zubiri C, Hoffmann M, and Macdonald DW, editores. Canids: foxes, wolves, jackals and dogs. Status survey and conservation action plan. Gland, Switzerland & Cambridge, UK: IUCN/SSC Canid Specialist Group; 2004. p. 199-200.

- SLATER GJ, DUMONT ER, VAN VALKENBURGH B. Implications of predatory specialization for cranial form and function in canids. *J Zoo.* 2009;278(3):181-188.
- SPSS. SPSS 15.0 for Windows. SPSS Inc, Chicago. 2006.
- TEAM RDC. 2009. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing. Disponible en: URL:<http://www.R-project.org>.
- TEDFORD R. Neogene mammalian biostratigraphy in China: past, present and future. *Vert Palas.* 1995;33(4):277-289.
- TEDFORD RH, WANG X, TAYLOR BE. Phylogenetic systematics of the North American fossil Caninae (Carnivora: Canidae). *Bull Am Mus Nat His.* 2009;574:1-215.
- Van der MOLEN S, MARTÍNEZ ABADÍAS N, GONZÁLEZ-JOSÉ R. Introducción a la Morfometría Geométrica. Curso teórico-práctico. 1 ed. Puerto madryn y Barcelona: Editorial FCNyM-UNLP. 2007
- Van VALKENBURGH B. Major patterns in the history of carnivorous mammals. *Ann Rev Earth and Planetary Scs.* 1999;27(1):463-493.
- Van VALKENBURGH B. The dog-eat-dog world of carnivores: A review of past and present carnivore community dynamics. En: Craig B, and Bunn HT, editores. *Meat-eating & human evolution.* Oxford: Oxford University Press; 2001. p. 101-121.
- Van VALKENBURGH B, KOEPFLI KP. Cranial and dental adaptations to predation in canids. En: Dunstone N, and Gorman ML, editores. *Mammals as Predators.* Oxford: Oxford University Press; 1993. p. 15-37.
- Van VALKENBURGH B, RUFF CB. Canine tooth strength and killing behaviour in large carnivores. *J Zoo.* 1987;212(3):379-397.
- Van VALKENBURGH B, SACCO T, WANG X. Pack hunting in Miocene borophagine dogs: evidence from craniodental morphology and body size. *Bull Am Mus Nat His.* 2003;279:147-162.
- WANG X. Transformation from plantigrady to digitigrady: functional morphology of locomotion in *Hesperocyon* (Canidae, Carnivora). *Am Mus Novit.* 1993;3069:1-23.
- WANG X. Phylogenetic systematics of the *Hesperocyoninae* (Carnivora, Canidae). *Bull Am Mus Nat His.* 1994;221:1-207.
- WANG X, TEDFORD RH. Evolutionary history of canids. En: Jensen P, editor. *The behavioural biology of dogs.* Oxford: CABI International; 2007. p. 3-20.
- WANG X, TEDFORD RH, TAYLOR BE. Phylogenetic systematics of the *Borophaginae* (Carnivora: Canidae). *Bull Am Mus Nat His.* 1999;243:1-391.
- WANG X, TEDFORD RH, VAN VALKENBURGH B, WAYNE RK. Phylogeny, classification, and evolutionary ecology of the Canidae. En: Sillero-Zubiri C, Hoffmann M, and Macdonald DW, editores. *Canids: foxes, wolves, jackals and dogs. Status survey and conservation action plan.* Gland, Switzerland & Cambridge, UK: IUCN/SSC Canid Specialist Group; 2004. p. 20-32.
- WILSON DE, RUFF S. *The Smithsonian book of North American Mammals.* First ed. Singapore: The Smithsonian Institution; 1999.

