

**ESTIMACIÓN DE LA CONFORMACIÓN CRANEAL ANCESTRAL DE LA SUB-
FAMILIA CANINAE**

**ESTUDIANTE:
JAIR MORA GAMBOA**

**UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA
FACULTAD CIENCIAS, DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA
BOGOTÁ, COLOMBIA
2013**

ESTIMACIÓN DE LA CONFORMACIÓN CRANEAL ANCESTRAL DE LA SUB-FAMILIA CANINAE

**ESTUDIANTE:
JAIR MORA GAMBOA**

**Tesis o trabajo de investigación presentada(o) como requisito parcial para optar al
título de: Magíster en Ciencias - Biología**

**Director:
JOAO VICTOR MUÑOZ DURAN Ph.D.**

**TESIS DE MAESTRÍA
BIOLOGÍA – LÍNEA ECOLOGÍA
UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA
FACULTAD CIENCIAS, DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA
BOGOTÁ, COLOMBIA
2013**

DEDICATORIA

A mi familia por quienes soy lo que soy

A Dios por sus bendiciones e iluminar mi camino, darme la inteligencia y brindarme la fuerza necesaria, para poder lograr uno de mis grandes propósitos profesionales.

Para mis padres por su apoyo, consejos, comprensión, amor y ayuda en los momentos difíciles enseñándome a encarar las adversidades sin desfallecer en el intento. A mi madre Dora y mi padre Juan siempre tan perseverantes e impulsando este nuevo logro dentro de mi historia de vida, que da por finalizado un ciclo y da comienzo a otro nuevo lleno de sueños y metas por cumplir.

Para mi esposa amada, gracias por tu paciencia y comprensión hoy hemos alcanzado un triunfo más, porque siempre estuviste en cada momento brindándome tu apoyo por eso mis logros también son tuyos; Dios nos ha bendecido con estos años de amor compartiendo alegrías y tristezas pero siempre dándonos la fortaleza y permitiéndonos estar juntos, fortaleciendo nuestro amor para seguir caminando en este mundo cumpliendo nuestras metas y nuestros sueños.

A mis hermanas Inés, Judith y Mayerli por estar siempre presentes sin importar las distancias, brindándome una palabra de aliento en los momentos difíciles y que han sido incentivos de mi vida.

AGRADECIMIENTOS

Joao Muñoz Durán, director de mi trabajo de grado e investigador del Programa de maestría en ecología, por brindarme la oportunidad de aprender, por sus valiosos aportes, dedicación constante y confianza depositada en mí, en muchas oportunidades el tiempo transcurre rápidamente, pero descubres que no sólo hay conocimiento, sino también lazos de amistad y personas de gran calidad humana. Gracias por abrirme las puertas del grupo de investigación y por brindarme todos estos valiosos aportes que me llevaron a la culminación de este gran trabajo.

Otro agradecimiento especial a mis compañeros de grupo de investigación a Jesualdo y Carlos Morantes. Jesualdo gracias por tu valiosa ayuda y apoyo constante durante el transcurso de mi investigación. Carlos compañero de aventuras y proyectos, gracias por tu valioso aporte y consejos durante estos años de investigación juntos en el grupo de ecología evolutiva, a ustedes dos mil gracias por su paciencia y gracias por esos momentos gratos que pasamos y el tiempo que hemos compartido.

A mis compañeros de grupo Ludwid, Paola, Rodrigo, Luisa, Yacta, Diego, gracias por sus consejos, comentarios y apoyo durante este proceso de investigación donde ustedes también fueron partícipes de este logro, no siendo solo el resultado de mis esfuerzos si no el de ustedes también.

Resumen

La secuencia de transformaciones que condujeron a la diversidad morfológica craneal observada en las especies actuales de la subfamilia Caninae y su relación con aspectos de la ecología y comportamiento han sido poco estudiados. El objetivo de este trabajo es estimar la conformación craneal de las regiones lateral, palatal y dentario de los ancestros en la subfamilia Caninae y establecer su relación con aspectos ecológicos. Para lo anterior se emplearon métodos de filogenética comparada y morfometría geométrica sobre una muestra de 1099 especímenes de 31 especies de cánidos actuales. Los resultados indican que la conformación craneal del ancestro de la subfamilia Caninae así como la de la mayoría de los ancestros en los clados Vulpini y Canini es semejante a la de especies actuales con hábitos alimenticios omnívoros. El patrón de transformaciones también muestra que las conformaciones asociadas con hábitos especializados como la insectivoría y la hipercarnivoría evolucionaron recientemente. Las propiedades biomecánicas relacionadas con la generación de velocidad y fuerza de oclusión mandibular de las conformaciones ancestrales también fueron analizadas.

Palabras claves: Caninae, morfometría geométrica, reconstrucción de estados ancestrales, evolución.

Abstract

The transformation sequence leading to the diversity of cranial morphology observed in the present day species in the Caninae subfamily and its relation with ecological and behavioral aspects is not currently understood. The aim of this research is to estimate ancestral cranial conformation of lateral, palatal and dentary regions for the Caninae subfamily and infer their relationship with ecological traits. For this, phylogenetic comparative and geometric morphometrics methods were used on a sample of 1099 specimens representing 31 extant species. Results indicate that the ancestor of the Caninae subfamily, as well as the majority of the ancestors in the Canini and Vulpini clades, had a cranial conformation similar to that of extant omnivorous species. The transformation pattern shows that cranial conformation associated to specialized diets, such as insectivory and hypercarnivory, evolved recently. The biomechanical properties related with speed and strength of mandible occlusion of ancestral conformations were also analyzed.

Keywords: Caninae, geometric morphometrics, reconstruction of ancestral states, evolution.

CONTENIDO

	Página
Resumen	
Abstract	
Lista de figuras	
Lista de tablas	
	1
1. Introducción	
2. Marco Teórico	3
2.1 Cánidos	3
2.2 Historia Evolutiva de los cánidos	4
2.3 Hesperocyoninae	6
2.4 Borophaginae	7
2.5 Caninae	8
2.6 Filogenia	10
2.7 Morfometría geométrica en cánidos	12
3. Objetivos	14
3.1 Objetivo general	14
3.2. Objetivo Específicos	14
4. Metodología	15
4.1 Imágenes de referencia	15
4.2 Morfometría geométrica	17
4.2.1 Digitalización de Landmarks	17
4.2.2 Análisis de repetibilidad y prueba de supuestos estadísticos	25
4.2.3 Conformación	25
4.3 Morfometría tradicional	28
4.4 Estados ancestrales	29
4.4.1 Reconstrucción de la conformación craneal ancestral	29
5. Resultados	32
5.1 Morfometría geométrica	32
5.1.1 Análisis de repetibilidad y prueba de supuestos estadísticos.	32
5.1.2 Conformación	34
5.1.2.1 Análisis de componentes principales	34
5.1.2.2 Análisis de Agrupamiento	47
5.1.2.3 Análisis Discriminante	51
5.2 Morfometría tradicional	53
5.3 Estados ancestrales	55
5.3.1 Reconstrucción de estados ancestrales a partir de los índices de propiedades mecánicas cráneo dentales.	55
5.3.2 Reconstrucción de la conformación craneal ancestral	57
5.3.2.1 Análisis de los nodos reconstruidos para la vista del dentario	58
5.3.2.2 Comparación entre nodos reconstruidos para la vista dentario	66

5.3.2.3	Análisis de los nodos reconstruidos para la vista del Palatal	74
5.3.2.4	Comparación entre los nodos reconstruidos para la vista Palatal	80
5.3.2.5	Análisis de los nodos reconstruidos para la vista lateral total	85
5.3.2.6	Comparación entre nodos reconstruidos para la vista lateral total	95
5.3.2.7	Análisis de los nodos reconstruidos para la vista Lateral Generalizado	102
5.3.2.8	Comparación entre dos nodos reconstruidos para la vista lateral generalizada	109
5.3.2.9	Análisis de los nodos reconstruidos para la vista Lateral parcial 1	115
5.3.2.10	Comparación entre nodos reconstruidos para la vista lateral parcial 1	122
5.3.2.11	Análisis de los nodos reconstruidos para la vista Lateral parcial 2	128
5.3.2.12	Comparación entre nodos reconstruidos para la vista lateral parcial 2	134
6.	Discusión	140
6.1	Inferencia de aspectos ecológicos de los ancestros de la subfamilia Caninae basados en la reconstrucción de su conformación craneal.	140
6.2	Conformación craneal ancestral y propiedades biomecánicas	144
6.2.1	Vista Dentario	145
6.2.2	Vista palatal	147
6.2.3	Vistas Lateral total y Lateral general	148
6.2.4	Vistas Lateral parcial uno (rostro) y Lateral parcial dos (arco zigomático)	149
6.2.5	Comparaciones entre diferentes conformaciones reconstruidas y especies actuales	150
7.	Conclusiones	152
8.	Bibliografía	153
9.	Anexos	159

LISTA DE FIGURAS

Figura No	Descripción	Página
1	Rango de distribución de la diversidad a través del tiempo y las relaciones entre las tres Subfamilias Canidae.	4
2	Relaciones filogenéticas de los cánidos a nivel de género.	5
3	Landmarks utilizados para la vista del dentario.	19
4	Landmarks utilizados para la Vista del palatal.	20
5	Landmarks utilizados para la Vista lateral total.	21
6	Landmarks utilizados para la Vista lateral generalizado.	22
7	Landmarks utilizados para la Vista Lateral Parcial 1	23
8	Landmarks utilizados para la Vista Lateral Parcial 2	24
9	Filogenia reportada por Fuentes González, JA. 2011, con 31 especies de cánidos actuales.	30
10	Análisis de componentes principales para la vista del Dentario a partir de la matriz de pesos de los nodos reconstruidos o HTUs y de las especies actuales	34
11	Análisis de componentes principales para la vista Palatal a partir de la matriz de pesos de los nodos reconstruidos o HTUs y de las especies actuales	37
12	Análisis de componentes principales para la vista Lateral Total (14 landmarks) a partir de la matriz de pesos de los nodos reconstruidos o HTUs y de las especies actuales	39
13	Análisis de componentes principales para la vista Lateral Generalizado (7 landmarks) a partir de la matriz de pesos de los nodos reconstruidos o HTUs y de las especies actuales	42
14	Análisis de componentes principales para la vista Lateral parcial 1 (región del Maxilar y premaxilar, 6 landmarks) a partir de la matriz de pesos de los nodos reconstruidos o HTUs y de las especies actuales	44
15	Análisis de componentes principales para la vista Lateral parcial 2 (región del arco zigomático, 6 landmarks) a partir de la matriz de pesos de los nodos reconstruidos o HTUs y de las especies actuales	46
16	Análisis de agrupamiento para la vista dentario realizado con Neighbour Joining y utilizando como criterio de agrupamiento distancias Euclidianas	48
17	Análisis de agrupamiento para la vista palatal realizado con Neighbour Joining y utilizando como criterio de agrupamiento distancias Euclidianas	48
18	Análisis de agrupamiento para la vista lateral total realizado con neighbour Joining y utilizando como criterio de agrupamiento distancias Euclidianas	49
19	Análisis de agrupamiento para la vista lateral generalizada con neighbour Joining y utilizando como criterio de agrupamiento distancias Euclidianas	49

20	Análisis de agrupamiento para la vista lateral parcial 1 con neighbour Joining y utilizando como criterio de agrupamiento distancias Euclidianas	50
21	Análisis de agrupamiento para la vista lateral parcial 2 con neighbour Joining y utilizando como criterio de agrupamiento distancias Euclidianas	50
22	Conformación del dentario estimada para el ancestro de la subfamilia Caninae (Nodo1).	58
23	Estimación de la conformación del dentario para el ancestro del clado Vulpini y comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.	59
24	Estimación de la conformación del dentario para el ancestro de las especies afrotropicales e indomalayas del clado Vulpini y comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.	59
25	Estimación de la conformación del dentario para el ancestro de las especies Vru y Vze y comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae	60
26	Estimación de la conformación del dentario para el ancestro de las especies holárticas del clado Vulpini y comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.	61
27	Estimación de la conformación del dentario para el ancestro de las especies del clado Canini y comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.	62
28	Estimación de la conformación del dentario para el ancestro de las especies de canidos suramericanos y comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.	62
29	Estimación de la conformación del dentario para el ancestro del clado de los lobos y comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.	63
30	Estimación de la conformación del dentario para el ancestro de las especies Cla, Lpi y Sve y comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.	64
31	Estimación de la conformación del dentario para el ancestro de las especies Lpi y Sve y comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae	65
32	Estimación de la conformación del dentario para el ancestro de las especies Cla y Clu y comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae	66
33	Comparación de la conformación del dentario para la especie Npr frente al ancestro de la Subfamilia Caninae.	67
34	Comparación de la conformación del dentario para la especie Ome frente al ancestro de la Subfamilia Caninae.	68
35	Comparación de la conformación del dentario para el ancestro de la tribu Vulpini (nodo 5) frente al ancestro de los Vulpes afrotropicales e indomalayanos (nodo 6).	69
36	Comparación de la conformación del dentario para el ancestro de la tribu Vulpini (nodo 5) frente al ancestro de los Vulpes	69

	holárticos (nodo 9).	
37	Comparación de la conformación del dentario para el ancestro de los Vulpes afrotropicales e indomalayanos (nodo 6) frente al ancestro de los Vulpes holárticos (nodo 9).	70
38	Comparación de la conformación del dentario para el ancestro de los cánidos suramericanos (nodo 14) frente a <i>Chrysocyon brachyurus</i> , Cbr.	71
39	Comparación de la conformación del dentario para el ancestro de los cánidos suramericanos (nodo 14) frente al ancestro de los Vulpes afrotropicales e indomalayanos (nodo 6).	72
40	Comparación de la conformación del dentario para el ancestro de los cánidos suramericanos (nodo 14) frente al ancestro del clado de los lobos (nodo 22).	73
41	Comparación de la conformación del dentario para el ancestro del clado de los lobos hipercarnívoros (nodo 25) frente al ancestro del <i>Canis lupus</i> y <i>C. latrans</i> .	74
42	Conformación del dentario estimada para el ancestro de la subfamilia Caninae (Nodo1). Esta conformación es la base de comparación con los ancestros subsecuentes de la subfamilia Caninae.	75
43	Estimación de la conformación del palatal para el ancestro del clado Vulpini y comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.	75
44	Estimación de la conformación del palatal para el ancestro de las especies afrotropicales e indomalayas del clado Vulpini y comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.	76
45	Estimación de la conformación del palatal para el ancestro de las especies Vru, Vze y comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.	76
46	Estimación de la conformación del palatal para el ancestro de las especies holárticas del clado Vulpini y comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.	77
47	Estimación de la conformación del palatal para el ancestro de las especies del clado Canini y comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.	77
48	Estimación de la conformación de la vista Palatal para el ancestro de las especies de cánidos suramericanos y comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.	78
49	Estimación de la conformación de la vista palatal para el ancestro del clado de los lobos y comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.	78
50	Estimación de la conformación de la vista palatal para el ancestro de las especies Cla, Lpi y Sve y comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae	79
51	Estimación de la conformación de la vista palatal para el ancestro de las especies Lpi y Sve y comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae	79

52	Estimación de la conformación de la vista palatal para el ancestro de las especies Cla y Clu y comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.	80
53	Comparación de la conformación de la vista palatal para la especie Npr frente al ancestro de la Subfamilia Caninae.	81
54	Comparación de la conformación de la vista palatal para la especie Ome frente al ancestro de la Subfamilia Caninae.	81
55	Comparación de la conformación de la vista palatal para el ancestro de la tribu Vulpini (nodo 5) frente al ancestro de los Vulpes afrotropicales e indomalayanos (nodo 6).	82
56	Comparación de la conformación de la vista palatal para el ancestro de la tribu Vulpini (nodo 5) frente al ancestro de los Vulpes holárticos (nodo 9).	82
57	Comparación de la conformación de la vista palatal para el ancestro de los Vulpes afrotropicales e indomalayanos (nodo 6) frente al ancestro de los Vulpes holárticos (nodo 9).	83
58	Comparación de la conformación de la vista palatal para el ancestro de los cánidos suramericanos (nodo 14) frente a <i>Chrysocyon brachyurus</i> , Cbr.	83
59	Comparación de la conformación de la vista palatal para el ancestro de los cánidos suramericanos (nodo 14) frente al ancestro de los Vulpes afrotropicales e indomalayanos (nodo 6).	84
60	Comparación de la conformación de la vista palatal para el ancestro de los cánidos suramericanos (nodo 14) frente al ancestro del clado de los lobos (nodo 22).	84
61	Comparación de la conformación de la vista palatal para el ancestro del clado de los lobos hipercarnívoros (nodo 25) frente al ancestro del <i>Canis lupus</i> y <i>C. latrans</i>	85
62	Conformación de la vista lateral total estimada para el ancestro de la subfamilia Caninae (Nodo1). Esta conformación es la base de comparación con los ancestros subsecuentes de la subfamilia Caninae	86
63	Estimación de la conformación de la vista lateral total para el ancestro del clado Vulpini y comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae	86
64	Estimación de la conformación de la vista lateral total para el ancestro de las especies afrotropicales e indomalayas del clado Vulpini y comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae	87
65	Estimación de la conformación de la vista lateral total para el ancestro de las especies Vru y Vze y comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae	88
66	Estimación de la conformación de la vista lateral total para el ancestro de las especies holárticas del clado Vulpini y comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.	89
67	Estimación de la conformación de la vista lateral total para el ancestro de las especies del clado Canini y comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae	90

68	Estimación de la conformación de la vista lateral total para el ancestro de las especies de cánidos suramericanos y comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.	90
69	Estimación de la conformación de la vista lateral total para el ancestro del clado de los lobos y comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae	91
70	Estimación de la conformación de la vista lateral total para el ancestro de las especies Cla, Lpi y Sve y comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae	92
71	Estimación de la conformación de la vista lateral total para el ancestro de las especies Lpi y Sve y comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae	93
72	Nodo 29 para la vista Lateral total.	94
73	Comparación de la conformación de la vista lateral total para la especie Npr frente a el ancestro de la Subfamilia Caninae.	95
74	Comparación de la conformación de la vista lateral total para la especie Ome frente a el ancestro de la Subfamilia Caninae	96
75	Comparación de la conformación de la vista lateral total para el ancestro de la tribu Vulpini (nodo 5) frente al ancestro de los Vulpes afrotropicales e indomalayanos (nodo 6).	97
76	Comparación de la conformación de la vista lateral total para el ancestro de la tribu Vulpini (nodo 5) frente al ancestro de los Vulpes holárticos (nodo 9)	97
77	Comparación de la conformación de la vista lateral total para el ancestro de los Vulpes afrotropicales e indomalayanos (nodo 6) frente al ancestro de los Vulpes holárticos (nodo 9).	98
78	Comparación de la conformación de la vista lateral total para el ancestro de los cánidos suramericanos (nodo 14) frente a <i>Chrysocyon brachyurus</i> , Cbr.	99
79	Nodo 14 o ancestral frente al nodo 6 para la vista lateral total.	100
80	Comparación de la conformación de la vista lateral total para el ancestro de los cánidos suramericanos (nodo 14) frente al ancestro del clado de los lobos (nodo 22).	101
81	Comparación de la conformación de la vista lateral total para el ancestro del clado de los lobos hipercarnívoros (nodo 25) frente al ancestro del <i>Canis lupus</i> y <i>C. latrans</i>	102
82	Conformación para la vista lateral generalizada estimada para el ancestro de la subfamilia Caninae (Nodo1).	103
83	Estimación de la conformación para la vista lateral generalizada para el ancestro del clado Vulpini y comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae	103
84	Estimación de la conformación para la vista lateral generalizada para el ancestro de las especies afrotropicales e indomalayas del clado Vulpini y comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.	104
85	Estimación de la conformación para la vista lateral generalizada para el ancestro de las especies Vru y Vze y comparación con el	104

	ancestro de la Subfamilia Caninae.	
86	Estimación de la conformación para la vista lateral generalizada para el ancestro de las especies holárticas del clado Vulpini y comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.	105
87	Estimación de la conformación para la vista lateral generalizada para el ancestro de las especies del clado Canini y comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.	106
88	Estimación de la conformación para la vista lateral generalizada para el ancestro de las especies de cánidos suramericanos y comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.	106
89	Estimación de la conformación para la vista lateral generalizada para el ancestro del clado de los lobos y comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.	107
90	Estimación de la conformación para la vista lateral generalizada para el ancestro de las especies Cla, Lpi y Sve y comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.	107
91	Estimación de la conformación para la vista lateral generalizada para el ancestro de las especies Lpi y Sve y comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.	108
92	Estimación de la conformación para la vista lateral generalizada para el ancestro de las especies Cla y Clu y comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.	109
93	Comparación de la conformación para la vista lateral generalizada para la especie Npr frente al ancestro de la Subfamilia Caninae.	110
94	Comparación de la conformación para la vista lateral generalizada para la especie Ome frente al ancestro de la Subfamilia Caninae.	110
95	Comparación de la conformación para la vista lateral generalizada para el ancestro de la tribu Vulpini (nodo 5) frente al ancestro de los Vulpes afrotropicales e indomalayanos (nodo 6).	111
96	Comparación de la conformación para la vista lateral generalizada para el ancestro de la tribu Vulpini (nodo 5) frente al ancestro de los Vulpes holárticos (nodo 9).	111
97	Comparación de la conformación para la vista lateral generalizada para el ancestro de los Vulpes afrotropicales e indomalayanos (nodo 6) frente al ancestro de los Vulpes holárticos (nodo 9).	112
98	Comparación de la conformación para la vista lateral generalizada para el ancestro de los cánidos suramericanos (nodo 14) frente a <i>Chrysocyon brachyurus</i> , Cbr.	113
99	Comparación de la conformación para la vista lateral generalizada para el ancestro de los cánidos suramericanos (nodo 14) frente al ancestro de los Vulpes afrotropicales e indomalayanos (nodo 6).	113
100	Comparación de la conformación para la vista lateral generalizada para el ancestro de los cánidos suramericanos (nodo 14) frente al ancestro del clado de los lobos (nodo 22).	114
101	Comparación de la conformación para la vista lateral generalizada para el ancestro del clado de los lobos hipercarnívoros (nodo 25) frente al ancestro del <i>Canis lupus</i> y <i>C. latrans</i> .	115

102	Conformación para la vista Lateral parcial 1 estimada para el ancestro de la subfamilia Caninae (Nodo1). Esta conformación es la base de comparación con los ancestros subsecuentes de la subfamilia Caninae.	116
103	Estimación de la conformación para la vista Lateral parcial 1 para el ancestro del clado Vulpini y comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.	116
104	Estimación de la conformación para la vista Lateral parcial 1 para el ancestro de las especies afrotropicales e indomalayas del clado Vulpini y comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.	117
105	Estimación de la conformación para la vista Lateral parcial 1 para el ancestro de las especies Vru y Vze y comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.	117
106	Estimación de la conformación para la vista Lateral parcial 1 para el ancestro de las especies holárticas del clado Vulpini y comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.	118
107	Estimación de la conformación para la vista Lateral parcial 1 para el ancestro de las especies del clado Canini y comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.	118
108	Estimación de la conformación para la vista Lateral parcial 1 para el ancestro de las especies de canidos suramericanos y comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.	119
109	Estimación de la conformación para la vista Lateral parcial 1 para el ancestro del clado de los lobos y comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.	119
110	Estimación de la conformación para la vista Lateral parcial 1 para el ancestro de las especies Cla, Lpi y Sve y comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.	120
111	Estimación de la conformación para la vista Lateral parcial 1 para el ancestro de las especies Lpi y Sve y comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.	121
112	Estimación de la conformación para la vista Lateral parcial 1 para el ancestro de las especies Cla y Clu y comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.	122
113	Comparación de la conformación para la vista Lateral parcial 1 para la especie Npr frente al ancestro de la Subfamilia Caninae.	123
114	Comparación de la conformación para la vista Lateral parcial 1 para la especie Ome frente al ancestro de la Subfamilia Caninae.	123
115	Comparación de la conformación para la vista Lateral parcial 1 para el ancestro de la tribu Vulpini (nodo 5) frente al ancestro de los Vulpes afrotropicales e indomalayanos (nodo 6).	124
116	Comparación de la conformación para la vista Lateral parcial 1 para el ancestro de la tribu Vulpini (nodo 5) frente al ancestro de los Vulpes holárticos (nodo 9).	124
117	Comparación de la conformación para la vista Lateral parcial 1 para el ancestro de los Vulpes afrotropicales e indomalayanos (nodo 6) frente al ancestro de los Vulpes holárticos (nodo 9).	125

118	Comparación de la conformación para la vista Lateral parcial 1 para el ancestro de los cánidos suramericanos (nodo 14) frente a <i>Chrysocyon brachyurus</i> , Cbr.	126
119	Comparación de la conformación para la vista Lateral parcial 1 para el ancestro de los cánidos suramericanos (nodo 14) frente al ancestro de los Vulpes afrotropicales e indomalayanos (nodo 6).	126
120	Comparación de la conformación para la vista Lateral parcial 1 para el ancestro de los cánidos suramericanos (nodo 14) frente al ancestro del clado de los lobos (nodo 22).	127
121	Comparación de la conformación para la vista Lateral parcial 1 para el ancestro del clado de los lobos hipercarnívoros (nodo 25) frente al ancestro del <i>Canis lupus</i> y <i>C. latrans</i> .	127
122	Conformación para la vista Lateral parcial 2 estimada para el ancestro de la subfamilia Caninae (Nodo1). Esta conformación es la base de comparación con los ancestros subsecuentes de la subfamilia Caninae.	128
123	Estimación de la conformación para la vista Lateral parcial 2 para el ancestro del clado Vulpini y comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.	129
124	Estimación de la conformación para la vista Lateral parcial 2 para el ancestro de las especies afrotropicales e indomalayas del clado Vulpini y comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.	129
125	Estimación de la conformación para la vista Lateral parcial 2 para el ancestro de las especies Vru y Vze y comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.	130
126	Estimación de la conformación para la vista Lateral parcial 2 para el ancestro de las especies holárticas del clado Vulpini y comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.	130
127	Estimación de la conformación para la vista Lateral parcial 2 para el ancestro de las especies del clado Canini y comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.	131
128	Estimación de la conformación para la vista Lateral parcial 2 para el ancestro de las especies de cánidos suramericanos y comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.	131
129	Estimación de la conformación para la vista Lateral parcial 2 para el ancestro del clado de los lobos y comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae	132
130	Estimación de la conformación para la vista Lateral parcial 2 para el ancestro de las especies Cla, Lpi y Sve y comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.	132
131	Estimación de la conformación para la vista Lateral parcial 2 para el ancestro de las especies Lpi y Sve y comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.	133
132	Estimación de la conformación para la vista Lateral parcial 2 para el ancestro de las especies Cla y Clu y comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.	133
133	Comparación de la conformación para la vista Lateral parcial 2	134

	para la especie Npr frente al ancestro de la Subfamilia Caninae.	
134	Comparación de la conformación para la vista Lateral parcial 2 para la especie Ome frente al ancestro de la Subfamilia Caninae.	135
135	Comparación de la conformación para la vista Lateral parcial 2 para el ancestro de la tribu Vulpini (nodo 5) frente al ancestro de los Vulpes afrotropicales e indomalayanos (nodo 6).	135
136	Comparación de la conformación para la vista Lateral parcial 2 para el ancestro de la tribu Vulpini (nodo 5) frente al ancestro de los Vulpes holárticos (nodo 9).	136
137	Comparación de la conformación para la vista Lateral parcial 2 para el ancestro de los Vulpes afrotropicales e indomalayanos (nodo 6) frente al ancestro de los Vulpes holárticos (nodo 9).	136
138	Comparación de la conformación para la vista Lateral parcial 2 para el ancestro de los cánidos suramericanos (nodo 14) frente a <i>Chrysocyon brachyurus</i> , Cbr.	137
139	Comparación de la conformación para la vista Lateral parcial 2 para el ancestro de los cánidos suramericanos (nodo 14) frente al ancestro de los Vulpes afrotropicales e indomalayanos (nodo 6).	137
140	Comparación de la conformación para la vista Lateral parcial 2 para el ancestro de los cánidos suramericanos (nodo 14) frente al ancestro del clado de los lobos (nodo 22).	138
141	Comparación de la conformación para la vista Lateral parcial 2 para el ancestro del clado de los lobos hipercarnívoros (nodo 25) frente al ancestro del <i>Canis lupus</i> y <i>C. latrans</i> .	139
142	Modelado biomecánico de la función cráneo.	145
143	Estimación de la conformación del dentario para el ancestro de los clados Vulpini y Canini en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.	169
144	Estimación de la conformación del dentario para el ancestro del clado Vulpini y las especies Ome y Uci en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.	170
145	Estimación de la conformación del dentario para el ancestro de las especies Ome y Uci en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.	171
146	Estimación de la conformación del dentario para el ancestro de las especies indomalayas y afrotropicales del clado Vulpini Vch, Vpa, Vru y Vze en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.	172
147	Estimación de la conformación del dentario para el ancestro de las especies holárticas del clado Vulpini Vla, Vfe, Vma y Vve en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.	173
148	Estimación de la conformación del dentario para el ancestro de las especies holárticas del clado Vulpini Vfe, Vma y Vve en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.	173
149	Estimación de la conformación del dentario para el ancestro de las especies holárticas del clado Vulpini Vma y Vve en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.	174

150	Estimación de la conformación del dentario para el ancestro de las especies de cánidos suramericanos Ami, Cth, Pse, Pve, Pfu, Pgy, Pcu y Pgr en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.	175
151	Estimación de la conformación del dentario para el ancestro de las especies de cánidos suramericanos Cth, Pse, Pve, Pfu, Pgy, Pcu y Pgr en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.	175
152	Estimación de la conformación del dentario para el ancestro de las especies de cánidos suramericanos Pse, Pve, Pfu, Pgy, Pcu y Pgr en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.	176
153	Estimación de la conformación del dentario para el ancestro de las especies de cánidos suramericanos Pve, Pfu, Pgy, Pcu y Pgr en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.	177
154	Estimación de la conformación del dentario para el ancestro de las especies de cánidos suramericanos Pfu, Pgy, Pcu y Pgr en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.	178
155	Estimación de la conformación del dentario para el ancestro de las especies de cánidos suramericanos Pgy, Pcu y Pgr en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.	178
156	Estimación de la conformación del dentario para el ancestro de las especies de cánidos suramericanos Pcu y Pgr en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.	179
157	Estimación de la conformación del dentario para el ancestro de las especies de lobos Cme, Cal, Lpi, Sve, Csi, Cau, Cla y Clu en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.	180
158	Estimación de la conformación del dentario para el ancestro de las especies de lobos Cal, Lpi, Sve, Csi, Cau, Cla y Clu en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.	180
159	Estimación de la conformación del dentario para el ancestro de las especies de lobos Csi, Cau, Cla y Clu en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.	181
160	Estimación de la conformación del dentario para el ancestro de las especies de lobos Cau, Cla y Clu en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.	182
161	Estimación de la conformación del palatal para el ancestro de los clados Vulpini y Canini y comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.	183
162	Estimación de la conformación del palatal para el ancestro del clado Vulpini y las especies Ome y Uci en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.	183
163	Estimación de la conformación del palatal para el ancestro de las especies Ome y Uci en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.	184
164	Estimación de la conformación del palatal para el ancestro de las especies indomalayas y afrotrópicas del clado Vulpini Vch, Vpa, Vru y Vze en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.	184

165	Estimación de la conformación del palatal para el ancestro de las especies holárticas del clado Vulpini Vla, Vfe, Vma y Vve en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.	185
166	Estimación de la conformación del palatal para el ancestro de las especies holárticas del clado Vulpini Vfe, Vma y Vve en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.	185
167	Estimación de la conformación del palatal para el ancestro de las especies holárticas del clado Vulpini Vma y Vve en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.	186
168	Estimación de la conformación del palatal para el ancestro de las especies de cánidos suramericanos Ami, Cth, Pse, Pve, Pfu, Pgy, Pcu y Pgr en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.	186
169	Estimación de la conformación del palatal para el ancestro de las especies de cánidos suramericanos Cth, Pse, Pve, Pfu, Pgy, Pcu y Pgr en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.	187
170	Estimación de la conformación del palatal para el ancestro de las especies de cánidos suramericanos Pse, Pve, Pfu, Pgy, Pcu y Pgr en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.	187
171	Estimación de la conformación del palatal para el ancestro de las especies de cánidos suramericanos Pve, Pfu, Pgy, Pcu y Pgr en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.	187
172	Estimación de la conformación del palatal para el ancestro de las especies de cánidos suramericanos Pfu, Pgy, Pcu y Pgr en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.	188
173	Estimación de la conformación del palatal para el ancestro de las especies de cánidos suramericanos Pgy, Pcu y Pgr en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.	188
174	Estimación de la conformación del palatal para el ancestro de las especies de cánidos suramericanos Pcu y Pgr en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.	188
175	Estimación de la conformación del palatal para el ancestro de las especies de lobos Cme, Cal, Lpi, Sve, Csi, Cau, Cla y Clu en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.	189
176	Estimación de la conformación del palatal para el ancestro de las especies de lobos Cal, Lpi, Sve, Csi, Cau, Cla y Clu en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.	189
177	Estimación de la conformación del palatal para el ancestro de las especies de lobos Csi, Cau, Cla y Clu en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.	190
178	Estimación de la conformación del palatal para el ancestro de las especies de lobos Cau, Cla y Clu en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.	190
179	Estimación de la conformación Lateral total para el ancestro de los clados Vulpini y Canini y comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae	191
180	Estimación de la conformación Lateral total para el ancestro del	191

clado Vulpini y las especies Ome y Uci en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.

181	Estimación de la conformación Lateral total para el ancestro de las especies Ome y Uci en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.	192
182	Estimación de la conformación Lateral total para el ancestro de las especies indomalayas y afrotropicales del clado Vulpini Vch, Vpa, Vru y Vze en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.	193
183	Estimación de la conformación Lateral total para el ancestro de las especies holárticas del clado Vulpini Vla, Vfe, Vma y Vve en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.	194
184	Estimación de la conformación Lateral total para el ancestro de las especies holárticas del clado Vulpini Vfe, Vma y Vve en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.	194
185	Estimación de la conformación Lateral total para el ancestro de las especies holárticas del clado Vulpini Vma y Vve en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.	195
186	Estimación de la conformación Lateral total para el ancestro de las especies de cánidos suramericanos Ami, Cth, Pse, Pve, Pfu, Pgy, Pcu y Pgr en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.	196
187	Estimación de la conformación Lateral total para el ancestro de las especies de cánidos suramericanos Cth, Pse, Pve, Pfu, Pgy, Pcu y Pgr en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.	196
188	Estimación de la conformación Lateral total para el ancestro de las especies de cánidos suramericanos Pse, Pve, Pfu, Pgy, Pcu y Pgr en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae	197
189	Estimación de la conformación Lateral total para el ancestro de las especies de cánidos suramericanos Pve, Pfu, Pgy, Pcu y Pgr en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.	197
190	Estimación de la conformación Lateral total para el ancestro de las especies de cánidos suramericanos Pfu, Pgy, Pcu y Pgr en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.	198
191	Estimación de la conformación Lateral total para el ancestro de las especies de cánidos suramericanos Pgy, Pcu y Pgr en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.	198
192	Estimación de la conformación Lateral total para el ancestro de las especies de cánidos suramericanos Pcu y Pgr en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.	198
193	Estimación de la conformación Lateral total para el ancestro de las especies de lobos Cme, Cal, Lpi, Sve, Csi, Cau, Cla y Clu en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.	199
194	Estimación de la conformación Lateral total para el ancestro de las especies de lobos Cal, Lpi, Sve, Csi, Cau, Cla y Clu en	200

	comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.	
195	Estimación de la conformación Lateral total para el ancestro de las especies de lobos Csi, Cau, Cla y Clu en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae	201
196	Estimación de la conformación Lateral total para el ancestro de las especies de lobos Cau, Cla y Clu en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.	201
197	Estimación de la conformación Lateral generalizado para el ancestro de los clados Vulpini y Canini y comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.	203
198	Estimación de la conformación Lateral generalizado para el ancestro del clado Vulpini y las especies Ome y Uci en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.	203
199	Estimación de la conformación Lateral generalizado para el ancestro de las especies Ome y Uci en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.	204
200	Estimación de la conformación Lateral generalizado para el ancestro de las especies indomalayas y afrotropicales del clado Vulpini Vch, Vpa, Vru y Vze en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.	204
201	Estimación de la conformación Lateral generalizado para el ancestro de las especies holárticas del clado Vulpini Vla, Vfe, Vma y Vve en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.	205
202	Estimación de la conformación Lateral generalizado para el ancestro de las especies holárticas del clado Vulpini Vfe, Vma y Vve en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.	205
203	Estimación de la conformación Lateral generalizado para el ancestro de las especies holárticas del clado Vulpini Vma y Vve en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.	206
204	Estimación de la conformación Lateral generalizado para el ancestro de las especies de cánidos suramericanos Ami, Cth, Pse, Pve, Pfu, Pgy, Pcu y Pgr en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.	207
205	Estimación de la conformación Lateral generalizado para el ancestro de las especies de cánidos suramericanos Cth, Pse, Pve, Pfu, Pgy, Pcu y Pgr en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.	207
206	Estimación de la conformación Lateral generalizado para el ancestro de las especies de cánidos suramericanos Pse, Pve, Pfu, Pgy, Pcu y Pgr en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae	208
207	Estimación de la conformación Lateral generalizado para el ancestro de las especies de cánidos suramericanos Pve, Pfu, Pgy, Pcu y Pgr en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.	208
208	Estimación de la conformación Lateral generalizado para el	208

	ancestro de las especies de cánidos suramericanos Pfu, Pgy, Pcu y Pgr en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.	
209	Estimación de la conformación Lateral generalizado para el ancestro de las especies de cánidos suramericanos Pgy, Pcu y Pgr en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.	209
210	Estimación de la conformación Lateral generalizado para el ancestro de las especies de cánidos suramericanos Pcu y Pgr en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.	209
211	Estimación de la conformación Lateral generalizado para el ancestro de las especies de lobos Cme, Cal, Lpi, Sve, Csi, Cau, Cla y Clu en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.	210
212	Estimación de la conformación Lateral generalizado para el ancestro de las especies de lobos Cal, Lpi, Sve, Csi, Cau, Cla y Clu en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.	210
213	Estimación de la conformación Lateral generalizado para el ancestro de las especies de lobos Csi, Cau, Cla y Clu en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.	211
214	Estimación de la conformación Lateral generalizado para el ancestro de las especies de lobos Cau, Cla y Clu en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.	211
215	Estimación de la conformación Lateral parcial 1 para el ancestro de los clados Vulpini y Canini y comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae	213
216	Estimación de la conformación Lateral parcial 1 para el ancestro del clado Vulpini y las especies Ome y Uci en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae	213
217	Estimación de la conformación Lateral parcial 1 para el ancestro de las especies Ome y Uci en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.	214
218	Estimación de la conformación Lateral parcial 1 para el ancestro de las especies indomalayas y afrotropicales del clado Vulpini Vch, Vpa, Vru y Vze en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.	214
219	Estimación de la conformación Lateral parcial 1 para el ancestro de las especies holárticas del clado Vulpini Vla, Vfe, Vma y Vve en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.	215
220	Estimación de la conformación Lateral parcial 1 para el ancestro de las especies holárticas del clado Vulpini Vfe, Vma y Vve en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.	215
221	Estimación de la conformación Lateral parcial 1 para el ancestro de las especies holárticas del clado Vulpini Vma y Vve en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.	216
222	Estimación de la conformación Lateral parcial 1 para el ancestro de las especies de cánidos suramericanos Ami, Cth, Pse, Pve, Pfu, Pgy, Pcu y Pgr en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.	216

223	Estimación de la conformación Lateral parcial 1 para el ancestro de las especies de cánidos suramericanos Cth, Pse, Pve, Pfu, Pgy, Pcu y Pgr en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.	217
224	Estimación de la conformación Lateral parcial 1 para el ancestro de las especies de cánidos suramericanos Pse, Pve, Pfu, Pgy, Pcu y Pgr en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.	217
225	Estimación de la conformación Lateral parcial 1 para el ancestro de las especies de cánidos suramericanos Pve, Pfu, Pgy, Pcu y Pgr en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.	218
226	Estimación de la conformación Lateral parcial 1 para el ancestro de las especies de cánidos suramericanos Pfu, Pgy, Pcu y Pgr en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.	218
227	Estimación de la conformación Lateral parcial 1 para el ancestro de las especies de cánidos suramericanos Pgy, Pcu y Pgr en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.	219
228	Estimación de la conformación Lateral parcial 1 para el ancestro de las especies de cánidos suramericanos Pcu y Pgr en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.	219
229	Estimación de la conformación Lateral parcial 1 para el ancestro de las especies de lobos Cme, Cal, Lpi, Sve, Csi, Cau, Cla y Clu en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.	220
230	Estimación de la conformación Lateral parcial 1 para el ancestro de las especies de lobos Cal, Lpi, Sve, Csi, Cau, Cla y Clu en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.	220
231	Estimación de la conformación Lateral parcial 1 para el ancestro de las especies de lobos Csi, Cau, Cla y Clu en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.	221
232	Estimación de la conformación Lateral parcial 1 para el ancestro de las especies de lobos Cau, Cla y Clu en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.	221
233	Estimación de la conformación Lateral parcial 2 para el ancestro de los clados Vulpini y Canini y comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.	222
234	Estimación de la conformación Lateral parcial 2 para el ancestro del clado Vulpini y las especies Ome y Uci en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.	222
235	Estimación de la conformación Lateral parcial 2 para el ancestro de las especies Ome y Uci en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.	223
236	Estimación de la conformación Lateral parcial 2 para el ancestro de las especies indomalayas y afrotropicales del clado Vulpini Vch, Vpa, Vru y Vze en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.	223
237	Estimación de la conformación Lateral parcial 2 para el ancestro de las especies holárticas del clado Vulpini Vla, Vfe, Vma y Vve en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.	224

238	Estimación de la conformación Lateral parcial 2 para el ancestro de las especies holárticas del clado Vulpini Vfe, Vma y Vve en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.	224
239	Estimación de la conformación Lateral parcial 2 para el ancestro de las especies holárticas del clado Vulpini Vma y Vve en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.	225
240	Estimación de la conformación Lateral parcial 2 para el ancestro de las especies de cánidos suramericanos Ami, Cth, Pse, Pve, Pfu, Pgy, Pcu y Pgr en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.	225
241	Estimación de la conformación Lateral parcial 2 para el ancestro de las especies de cánidos suramericanos Cth, Pse, Pve, Pfu, Pgy, Pcu y Pgr en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.	226
242	Estimación de la conformación Lateral parcial 2 para el ancestro de las especies de cánidos suramericanos Pse, Pve, Pfu, Pgy, Pcu y Pgr en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.	226
243	Estimación de la conformación Lateral parcial 2 para el ancestro de las especies de cánidos suramericanos Pve, Pfu, Pgy, Pcu y Pgr en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.	227
244	Estimación de la conformación Lateral parcial 2 para el ancestro de las especies de cánidos suramericanos Pfu, Pgy, Pcu y Pgr en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.	227
245	Estimación de la conformación Lateral parcial 2 para el ancestro de las especies de cánidos suramericanos Pgy, Pcu y Pgr en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.	227
246	Estimación de la conformación Lateral parcial 2 para el ancestro de las especies de cánidos suramericanos Pcu y Pgr en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.	228
247	Estimación de la conformación Lateral parcial 2 para el ancestro de las especies de lobos Cme, Cal, Lpi, Sve, Csi, Cau, Cla y Clu en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.	228
248	Estimación de la conformación Lateral parcial 2 para el ancestro de las especies de lobos Cal, Lpi, Sve, Csi, Cau, Cla y Clu en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.	229
249	Estimación de la conformación Lateral parcial 2 para el ancestro de las especies de lobos Csi, Cau, Cla y Clu en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.	229
250	Estimación de la conformación Lateral parcial 2 para el ancestro de las especies de lobos Cau, Cla y Clu en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.	230

LISTA DE TABLAS

Tabla No	Descripción	Página
1	Listado de especies de cánidos actuales que se utilizaron en los análisis de morfometría geométrica y tradicional. Abreviaturas utilizadas y número de individuos utilizados por especie y por vista.	16
2	Especies de cánidos actuales y el gremio alimenticio al que fueron asignadas de acuerdo a lo reportado por Muñoz-Durán, J 2002 y Fuentes González, J., 2011	26
3	Codificación de estrategias alimentarias. Basada en la propuesta establecida por Muñoz-Durán, J. 2002 y Fuentes González, JA. 2011.	27
4	Análisis de repetibilidad.	32
5	Análisis de normalidad.	33
6	Análisis de homocedasticidad.	33
7	Análisis de aleatoriedad.	33
8	Clasificación de nodos reconstruidos (HTUs) de acuerdo al gremio alimenticio	51
9	Reconstrucción de estados ancestrales a partir de índices relacionados con propiedades mecánicas cráneodentales, tomado de Muñoz-Duran J, 2011 y Fuentes González JA 2011.	53
10	Análisis discriminante sobre la matriz de índices reportada por Fuentes J. y Muñoz Durán, 2011 y sobre la nueva matriz de estados reconstruidos	56

LISTA DE ANEXOS

Anexo No	Descripción	Página
1	Relación de los especímenes fotografiados para cada especie según el número de colección; de igual forma se indica el museo al que pertenecen y el sexo cuando era conocido.	159
2	Análisis de los nodos reconstruidos para la vista del dentario	169
3	Análisis de los nodos reconstruidos para la vista Palatal	183
4	Análisis de los nodos reconstruidos para la vista Lateral total	191
5	Análisis de los nodos reconstruidos para la vista Lateral generalizado	203
6	Análisis de los nodos reconstruidos para la vista Lateral parcial 1	213
7	Análisis de los nodos reconstruidos para la vista Lateral parcial 2	222

1. INTRODUCCIÓN

Durante muchos años los estudios ecológicos y evolutivos han enfocado sus esfuerzos a efectuar comparaciones entre un amplio número de especies para generar o probar hipótesis acerca del significado funcional y evolutivo de rasgos morfológicos, moleculares, de comportamiento, fisiológicos, ecológicos y de historia de vida en diversos grupos biológicos. Los rasgos fenotípicos de las especies actuales son un conjunto de características, unas recientes, otras ancestrales. Las primeras son innovaciones (autopomorfías en el sentido estricto) que podrían representar adaptaciones a condiciones actuales y resultar de procesos de selección disruptiva o direccional. Las últimas han sido heredadas de un ancestro, bien sean por inercia filogenética, por restricciones de tipo estructural o funcional, por el efecto de la selección estabilizadora y la conservación del nicho, entre otros procesos. Así, la reconstrucción de las transformaciones morfológicas proporciona información que permite entender mejor aspectos relevantes de la historia evolutiva de un grupo, entre ellas los posibles contextos ecológicos en los que dichas transformaciones tuvieron lugar, los estímulos que pudieron conllevar a la colonización de nuevas áreas geográficas, el desarrollo de nuevos nichos y a la diversificación de grupos taxonómicos.

El enfoque evolutivo debe contar con un marco histórico que permita proceder al estudio de la historia de los rasgos o caracteres de interés. Para el presente caso se hará referencia a la familia Canidae originada en el Eoceno medio y su historia que está caracterizada por tres radiaciones que dieron lugar a tres subfamilias: Hesperocyoninae, Borophaginae y Caninae (Tedford *et al.* 1995; Wang *et al.* 1999). Los estudios de esta familia se han enfocado a reconstruir parte de la historia evolutiva, pero en algunos casos y en mayor medida para la subfamilia Caninae se han establecido relaciones filogenéticas, caracterización de dietas, rasgos ecológicos pero muy poco se conoce de las conformaciones y sus relaciones con caracteres ecológicos y comportamentales, que precisen una hipótesis acerca de la conformación ancestral.

El orden Carnivora presenta más de 270 especies vivientes y muestra una amplia diversidad morfológica y dietaria, desde insectívoros y omnívoros hasta hipercarnívoros (Nowak 1999; Myers 2000). Algunos grupos del orden Carnivora gracias a su diversidad taxonómica y ecológica los convierten en muy buen modelo para el estudio de diversos procesos evolutivos como el origen de la socialidad, que es el tema central del trabajo que se desarrolla en el grupo de Ecología Evolutiva del departamento de Biología. Por último, varios estudios filogenéticos basados en rasgos morfológicos, moleculares, genéticos y ecológicos realizados en los últimos años han proporcionado una resolución robusta de la mayor parte de las relaciones filogenéticas de los carnívoros. La información sobre la

biología y evolución de carnívoros permite explorar patrones macroevolutivos de interacción entre rasgos morfológicos, y aspectos de la ecología y comportamiento.

En la actualidad existen 35 especies de la Subfamilia Caninae que son bien conocidas desde el punto de vista de su morfología, ecología, comportamiento e historias de vida (Wang *et al.* 2004b; Zrzavý y Řičánková 2004). Sin embargo se desconoce la secuencia de transformaciones que condujeron a la diversidad morfológica observada en el presente. El registro fósil de un grupo sirve para establecer el patrón de transformaciones morfológicas y determinar cuándo, dónde y bajo qué condiciones pudieron tener lugar dichas transformaciones. Sin embargo esto sólo es posible para grupos con un buen registro fósil y para caracteres susceptibles de ser preservados en las capas sedimentarias. Una alternativa es inferir los estados ancestrales y su relación con aspectos de la ecología y comportamiento mediante el uso de métodos de sistemática filogenética (Figueirido *et al.* 2011).

Aunque en general el registro fósil de la sub-familia Caninae es amplio y bien conocido, existen vacíos de información importantes para grupos tropicales, particularmente los Sur Americanos. Las condiciones de fosilización en zonas tropicales son más difíciles y además no existen suficientes rocas sedimentarias. Lo anterior representa una fuerte limitación para la reconstrucción de la anatomía craneal de los cánidos modernos, lo que además limita la inferencia de la evolución de aspectos relevantes de la ecología y el comportamiento del grupo.

La reconstrucción de las transformaciones anatómicas craneales que resultan en la variación observada en las especies actuales de la subfamilia Caninae podrán utilizarse para evaluar posibles relaciones evolutivas en la ecología y el comportamiento de este grupo de carnívoros. Las especies de la subfamilia Caninae representan una buena opción para estudiar la morfología craneal, dado que en los últimos 34 millones de años los distintos taxones de este clado se han modificado adquiriendo un conjunto de variantes fenotípicas, haciendo muy interesante el estudio del origen de dichas variantes. Con base en el conocimiento de la relación entre la variación de la anatomía craneal y aspectos de ecología y comportamiento de los cánidos actuales (Van Valkenburg 2007; Muñoz Durán y Fuentes 2012), este proyecto se planteó con el objetivo principal de estimar la conformación de varias regiones del cráneo que pudieron caracterizar a los ancestros del grupo. Para esto se utilizaron métodos de sistemática filogenética y morfometría geométrica. Lo anterior permitió proponer hipótesis acerca de la evolución de las propiedades biomecánicas del cráneo de esta subfamilia y su relación con aspectos de su ecología y comportamiento.

2.MARCO TEÓRICO

2.1. CÁNIDOS

Canidae (Carnivora, Caniformia) es un grupo diverso de mamíferos depredadores que en la actualidad está representado por 35 especies de perros, zorros, coyotes, chacales y lobos, los cuales son bien conocidos por que sus miembros en general se alimentan de carne. Como es común en los carnívoros, los cánidos poseen un par de dientes carnasiales formados por el cuarto premolar superior y el primer molar inferior, con bordes largos y filosos a modo de dispositivo cortante (Wang *et al.* 2004a; Wang y Tedford 2007). A pesar de la fuerte incidencia que poseen este par de dientes sobre su dieta también existen miembros de este grupo con dietas omnívoras e insectívoras. Las especies de cánidos actuales (subfamilia Caninae) poseen una historia evolutiva relativamente reciente cuyos tiempos de divergencia se estiman entre 0,3 y 12 Ma (Muñoz Durán 2002; Bardeleben *et al.* 2005; Wang *et al.* 2004a).

Los cánidos son un clado que exhibe rasgos reproductivos y etológicos inusuales entre los mamíferos como lo son la monogamia con cuidado paternal, cuidado aloparental, supresión reproductiva de los individuos subordinados, pseudopregnancia obligada y monoestros, (Muñoz Durán 2002; Zrzavý y Řičánková 2004; Lyras y Van der Geer 2003).

Existen características morfológicas propias de los cánidos como dentición relativamente uniforme y poco desarrollada y molares poco modificados exceptuando los dientes carnasiales. Al igual que otras familias de carnívoros, la región del oído medio ayuda a diferenciar a los cánidos pues se caracteriza por exhibir una bula entotimpánica inflada que está fraccionada por un septo parcial a través de la sutura del entotimpánico y el ectotimpánico; además se distinguen por fosas temporal y másetérica cortas, mandíbulas relativamente delgadas, arteria carótida interna situada anteriormente entre el entotimpánico y pérdida de la arteria estapedial (Van Valkenburgh *et al.* 2004; Wang y Tedford 2007; Wang *et al.* 2004a; Wang *et al.* 2004b; Fuentes 2011).

La familia *Canidae* está dividida en tres subfamilias: Hesperocyoninae, Borophaginae y Caninae (Tedford *et al.* 1995), Las primeras dos están representadas por formás fósiles. La sub familia Hesperocyoninae es el grupo más antiguo de todos los cánidos, y su miembro basal, *Hesperocyon*, dio lugar a las subfamilias más especializadas Borophaginae y Caninae (Wang 1994; Wang y Tedford 2007; Wang *et al.* 2004a; Wang *et al.* 2004b).

2.2. HISTORIA EVOLUTIVA DE LOS CÁNIDOS

La historia evolutiva de los cánidos involucra sucesivas radiaciones que ocuparon un amplio espectro de nichos, dando origen a las tres subfamilias que componen la familia Canidae (Tedford 1978; Wang y Tedford 2007; Wang *et al.* 2004a; Wang *et al.* 2004b; Muñoz Durán y Fuentes 2012). Dos de estas subfamilias Hesperocyoninae y Borophaginae prosperaron en el Cenozoico medio y tardío hace cerca de 40 millones de años (Ma) hasta hace unos 2 Ma. Todos los cánidos vivos pertenecen a la subfamilia Caninae, la cual presenta una historia evolutiva similar a la de Borophaginae, pero los Caninae lograron su diversidad actual sólo en la parte final del Pleistoceno (**figura 1**, Tedford *et al.* 1995).

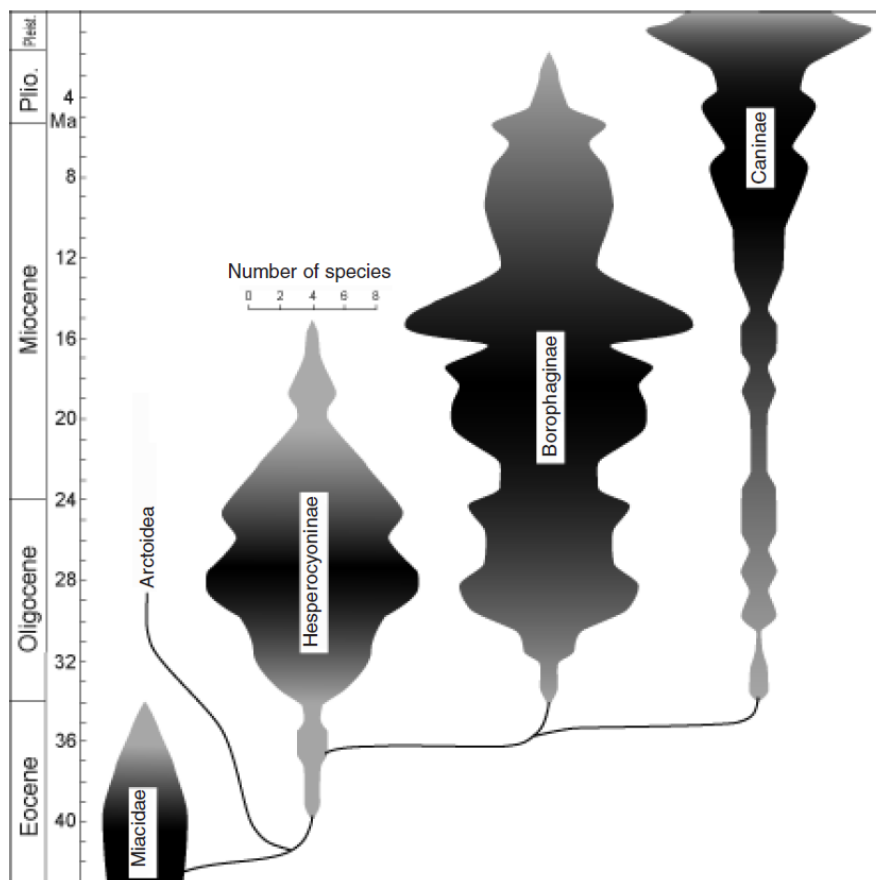


Fig. 1. Intervalo de distribución de la diversidad a través del tiempo y las relaciones entre las tres Subfamilias de la familia Canidae. La amplitud horizontal de cada rango de subfamilia refleja aproximadamente el número total de especies en un momento dado, como se indica en la escala ubicada sobre Hesperocyoninae (Tomado de Wang y Tedford 2007).

La subfamilia Hesperocyoninae es el clado más antiguo de los cánidos, este grupo exhibe a *Hesperocyon* como miembro basal y quien posteriormente daría origen a las otras dos

subfamilias de cánidos (Wang 1994; Tedford *et al.* 2009). Los cánidos se originaron hace más de 40 millones de años en Norte América donde adquirieron una amplia gama de funciones depredadoras que también están presentes en otros grupos de carnívoros actuales como prociónidos (mapaches), hyaenidos (hienas) y posiblemente félicos (Wang y Tedford 2007; Wang *et al.* 2004a; Wang *et al.* 2004b). Hacia el mioceno tardío (alrededor de unos 7 a 8 Ma), los miembros de la subfamilia Caninae cruzaron el estrecho de Bering para llegar a Europa, iniciando una radiación explosiva que dio lugar a los cánidos modernos del viejo mundo. Posteriormente cerca de unos 3 Ma luego de la formación del Istmo de Panamá, los cánidos arribaron a Sur América y se establecieron rápidamente como uno de los más diversos grupos de depredadores (**figura 2**), mientras que *Canis lupus dingo* fue llevado por los humanos a Australia a finales del Holoceno (Muñoz Durán 2011; Muñoz Durán y Fuentes 2012; Wang y Tedford 2007; Wang *et al.* 2004a; Wang *et al.* 2004b).

La familia Canidae es la más antigua de las existentes actualmente para el orden Carnívora, originándose en el Eoceno tardío, cuando otras familias actuales no habían aparecido aún (dos familias más antiguas Miacidae y Viverravidae no sobrevivieron). De esta forma los cánidos han mantenido características que son primitivas en todos los carnívoros, como el morfotipo dental que se relaciona con el ancestro del orden Carnívora (Wang y Tedford 2007; Wang *et al.* 2004a; Wang *et al.* 2004b).

La radiación temprana de los cánidos dentro de los carnívoros explica varias condiciones plesiomórficas en sus rasgos, como la dentición relativamente uniforme y poco desarrollada, fórmula dental no muy reducida y molares poco modificados, a excepción de los dientes carnasiales P4, m1, (Muñoz Durán y Fuentes 2012), con la diferencia de que todas las demás familias de carnívoros tienen una fórmula dental más reducida (Wang y Tedford 2007; Wang *et al.* 2004a; Wang *et al.* 2004b). La dentición de los cánidos ha evolucionado, en repetidas ocasiones y de manera independiente, hacia dietas hipercarnívoras e hipocarnívoras (alto o bajo consumo de carne). En la hipercarnivoría se observa una tendencia general a incrementar el tamaño del carnasial aumentando la eficiencia de corte a expensas de los molares (*Enhydrocyon*, *Aelurodon*, *Borophagus*, *Cuon*), mientras que el patrón de hipocarnivoría incrementa la función de maceración de los molares a expensas del diente carnasial (*Cynarctoides*, *Phlaocyon*, *Cynarctus*).

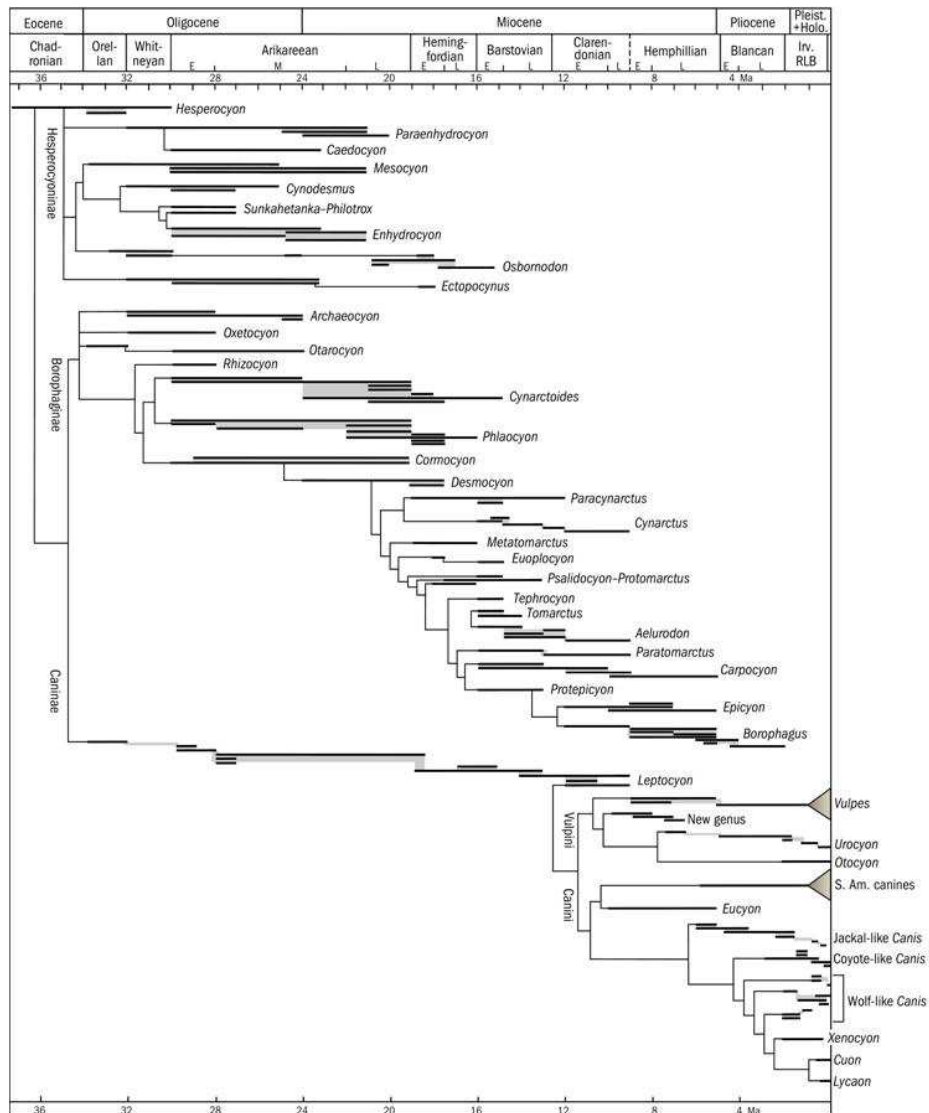


Fig. 2. Relaciones filogenéticas de los generos de cánidos. La distribución de las especies en las épocas geológicas se indica con barras individuales encerradas dentro de rectángulos grises, las relaciones pormenorizadas de las especies en un género no se muestran (Tomado de Wang *et al.* 2004a; Wang *et al.* 2004b).

2.3. HESPEROCYONINAE

La subfamilia Hesperocyoninae que incluyó un total de 28 especies, es el clado más basal dentro de la historia evolutiva de la familia Canidae. Los primeros linajes fueron de tamaño pequeño, semejantes a los zorros actuales. *Hesperocyon* es el taxón conocido más antiguo que apareció hacia el Eoceno tardío (37 a 40 Ma). Para el Oligoceno (34-30 Ma) cuatro clados más habían surgido: *Paraenhydrocyon*, *Enhydrocyon*, *Osbornodon* y *Ectopocynus*.

Más tarde la diversidad aumento alcanzando un número máximo de 14 especies durante el Oligoceno (30-28 Ma). Adicionalmente la cúspide de adaptaciones depredatorias (hipercarnivoría) se dio al inicio del Mioceno con especies más especializadas de los taxones *Enhydrocyon* y *Paraenhydrocyon*, que desaparecieron hacia el Mioceno medio (15 Ma) cuando se extinguió la última especie de esta subfamilia *Osbornodon fricki* (Wang y Tedford 2007; Wang *et al.* 2004a; Wang *et al.* 2004b).

Con la excepción del clado *Osbornodon*, las adaptaciones dentales de los Hesperocyonines son hipercarnívoras con tendencias a la reducción de los incisivos y los últimos molares, aunque nunca llegaron a los extremos de la subfamilia Borophaginae. Los Hesperocyonines presentaron un desarrollo moderado en sus premolares para romper huesos, en donde al menos los linajes *Enhydrocyon*, *Osbornodon* y *Ectopocynus* desarrollaron de forma independiente sus propios arreglos dentales para romper huesos (Wang y Tedford 2007; Wang *et al.* 2004a; Wang *et al.* 2004b).

2.4. BOROPHAGINAE

Se caracterizan por una transformación evolutiva relacionada con la modificación del talónido en el diente carnasial inferior (m1), que cambia de una hoja cortante, como la condición observada en Hesperocyoninae a la de una cuenca delimitada por dos cúspides en Borophaginae y Caninae. Esta modificación está acompañada por la aparición de un hipocono bien desarrollado en la esquina interna del primer molar superior. Debido a la tenencia común de esta modificación en el talónido en Borophaginae y Caninae, se planteó la hipótesis de que compartieran un ancestro común, que a partir de esta transformación se ha establecido como estado ancestral de todas las formás derivadas posteriormente. Este patrón dental ha demostrado ser muy versátil y puede adaptarse fácilmente a un estado de hiper o hipocarnívoría, patrones que fueron empleados repetidamente por Borophaginae y Caninae (Wang y Tedford 2007; Wang *et al.* 2004a; Wang *et al.* 2004b).

Archaeocyon es el primer taxón en la historia de la subfamilia Borophaginae y su registro data del Oligoceno tardío, este taxón es contemporáneo con depredadores más grandes como los *hesperocyoninae*, razón por la cual los primeros representantes de esta sub familia durante el Oligoceno tardío y principios del Mioceno tendían a ser más omnívoros (mesocarnívoros) en sus adaptaciones dentales, dentro de los que se encuentran *Oxetocyon*, *Otarocyon* y *Phlaocyon*. Un caso extremo es *Cynarctoides* que evolucionó con molares selenodontes como en los artiodáctilos modernos, un hecho poco habitual de hipocarnivoría entre los carnívoros (Wang y Tedford 2007; Wang *et al.* 2004a; Wang *et al.* 2004b).

En el Mioceno medio posterior a la aparición de taxones transicionales como *Cormocyon* y *Desmocyon*, *Borophaginae* alcanza su máxima diversidad ecológica y taxonomica con formás muy omnívoras, como *Cynarctus* y también formás altamente depredadoras como

Aelurodon, que al parecer era una versión más grande del perro africano *Lycaon*. Para entonces Borophaginae había adquirido un hocico ancho, un contacto óseo entre el premaxilar y el frontal, incisivos multicúspide y un parastilo amplio en el carnasial superior (Wang y Tedford 2007; Wang *et al.* 2004a; Wang *et al.* 2004b).

A finales del Mioceno la subfamilia Borophaginae evoluciona otro linaje de omnívoros denominado *Carpocyon*, que en su mayoría presenta tamaños pequeños como el de los chacales. Posteriormente la aparición del genero *Epicyon*, a partir de *Carpocyon* marca el origen de otro clado importante de hipercarnívoros la subfamilia Borophaginae, quien a su vez da origen a *Epicyon haydeni* la especie de cánido más grande de la familia *Canidae*. De otra parte el género terminal de la subfamilia Borophaginae es *Borophagus* que junto con *Epicyon* son bien conocidos por sus enormes carnasiales P4 y p4 en contraste con los anteriores y diminutos premolares. Esta pareja de grandes premolares permiten romper huesos, lo que refleja adaptaciones similares a los hyaenids en el Viejo Mundo. La especie más avanzada de *Borophagus* apareció en el Plioceno, pero su vida fue relativamente corta extinguiéndose casi al comienzo del Pleistoceno (Wang y Tedford 2007; Wang *et al.* 2004a; Wang *et al.* 2004b).

2.5. CANINAE

La subfamilia Caninae se origina a partir de la pequeña especie ancestral *Leptocyon* que además de compartir la bicúspide en el talónido del m1 y un molar cuadrado M1 con *Borophagus*, también se caracterizó por presentar un rostro delgado, mandíbula inferior alargada y en consecuencia premolares estrechos y delgados, características que a la postre heredarían todos los cánidos, esta especie ancestral pareció por primera vez a principios del Oligoceno (34-32 Ma) y persistió hasta finales del Mioceno (12-9 Ma). *Leptocyon* generalmente se mantuvo en tamaños pequeños y en una baja diversidad, sin encontrarse más de dos o tres especies a la vez, a raíz de la intensa competencia de los grandes y diversos especímenes de las subfamilias Hesperocyoninae y Borophaginae, (Wang y Tedford 2007; Wang *et al.* 2004a; Wang *et al.* 2004b).

En el mioceno tardío (9 a 5 Ma) los nichos para cánidos del tamaño del zorro estaban disponibles en América del Norte, debido al proceso de extinción que presentaron los pequeños especímenes de la subfamilia Borophaginae dueños hasta entonces de estos nichos. Para este momento surge el clado de los zorros, la tribu Vulpini que es sometida a una moderada diversificación dando origen a las especies primitivas de *Vulpes* y *Urocyon*. Posteriormente para el Plioceno en Norte América, los registros de *Vulpes* son pobres, y gracias a fragmentos encontrados al inicio del Plioceno indican la presencia del zorro veloz (*Vulpes velox*) en las grandes llanuras Norte Americanas (Wang y Tedford 2007; Wang *et al.* 2004a; Wang *et al.* 2004b). De otro lado en Eurasia las especies de *Vulpes* fueron

ampliamente distribuidas y presentaron gran diversidad durante el Plioceno, como resultado de un evento de emigración independiente del generado por el clado *Canis*. El zorro rojo (*Vulpes Vulpes*) y el zorro ártico (*Vulpes lagopus* / *Alopex lagopus*), aparecieron en Norte América solo en el Pleistoceno tardío, evidentemente como resultado de un proceso migratorio de regreso al nuevo mundo (Wang y Tedford 2007; Wang *et al.* 2004a; Wang *et al.* 2004b).

Prefiriendo las zonas más boscosas, el género del zorro gris (*Urocyon*) ha permanecido hacia el sur de Norte América y en Centro América, los registros de este clado se establecen como formás intermedias que condujeron a las especies vivas como *Urocyon cinereoargenteus*. El zorro Africano orejas de murciélago (*Otocyon magalotis*) morfológicamente es más emparentado al clado *Urocyon*, aunque la evidencia molecular sugiere que este zorro se encuentra en la base de su clado o incluso más basal. Con base en las anteriores evidencias de caracteres morfológicos se podría hipotetizar que este zorro debe representar un caso de inmigración en el Plioceno hacia el viejo mundo independiente de otros zorros. A raíz de las posibles inmigraciones la forma transicional *Protocyon* se produce en el sur de Asia y África durante el Pleistoceno temprano (Wang y Tedford 2007; Wang *et al.* 2004a; Wang *et al.* 2004b).

La tribu Canini se originó en el Mioceno medio a partir del taxón *Eucyon*, y se diferencio de la mayoría de los Vulpini por la presencia de un proceso paraoccipital expandido, apófisis mástoides ampliada y un seno frontal. Este último carácter inicia una serie de transformaciones en la tribu Canini que culminó en el desarrollo detallado de los senos frontales y un cráneo arqueado en el lobo gris (*Canis lupus*). En el Mioceno tardío y Plioceno temprano las especies de *Eucyon* han aparecido en Europa y Asia respectivamente, estableciéndose un proceso migratorio de Norte América hacia el este, afirmación que se basa en registros encontrados en Norte América previos a los registros europeos (Wang y Tedford 2007; Wang *et al.* 2004a; Wang *et al.* 2004b).

Evidencias morfológicas y moleculares coinciden en que los cánidos Suramericanos son el grupo más diverso de cánidos en un solo continente, este grupo presenta caracteres morfológicos comunes como el paladar largo, un proceso angular en la mandíbula para la fijación de la parte inferior del musculo pterigoideo y la base relativamente larga del proceso coronoides (Tedford *et al.* 1995). Fragmentos encontrados de los taxones *Cerdocyon* y *Chrysocyon* a finales del Mioceno en el sur de Estados Unidos y en México indican que se originaron en América del Norte y la presencia de estos taxones hacia el Mioceno tardío predicen que el taxón ancestral de muchos de los Cánidos Suramericanos pudo haber estado presente en la región sur de Norte América o en Centro América. Existen registros fósiles en América del Sur poco después de la formación del Istmo de Panamá en el Plioceno cerca de 3 Ma, como los de *Pseudalopex* y su pariente cercano, *Protocyon* un gran hipercarnívoro extinto entre el Plio-Pleistoceno en Argentina (alrededor de 2.5-1.5 Ma). En el Pleistoceno tardío la mayoría de las especies vivas o sus parientes cercanos han

surgido, pero hacia el final de este periodo todos los cánidos hipercarnívoros de América del Sur *Protocyon*, *Theriodictis* así como *Canis dirus* se habían extinguido (Wang y Tedford 2007; Wang *et al.* 2004a; Wang *et al.* 2004b).

El clado *Canis* dentro de la tribu Canini, es el grupo más derivado en términos de tamaño e hipercarnivoría, originándose cerca del límite entre el Mioceno y Plioceno en Norte América (5 y 6 Ma). Una serie de especies ancestrales de *Canis* prosperaron en el Plioceno temprano como *Canis ferox* y *Canis lepophagus*. De otro modo los primeros registros de los cánidos comienzan a aparecer a finales del Neógeno en Europa: *Canis cipio* en el Mioceno tardío de España, *Eucyon monticinensis* en el Mioceno reciente de Italia, *Nyctereutes donnezani* y *Canis adoxus* en el Plioceno temprano de Francia y para el caso de *Canis cipio*, representado sólo por las partes de la dentadura superior e inferior, puede estar relacionado con una forma diferenciada de *Eucyon* en lugar de una especie de *Canis* (Wang y Tedford 2007; Wang *et al.* 2004a; Wang *et al.* 2004b).

La siguiente fase evolutiva de *Canis* es difícil de rastrear. *Canis* recientemente establecido en Eurasia experimento a una extensa radiación y amplia expansión en el Plioceno tardío y Pleistoceno, lo que resulta en múltiples especies estrechamente relacionadas en Europa, África y Asia. Adaptaciones hipercarnívoras son comunes en las especies de *Canis*, especialmente en las latitudes medias de Eurasia y África. Para entonces en la historia de los cánidos, no se pueden realizar satisfactoriamente estudios filogenéticos en las formás presentes de cualquier continente, ya que de su distribución Holártica y la mezcla de fauna entre el Nuevo y el Viejo Mundo dificultan la tarea. El centro de radiación de los *Vulpes* fue el viejo mundo, mientras que *Canis* se estableció en Norte América durante el Plioceno dando origen al coyote (*Canis latrans*) como forma endémica y posteriormente una gran radiación del lobo gris (*Canis Lupus*), *Canis lupus* (*Cuon alpinus*) y el perro salvaje africano (*Lycaon pictus*) se produjo hacia Europa, África y Asia (Wang y Tedford 2007; Wang *et al.* 2004a; Wang *et al.* 2004b).

2.6. FILOGENIA

Las reconstrucciones evolutivas de los cánidos han explorado múltiples fuentes de información basadas en datos morfológicos (Lyras y Van der Geer 2003; Tedford *et al.* 1995; Zrzavý y Řičánková 2004), citogenéticos (Wayne *et al.* 1987a, b), aloenzimas (Wayne *et al.* 1987a, b), secuencias de DNA mitocondrial (Geffen *et al.* 1992; Wayne *et al.* 1997), fragmentos de restricción (Geffen *et al.* 1992), hibridación de DNA-DNA, (Wayne *et al.* 1990), datos ecológicos y comportamentales (Zrzavý y Řičánková 2004) y la más reciente que evalúa evidencia total (Fuentes 2011). Toda esta evidencia se ha analizado de manera tanto particionada como combinada, utilizando herramientas como máxima parsimonia, máxima verosimilitud y análisis bayesianos, no obstante las relaciones de este

grupo siguen siendo controversiales (Wang *et al.* 2004b; Wayne *et al.* 1997; Fuentes 2011). Uno de los casos discutidos en reportes previos a 2011 es la falta de claridad con respecto a las relaciones evolutivas entre *Nyctereutes procyonoides*, *Urocyon cinereoargenteus* y *Otocyon megalotis*, pero Fuentes en el 2011, utilizando evidencia total estableció que los géneros *Nyctereutes*, *Urocyon* y *Otocyon*, ocupan posiciones basales en la filogenia de los cánidos actuales.

En la actualidad, diferentes tipos de datos están para la mayoría de las especies de cánidos, con ellos se publicaron 35 reconstrucciones filogenéticas entre 1967 y 1995 que presentaron resultados altamente conflictivos (Bininda Emonds *et al.* 1999; Zrzavý y Řičánková 2004). Actualmente podemos contar aproximadamente con 40 reconstrucciones algunas menos conflictivas que otras (Fuentes 2011).

En la presente revisión nos centramos en los resultados de la propuesta realizada por Fuentes 2011, que será la hipótesis analizada en el presente trabajo, ya que recopila la más completa revisión de evidencia para los cánidos hasta el presente e involucra herramientas de Máxima Parsimonia y Análisis bayesianos. Estos resultados se caracterizan por revalidar algunos arreglos dentro de las hipótesis previas, pero a la vez dan claridad sobre algunas relaciones que pueden ser muy conflictivas.

Algunas características evolutivas coinciden con las diferentes hipótesis propuestas, como la de dividir la subfamilia en dos grandes clados, el de los zorros rojos (tribu Vulpini) y el de los lobos y cánidos suramericanos (tribu Canini) (Bardeleben *et al.* 2005; Tedford *et al.* 1995; Wang *et al.* 2004a; Wayne *et al.* 1997; Zrzavý y Řičánková 2004; Fuentes 2011).

Inicialmente la filogenia define a los cánidos en los siguientes linajes: zorros rojos, lobos y cánidos suramericanos, estando más emparentados estos dos últimos entre ellos que con el primero. Posteriormente muestra que los géneros *Urocyon*, *Pseudalopex* y *Vulpes* son monofiléticos, porque la monofilia de este último sólo se mantiene mientras el fénec (*Vulpes zerda*) y el zorro ártico (*Vulpes lagopus*) sean incluidos dentro del género. Por su parte, la monofilia de *Pseudalopex* sólo se mantiene si se abandona la formulación de *Lycalopex* como género aparte (Fuentes 2011).

Las especies holárticas del género *Vulpes* tienden a estar más emparentadas entre ellas que con las afrotropicales e indomalayas, como se puede observar en Fuentes 2011, las especies de zorros ártico (*Vulpes lagopus*), tibetano (*Vulpes ferrilata*), kit (*Vulpes macrotis*) y veloz (*Vulpes velox*) que están más emparentados entre ellos que con otras especies del género *Vulpes*; donde los dos últimos (*Vulpes macrotis* y *Vulpes velox*) son grupos hermanos. De igual forma, el fénec (*Vulpes zerda*) y el zorro de Blanford (*Vulpes cana*) se establecen como grupos hermanos. El género *Canis* es parafilético, mientras que el carácter como el del talón cortante establece que los cánidos con este rasgo tienden a quedar incluidos dentro del género *Canis*. No obstante, este género presenta un segmento monofilético conformado

por el lobo gris (*Canis lupus*), el lobo rojo (*Canis rufus*), el coyote (*Canis rufus*), el chacal dorado (*Canis aureus*) y el lobo etíope (*Canis simensis*), donde este último ocupa la posición más basal (Fuentes 2011).

Por último, se ha establecido que los géneros *Pseudalopex*, *Atelocynus* y *Cerdocyon* conforman un clado monofilético dentro de los cánidos suramericanos, donde estos dos últimos ocupan una posición basal. Dentro de *Pseudalopex*, el zorro de Sechura (*Pseudalopex sechurae*) es el primero en radiar, seguido del zorro Hoary (*Pseudalopex vetulus*) y el zorro de Darwin (*Pseudalopex fulvipes*), mientras que los zorros culpeo (*Pseudalopex culpaeus*), pampeano (*Pseudalopex gymnocercus*) y chilla (*Pseudalopex griseus*) están más emparentados entre ellos hacia la rama terminal del clado (Fuentes 2011).

2.7. MORFOMETRÍA GEOMÉTRICA EN CÁNIDOS

El análisis de la información evolutiva codificada en rasgos morfológicos es indispensable para dilucidar los procesos que conducen a la diversidad actual de grupos taxonómicos, su distribución geográfica, la estructura y organización en comunidades, y la manera que los linajes desarrollan nuevos nichos ecológicos (Bookstein *et al.* 1985; González *et al.* 2008). Entre las metodologías para estos estudios está la Morfometría Geométrica (Adams *et al.* 2004; Couette *et al.* 2005; González *et al.* 2008; Frost *et al.* 2003). Esta metodología combina métodos estadísticos multivariados, con métodos de visualización directa de la conformación biológica y permite estimar qué proporción de la variación morfométrica es causada por factores ambientales y qué proporción se debe a la expresión del genoma subyacente (Jaramillo y Dujardin 2002; Zelditch *et al.* 2004).

La Morfometría Geométrica se basa en el estudio de la forma (Tamaño y conformación) en un espacio bi o tridimensional, cuyos resultados permiten analizar de manera detallada diferencias morfológicas entre especies (Bookstein 1991). Esta aproximación utiliza análisis fundamentados en la llamada superposición de Procrustes (**GPA**). Intuitivamente se puede decir que con las coordenadas de puntos de referencia es posible construir una configuración geométrica de cada espécimen que describa la conformación de la estructura estudiada. Las configuraciones de los especímenes de un determinado grupo se superponen y se ajustan de tal manera que se puede estimar la configuración que mejor representa al grupo. Esto permite estudiar y comparar los cambios en tamaño y conformación a partir del desplazamiento en el plano (2D) o en el espacio (3D) de un conjunto de puntos morfométricos que caracterizan diferentes grupos de individuos (González *et al.* 2008; Jaramillo y Dujardin 2002).

Actualmente las investigaciones mediante morfometría geométrica en cánidos son muy pocas, estableciendo como punto de partida el trabajo realizado específicamente en la

Subfamilia Caninae, por Fuentes en el 2011, investigación que tuvo como objetivo principal establecer la relación entre la socialidad, las estrategias alimentarias, el sexo y la anatomía craneo dental de los cánidos actuales.

Esta propuesta de integrar análisis morfométricos y aspectos de la evolución en cánidos tuvo su punto de partida en dos aspectos importantes: 1. La variabilidad morfo-dental en los cánidos puede ser consistentemente evaluada a través de la morfología craneal, debido a que es la estructura base para el estudio del comportamiento alimentario en muchos vertebrados, además de concentrar la mayoría de presiones selectivas relacionadas con el proceso alimentario en los carnívoros. 2. Aunque no posean las adaptaciones morfológicas de otros carnívoros, ¿cómo es que los cánidos se encuentran entre los depredadores más exitosos? (Fuentes 2011; Muñoz Durán y Fuentes 2012).

Las evidencias encontradas por Fuentes en el 2011 arrojaron resultados interesantes de cómo la morfología craneal y las estrategias alimentarias en cánidos se encontraban asociadas. Las conformaciones hipercarnívoras presentaron cráneos cortos y compactos con arcos zigomáticos, mandíbula y hocicos robustos. Las conformaciones carnívoras exhibieron algunas de estas características pero de manera mucho más tenue, no obstante, su diferenciación con las conformaciones omnívoras no fue notable. Las conformaciones insectívoras presentaron arcos zigomáticos más comprimidos y delgados, con tendencias al alargamiento del hocico. Por otro lado, el tamaño tiende a incrementar con los niveles de carnivoría en los cánidos, siendo por lo general los hipercarnívoros los que poseen los cráneos más grandes, y los insectívoros los cráneos más pequeños, a excepción de *Speothos venaticus* un pequeño zorro suramericano hipercarnívoro (Fuentes 2011; Muñoz Durán y Fuentes 2012).

De otro lado Figueirido *et al.* en el 2011, utilizó morfometría geométrica para evaluar la función de diversos factores limitantes en la evolución de la forma del cráneo en el orden *Carnívora*. Los morfoespacios derivados de la anatomía mandibular mostraron que todos los hipercarnívoros comparten un conjunto de rasgos implicados en un compromiso funcional entre la fuerza de la mordida y el ángulo de apertura de la boca, el cual refleja un fuerte patrón de convergencia morfológica, a pesar de que las rutas seguidas por los diferentes taxones para llegar a la hipercarnivoría difieren debido a las limitaciones filogenéticas. Por el contrario, la morfología craneal no revela un patrón similar de convergencia entre la forma de los hipercarnívoros. Esto sugiere un menor grado de plasticidad morfológica en el cráneo en comparación con la mandíbula, lo que probablemente es el resultado de un compromiso entre las diferentes demandas funcionales en el cráneo (la alimentación, la visión y el olfato), mientras que la mandíbula sólo participa en adquisición de alimentos y su procesamiento, finalmente se establece que el aumento de la especialización en el nicho de los hipercarnívoros podría limitar la posterior flexibilidad morfológica y ecológica.

3.OBJETIVOS

3.1. OBJETIVO GENERAL

Estimar la conformación craneal ancestral de las especies de la sub-familia Caninae y su relación con aspectos ecológicos.

3.2. OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- 1.** Inferir la conformación geométrica de las regiones palatal, lateral y el dentario de los ancestros hipotéticos de las especies de la sub-familia Caninae.
- 2.** Inferir a partir de la conformación craneal aspectos de la dieta y el comportamiento social de los ancestros de la sub-familia Caninae.

4. METODOLOGÍA

4.1. Imágenes de referencia

Los análisis de morfometría geométrica y tradicional se realizaron sobre imágenes o fotografías del cráneo de 31 especies de cánidos actuales (tabla 1) las imágenes fueron obtenidas mediante registro fotográfico realizado sobre la vista lateral, palatal y dentario. Los cráneos fotografiados se encontraban en las siguientes colecciones: museo de historia natural de Berlín, París, Londres, Nueva York, Washington, Chicago, el Instituto de Ciencias Naturales y el Instituto Von Humboldt de Villa de Leyva (Anexo 1).

Las fotografías fueron tomadas por un único miembro del grupo de Ecología Evolutiva de la Universidad Nacional de Colombia, para reducir errores relacionados con diferencias en la experiencia y criterios de registro de imágenes entre observadores. Las fotografías se registraron utilizando el mismo protocolo y ajustes respecto de la distancia focal, resolución, y alineamiento de los especímenes. Para reducir errores la cámara permaneció en un ángulo de tiro constante y los cráneos fueron alineados con respecto a la cámara usando una regleta cuadrículada. Las fotografías fueron tomadas con una cámara Canon Rebel XTI instalada sobre un trípode y conectada a un computador. La obturación de la cámara se hizo desde el computador para evitar problemas de trepidación.

Cada fotografía fue acompañada de una escala de tamaño y una medida de referencia que se utilizaron para estimar el tamaño de los especímenes y evitar errores de sobre o subestimación de esta variable relacionados con variaciones en la distancia focal o el uso del zoom. En todos los casos esta medida de referencia fue tomada directamente sobre las estructuras con calibrador digital con resolución de 0.01 mm. Con este mismo objetivo y de manera complementaria, se utilizó una regleta posicionada al mismo nivel en el que se enfocó la cámara. Las medidas de referencia sobre las estructuras y la ubicación de las regletas de respaldo se describen a continuación para cada región:

Lateral: Distancia máxima dorso – ventral, medida desde el borde dorsal del punto de fusión entre el yugal y el escamoso, siguiendo una línea perpendicular hasta el borde ventral correspondiente en el arco zigomático. Se prefirió el lado izquierdo cuando estaba disponible, en caso contrario se usó el derecho. La regleta fue ubicada a nivel del temporal.

Dentario: Longitud máxima antero – posterior, medida entre la margen anterior del canino hasta el borde posterior del cóndilo mandibular. Se prefirió el lado derecho cuando estaba disponible, en caso contrario se usó el izquierdo. La regleta fue ubicada a nivel de la superficie de la cara expuesta del dentario.

Palatal: Longitud máxima antero – posterior del basicráneo, medida entre el borde más anterior de la línea media del palatal sobre el punto de convergencia entre el premaxilar

derecho e izquierdo y el extremo distal (posterior) del cóndilo occipital derecho. Cuando este cóndilo se encontró fragmentado la medida se tomo sobre el cóndilo occipital izquierdo.

Tabla 1. Listado de especies de cánidos actuales que se utilizaron en los análisis de morfometría geométrica y tradicional. Abreviaturas utilizadas y número de individuos utilizados por especie y por vista.

Nombre de la especie	Abreviación	Número de individuos por Vista analizada					
		Dentario	Palatal	Lateral Total	Lateral Generalizado 1	Lateral Parcial 1	Lateral Parcial 2
<i>Atelocynus microtis</i>	Ami	12	13	11	13	13	12
<i>Canis adustus</i>	Cad	35	37	36	36	37	36
<i>Cuon alpinus</i>	Cal	35	38	31	33	33	33
<i>Canis aureus</i>	Cau	37	43	36	38	37	38
<i>Canis latrans</i>	Cla	32	33	33	33	33	33
<i>Canis lupus</i>	Clu	34	35	34	35	35	35
<i>Canis mesomelas</i>	Cme	33	34	33	34	34	34
<i>Canis simensis</i>	Csi	20	25	23	23	25	23
<i>Cerdocyon thous</i>	Cth	36	37	37	38	38	37
<i>Chrysocyon brachyurus</i>	Cbr	35	39	26	31	36	30
<i>Lycaon pictus</i>	Lpi	35	37	36	38	38	38
<i>Nyctereutes procyonoides</i>	Npr	31	33	31	31	31	30
<i>Otocyon megalotis</i>	Ome	32	38	33	36	34	36
<i>Pseudalopex culpaeus</i>	Pcu	39	42	37	40	40	40
<i>Pseudalopex fulvipes</i>	Pfu	3	4	3	3	3	3
<i>Pseudalopex griseus</i>	Pgr	39	42	39	39	39	40
<i>Pseudalopex gymnocercus</i>	Pgy	34	35	33	33	33	33
<i>Pseudalopex sechurae</i>	Pse	26	27	25	26	26	28
<i>Pseudalopex vetulus</i>	Pve	9	11	10	10	10	10
<i>Speothos venaticus</i>	Sve	27	34	26	33	32	28
<i>Urocyon cinereoargenteus</i>	Uci	45	48	46	48	49	48
<i>Vulpes bengalensis</i>	Vbe	31	36	31	34	34	34
<i>Vulpes chama</i>	Vch	32	36	32	32	33	33
<i>Vulpes ferrilata</i>	Vfe	6	5	5	5	6	5
<i>Vulpes lagopus</i>	Vla	36	46	44	44	44	44
<i>Vulpes macrotis</i>	Vma	16	16	14	14	16	14
<i>Vulpes pallida</i>	Vpa	23	25	25	25	26	25
<i>Vulpes rueppelli</i>	Vru	32	31	31	31	31	33
<i>Vulpes velox</i>	Vve	29	31	28	30	30	29
<i>Vulpes Vulpes</i>	Vvu	29	32	31	32	32	32
<i>Vulpes zerda</i>	Vze	32	30	30	30	31	32
Tamaño por región		895	973	890	928	939	926

Aunque hubo preferencia por las caras registradas, la selección final se hizo por conveniencia, usando los lados que presentaron mejor estado de conservación o en el que las estructuras se observaran más claras. El presente trabajo asumió la simetría bilateral que los cánidos deben exhibir (Hickman *et al.* 2002). La iluminación natural fue utilizada de acuerdo a la disponibilidad, pero cuando esta resultaba insuficiente para resaltar las texturas

del cráneo (Vg. Cuando el entorno era muy oscuro o cuando el cráneo estaba sucio) se recurrió al uso del flash. De igual forma se utilizaron fondos oscuros propios del entorno, pero cuando no estaban disponibles se instaló un paño de color negro. No se predeterminaron las configuraciones de captura, así que cada fotografía tuvo apertura del objetivo y velocidad de obturación variable, dado que la cámara se utilizó en modo automático.

4.2. Morfometría geométrica

4.2.1. Digitalización de Landmarks

Fueron seleccionados varios puntos morfométricos o *landmarks*, que corresponden a caracteres basados en coordenadas. En el presente estudio se trató de seleccionar landmarks que representaran estructuras homólogas o, en su defecto, estructuras que representaran homología espacial siguiendo un criterio meramente operativo, como los puntos de fácil reconocimiento en todos los especímenes de la muestra (Van der Molen *et al.* 2007; Slice 2007). En todos los casos se procuró que los landmarks tuvieran un significado estructural o funcional, relacionado especialmente con las propiedades biomecánicas del cráneo para la mordida.

Los grupos densos de *landmarks* pueden no proveer información relevante acerca de la variación en la estructura completa, o pueden ser parcialmente redundantes. De acuerdo con lo anterior, los puntos anatómicos seleccionados fueron repartidos en varias combinaciones de *landmarks* para llevar a cabo los análisis de morfometría geométrica, dando lugar a cuatro combinaciones en la vista lateral, una en el dentario y una en el palatal (Figuras 3 a la 8). Esto permitió manejar un número reducido de *landmarks* en cada uno de los análisis propuestos, lo que además de permitir estudiar de manera más detallada regiones particulares del cráneo, relaja exigencias respecto del tamaño muestral y resultan en un mayor poder de las pruebas estadísticas utilizadas para la comparación entre grupos.

Los *landmarks* seleccionados fueron convertidos a coordenadas en un plano bidimensional con el programa tpsDig2 (Rohlf 2006), que también permitió establecer la escala de las imágenes con base en las medidas de referencia. Posterior a la ubicación de los *landmarks* se obtuvo una matriz de coordenadas crudas sobre las cuales se realizó un Análisis Generalizado de Procrustes (GPA) con el programa TpsTree (Rohlf 2007b); así mismo, se calcularon los consensos para cada una de las especies los cuales fueron utilizados en la reconstrucción de los estados ancestrales, esto se hizo utilizando el programa tpsRelw (Rohlf 2007a). Los programas tpsUtil (Rohlf 2008) y TET (Dujardin 2002c) se utilizaron para la construcción, modificación y transformación de múltiples archivos.

En esta investigación se usó la mayor cantidad de *landmarks* tipo I como fuera posible, pues estos facilitan la interpretación de los resultados en términos biológicos (Vg. suturas y forámenes). Se debe tener en cuenta que la cantidad de este tipo de puntos anatómicos son limitadas en los cráneos, por lo que fue necesario utilizar *landmarks* tipo II (operacionales) y *landmarks* tipo III (pseudolandmarks) que pueden conllevar a reducción en la precisión del posicionamiento de *landmarks* e introducir de manera artificial mayor variación en la muestra (Van der Molen *et al.* 2007).

Figura 3. Landmarks utilizados para la vista del dentario. Fueron utilizados ocho landmarks para los análisis de morfometría geométrica para esta vista: 1. Región de la sínfisis mentonaria y parte más anterior del ancho del canino, 2 y 3. Parte más posterior del ancho del canino y el diastema post canino, 4. El punto medio de la muela carnasial, 5. Punto más posterior del último molar postcarnasial, 6. Proceso coronoideo y cresta coronoidea, 7. Cóndilo mandibular, 8. Punto medio de la base de la mandíbula perpendicular al punto medio de la muela postcarnasial.



Figura 4. Landmarks utilizados para la Vista del palatal. Fueron utilizados cinco landmarks para los análisis de morfometría geométrica para esta vista: 1. Región de la Esquina posterior-medial palatal, 2. Unión entre la parte posterior de la muela carnasial y la parte anterior de la primera muela postcarnasial en la región labial, 3. Punto medio entre las fosas del segundo y tercer premolar superior, parte más posterior del segundo premolar y más anterior del tercer premolar, 4. Sutura entre la maxila y premaxila marcada sobre el borde lingual de la fosa del canino, 5. Borde anterior de la sutura entre la premaxila derecha e izquierda, extremo más antero posterior del incisivo.

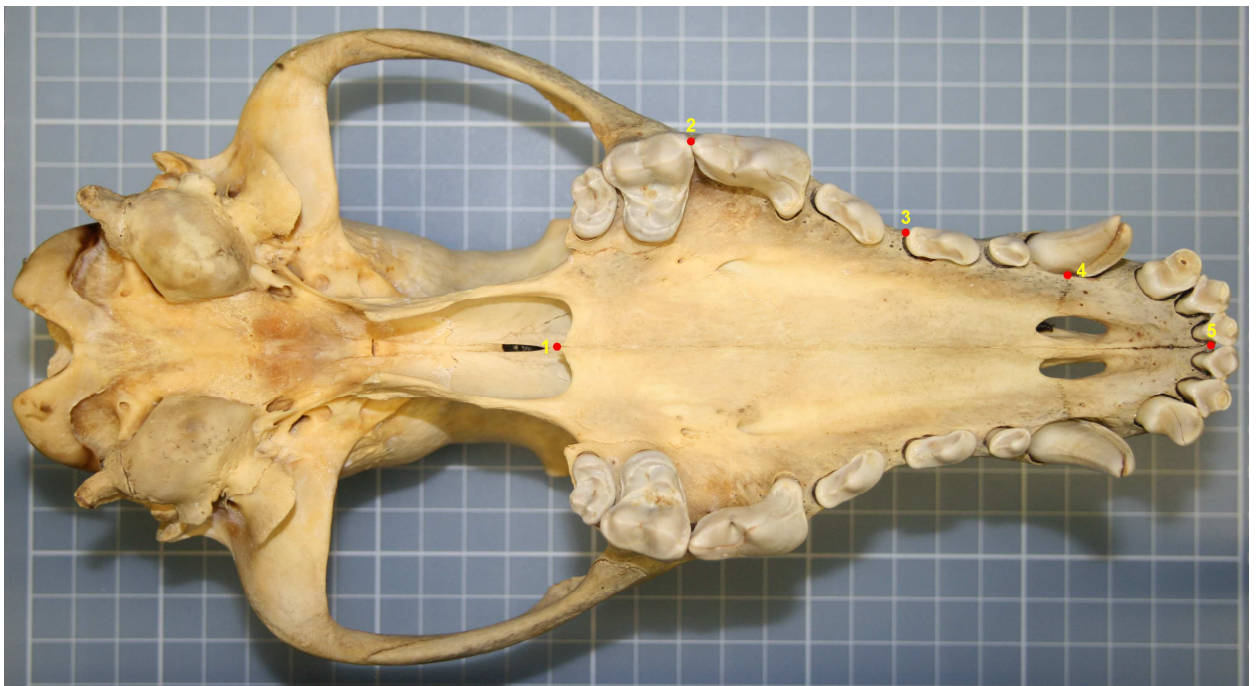


Figura 5. Landmarks utilizados para la Vista lateral total. Fueron utilizados 14 landmarks para los análisis de morfometría geométrica para esta vista: 1. Región más anterior de la fosa del incisivo, 2. Región del premaxilar, 3. Sutura entre el frontal y parietal sobre la cresta sagital, 4. Sutura de unión entre el occipital y parietal sobre la cresta nuchal, 5. Orificio del meato auditivo, 6. Cóndilo del escamoso, 7. Unión posterior entre en yugal y el escamoso, 8. Sutura de unión entre el frontal y el parietal, 9. Unión anterior entre el yugal y el escamoso, 10. Sutura de unión entre el yugal, lacrimal y el maxilar, 11. Punto de Inflexión anterior del yugal y unión al maxilar, 12. Región más posterior de la segunda muela postcarnasial, 13. Región más posterior de la muela postcarnasial, 14. Punto más anterior del canino.

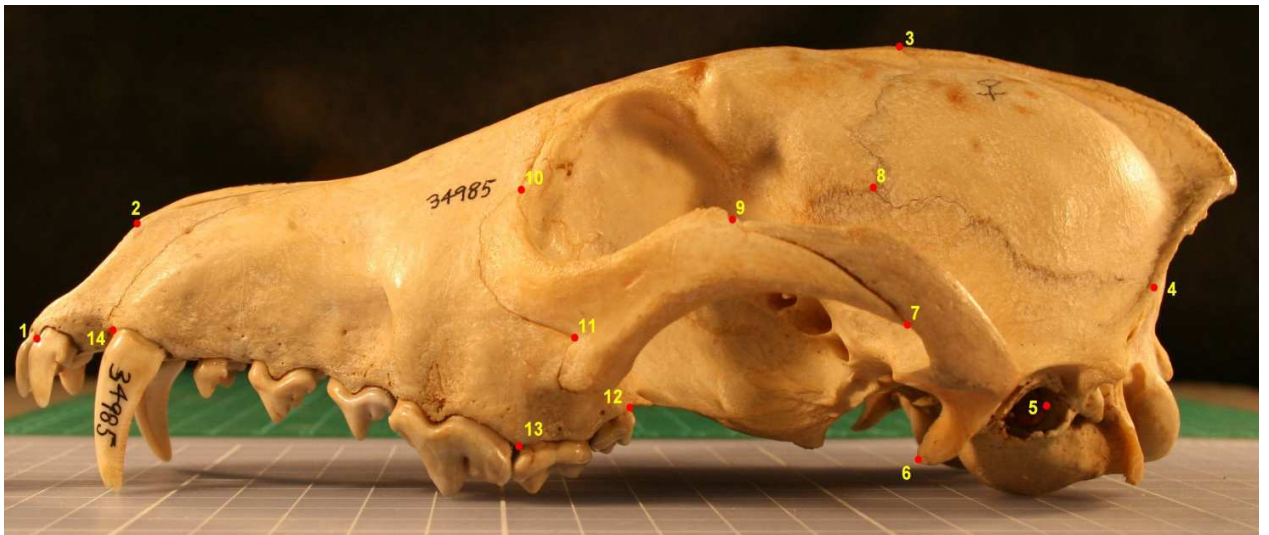


Figura 6. Landmarks utilizados para la Vista lateral generalizada. Fueron utilizados siete landmarks para los análisis de morfometría geométrica para esta vista: 1. Región más anterior de la fosa del incisivo, 2. Región del premaxilar, 3. Sutura entre el frontal y parietal sobre la cresta sagital, 4. Sutura de unión entre el occipital y parietal sobre la cresta nugal 5. Cóndilo del escamoso, 6. Unión anterior entre el yugal y el escamoso, 7. Región más posterior de la segunda muela postcarnasial.



Figura 7. Landmarks utilizados para la Vista Lateral Parcial 1, que representa la región del rostro del cráneo. Fueron utilizados seis landmarks para los análisis de morfometría geométrica para esta vista: 1. Región más anterior de la fosa del incisivo, 2. Región del premaxilar, 3. Sutura de unión entre el yugal, lacrimal y el maxilar, 4. Región más posterior de la segunda muela postcarnasial, 5. Región más posterior de la muela postcarnasial, 6. Región más anterior de la fosa del canino o sutura de unión entre el premaxila y maxilar.

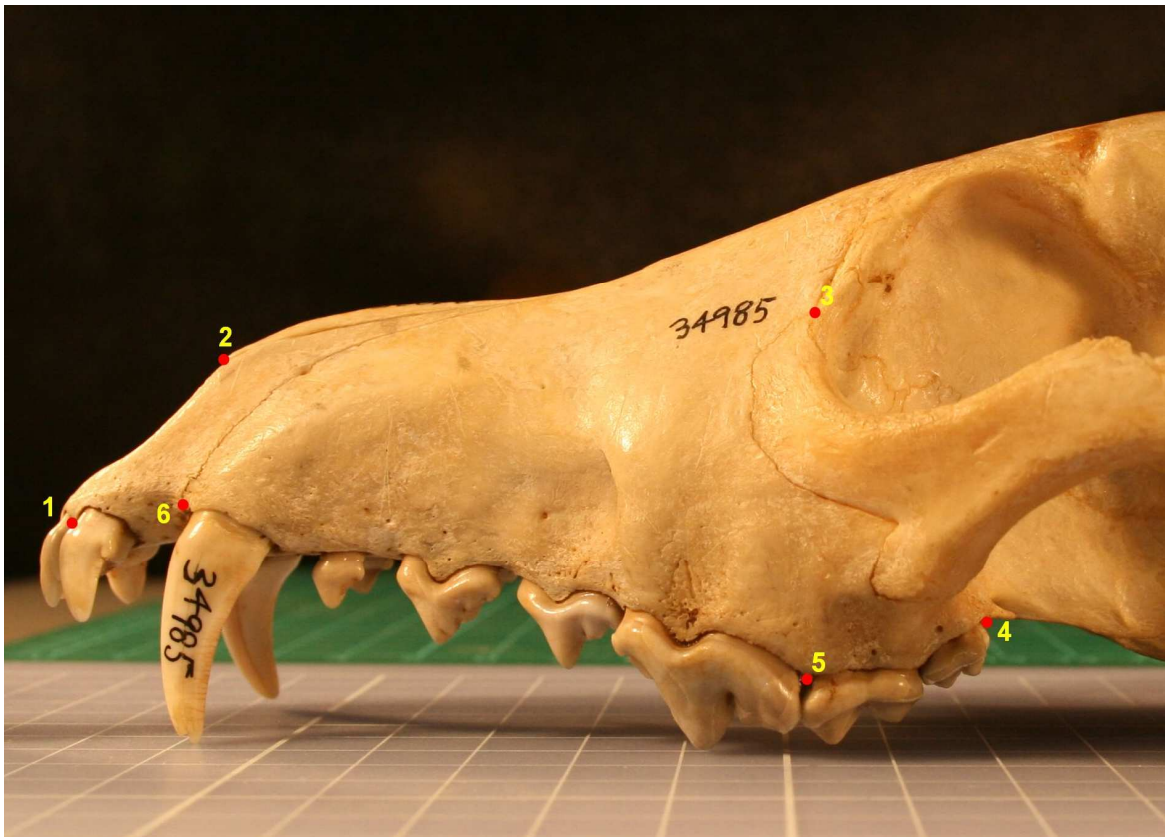
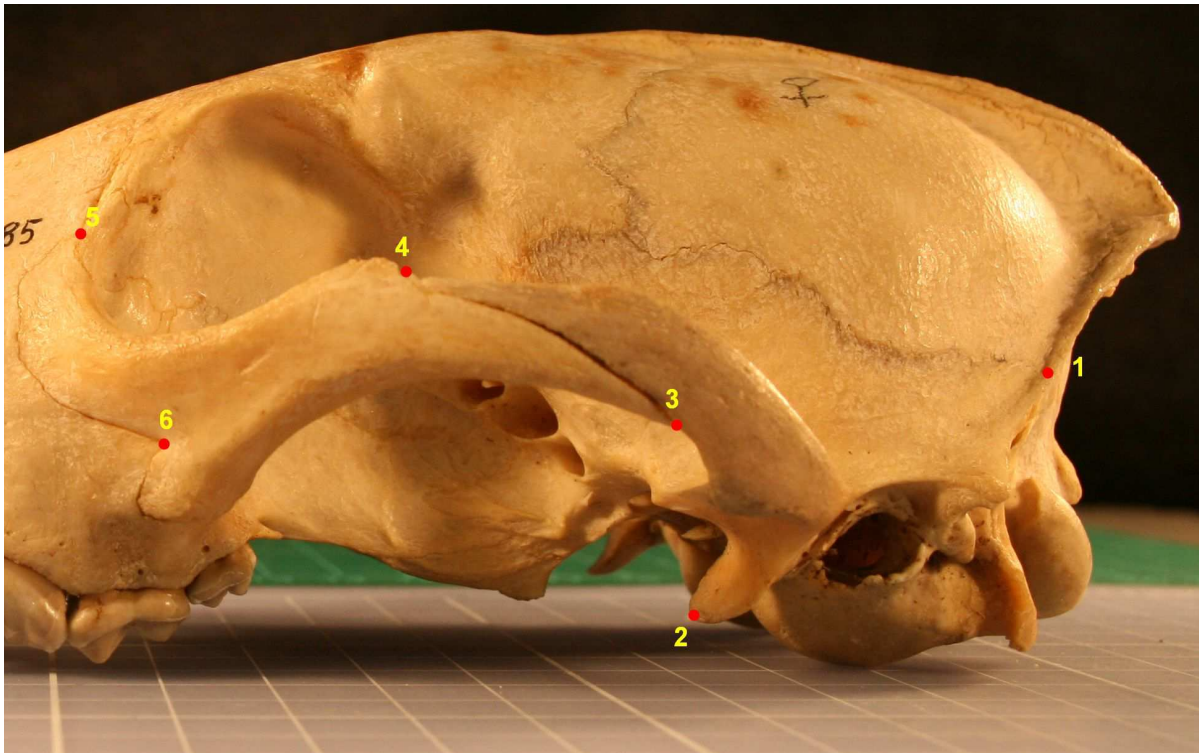


Figura 8. Landmarks utilizados para la Vista Lateral Parcial 2, que representa la región del arco zigomático. Fueron utilizados seis landmarks para los análisis de morfometría geométrica para esta vista: 1. Sutura de unión entre el occipital y parietal sobre la cresta nupal, 2. Cóndilo del escamoso, 3. Unión posterior entre en yugal y el escamoso, 4. Unión anterior entre el yugal y el escamoso, 5. Sutura de unión entre el yugal, lacrimal y el maxilar, 6. Punto de Inflexión anterior del yugal y unión al maxilar.



4.2.2. Análisis de repetibilidad

Para iniciar los análisis morfológicos es necesario establecer si los criterios utilizados en la ubicación de los landmarks fueron claros y si la variación encontrada está afectada por imprecisiones durante este proceso. Para establecer el grado de precisión con el que fueron digitalizados los landmarks fue necesario realizar pruebas de repetibilidad sobre las matrices de coordenadas crudas de todos los individuos. Estos análisis permiten establecer qué tanta correlación existe entre dos medidas efectuadas sobre un mismo individuo, lo que indica la precisión con que se ubicaron los landmarks.

Para realizar esta prueba, se seleccionó una submuestra aleatoria de 50 individuos en cada región (lateral, palatal y dentario) con ayuda del programa tpsUtil. Posteriormente se reposicionaron todos los landmarks con los mismos criterios utilizados en la digitalización original mediante el programa tpsDig2. De esta manera se obtuvieron matrices de coordenadas para los landmarks originalmente asignados y también para los reposicionados. Estas matrices fueron transformadas y concatenadas mediante el programa utilitario TET (Dujardin 2002c), agrupando los datos originales y los reposicionados en un solo archivo. Posteriormente se realizó el Análisis Generalizado de Procrustes sobre los archivos ensamblados con ayuda del programa MOG (Dujardin 2003a), lo que permitió realizar una exploración gráfica de la repetibilidad de las coordenadas alineadas. Para efectuar las pruebas de repetibilidad sobre los archivos de coordenadas alineadas obtenidos con MOG (Dujardin 2003a) se utilizó el programa VAR (Dujardin 2003b). La prueba de precisión se consideró aprobada cuando la repetibilidad fue mayor al 90% para cada landmark y para cada coordenada. El anterior procedimiento permite decidir si los datos de coordenadas crudas se pueden o no utilizar en los análisis morfogeométricos posteriores.

4.2.3. Conformación

El Análisis Generalizado de Procrustes controla los efectos debidos a diferencias en el tamaño, posición y orientación de las configuraciones, por lo que las variables resultantes incorporan información conformacional poco influenciada por variación no biológica (Van der Molen *et al.* 2007). Las transformaciones se dan en un espacio multidimensional curvo de donde las configuraciones alineadas deben ser proyectadas a un hiperplano tangencial, lo que permite estudiarlas usando técnicas estadísticas clásicas. La evaluación de las deformaciones se realizó mediante la Lámina Delgada Deformada (TPS), técnica que descompone la conformación en componentes uniformes y no uniformes, que indican de manera respectiva la variación global y las deformaciones localizadas en las estructuras estudiadas (Van der Molen *et al.* 2007). Los componentes uniformes y no uniformes de cada espécimen fueron almacenados en una Matriz de Pesos que se obtuvo con el programa tpsTree el cual permitió realizar una evaluación gráfica en las rejillas de conformación

mediante la comparación de las estructuras de los taxones con caracteres ecológicos (hábitos alimentarios, Tabla 2 y 3).

Tabla 2. Especies de cánidos actuales y el gremio alimentario al que fueron asignados de acuerdo con lo reportado por Muñoz Durán 2002 y Fuentes 2011.

Abreviación	Nombre de la especie	Gremio alimentario
Ami	<i>Atelocynus microtis</i>	Omnívoro
Cad	<i>Canis adustus</i>	Omnívoro
Cal	<i>Cuon alpinus</i>	Hipercarnívoro
Cau	<i>Canis aureus</i>	Carnívoro
Cbr	<i>Chrysocyon brachyurus</i>	Omnívoro
Cla	<i>Canis latrans</i>	Carnívoro
Clu	<i>Canis lupus</i>	Hipercarnívoro
Cme	<i>Canis mesomelas</i>	Carnívoro
Csi	<i>Canis simensis</i>	Carnívoro
Cth	<i>Cerdocyon thous</i>	Omnívoro
Lpi	<i>Lycaon pictus</i>	Hipercarnívoro
Npr	<i>Nyctereutes procyonoides</i>	Omnívoro
Ome	<i>Otocyon megalotis</i>	Insectívoro
Pcu	<i>Pseudalopex culpaeus</i>	Omnívoro
Pfu	<i>Pseudalopex fulvipes</i>	Omnívoro
Pgr	<i>Pseudalopex griseus</i>	Omnívoro
Pgy	<i>Pseudalopex gymnocercus</i>	Omnívoro
Pse	<i>Pseudalopex sechurae</i>	Omnívoro
Pve	<i>Pseudalopex vetulus</i>	Omnívoro
Sve	<i>Speothos venaticus</i>	Hipercarnívoro
Uci	<i>Urocyon cinereoargenteus</i>	Omnívoro
Vbe	<i>Vulpes bengalensis</i>	Omnívoro
Vch	<i>Vulpes chama</i>	Omnívoro
Vfe	<i>Vulpes ferrilata</i>	Carnívoro
Vla	<i>Vulpes lagopus</i>	Carnívoro
Vma	<i>Vulpes macrotis</i>	Carnívoro
Vpa	<i>Vulpes pallida</i>	Omnívoro
Vru	<i>Vulpes rueppelli</i>	Insectívoro
Vve	<i>Vulpes velox</i>	Carnívoro
Vvu	<i>Vulpes Vulpes</i>	Carnívoro
Vze	<i>Vulpes zerda</i>	Insectívoro

Tabla 3. Codificación de estrategias alimentarias. Basada en la propuesta establecida por Muñoz Durán 2002 y Fuentes 2011.

Abreviación	Gremio	Descripción
O	Omnívoros	Ningún tipo de alimento supera el 60% de los ítems incluidos en su dieta.
I	Insectívoros	Al menos el 60% de su dieta está constituida por invertebrados, fundamentalmente insectos.
C	Carnívoros	Al menos el 60% de su dieta está constituida por carne de vertebrados.
H	Hipercarnívoros	Más del 60% de su dieta está constituida por carne de vertebrados, que usualmente consiste en presas de mayor tamaño que ellos mismos.

Las variables consignadas en la matriz de pesos (deformaciones parciales y componentes uniformes) al igual que las deformaciones relativas fueron evaluadas para determinar si cumplían con los supuestos de aleatoriedad, normalidad y homocedasticidad, para esto se utilizaron las pruebas de Runs test, Shapiro–Wilk y la prueba de M de Box, respectivamente (Tablas 5 a 7).

Sobre la matriz de pesos resultante de tpsTree se aplicaron dos métodos exploratorios y clasificatorios para probar la asociación entre diferencias en la dieta y en la conformación craneal. Los métodos exploratorios como el análisis de componentes principales permiten reducir la complejidad de los datos, ya que reduce el número de variables originales, de acuerdo con sus niveles de correlación o covariación, a un número reducido de nuevas variables. Como este análisis busca reconocer la variación de los datos sin alterar su estructura, no exige el establecimiento de grupos *a priori* (Van der Molen *et al.* 2007). El análisis de componentes principales se llevó a cabo sobre la matriz de pesos que contiene los valores estimados para las Unidades Taxonómicas Hipotéticas o nodos reconstruidos (HTUs) y la matriz de pesos de las especies actuales, para establecer cómo se comportan los datos de los nodos reconstruidos (como se agrupan), frente a los caracteres ecológicos (hábitos alimentarios). Estos datos fueron analizados con el programa PAST y se muestran en las figuras 10 – 15 (Hammer *et.al.* 2001).

A los resultados de componentes principales con autovalores mayores a uno se les realizó un análisis de agrupamiento utilizando el algoritmo de neighbour Joining y como criterio de agrupamiento distancias Euclidianas. Esto con el fin comparar las reconstrucciones estimadas para los internodos con las conocidas para las especies actuales (figuras 16 a 21).

Los métodos clasificatorios maximizan la separación entre grupos, y por ende, requieren información acerca de la agremiación de cada individuo (Van der Molen *et al.* 2007). El Análisis de Función Discriminante, por ejemplo, identifica la combinación lineal de

variables que produce la máxima separación entre grupos determinados a priori, de manera que la probabilidad de clasificar inapropiadamente a un individuo sea mínima (Andersson 2003; Holliday y Steppan 2004). En este análisis se utilizó información de individuos cuya identidad no es conocida pero se supone próxima a uno de los grupos de la muestra general, esta función realiza la identificación de datos externos usando como referencia a los grupos del archivo de entrada inicial. El programa MOG ofrece la posibilidad de clasificar los datos externos mediante dos aproximaciones: La Clasificación de Procrustes se lleva a cabo automáticamente y está basada en la comparación de parejas de distancias de Procrustes mediante la utilización de dos algoritmos: uno basado en la distancia de Procrustes más corta a cada consenso (cada individuo desconocido con el consenso más cercano), y otro basado en el método del K del vecino más cercano (KNN, cada individuo desconocido con cada imagen de referencia). La Clasificación de Mahalanobis, se realiza mediante un análisis discriminante (DA), utilizando los Parcial warps (PW). De esta manera se obtuvieron un total de 18 aproximaciones para clasificar las conformaciones de los nodos ancestrales en alguno de los gremios alimentarios.

Inicialmente las coordenadas crudas para cada vista analizada y generadas con tpsDig2 fueron transformadas con el programa TET, de igual forma la matriz de peso generada con tpsTree que contiene los valores estimados para los HTUs, que en nuestro caso son los individuos cuya identidad no se conoce, se transformaron con el programa tpsUtil. Para el análisis clasificatorio se usó el programa MOG, inicialmente se realizó el Análisis Generalizado de Procrustes a las coordenadas crudas de cada región examinada, para este análisis fue necesario ingresar los tamaños de los grupos de la muestra de referencia que fueron determinados de acuerdo al gremio alimentario al que pertenecen (Omnívoro, Insectívoro, Carnívoro o Hipercarnívoro) como se especifica en (Muñoz Durán 2002; Muñoz Durán y Fuentes 2012; Fuentes 2011). Realizado el GPA se introdujeron en MOG los datos de los individuos desconocidos (HTUs), y se llevo a cabo el análisis clasificatorio mediante las dos aproximaciones: distancias de Procrustes y de Mahalanobis, análisis que mostró a cuál de los cuatro gremios alimentarios se asemejan más los individuos desconocidos (Tabla 8).

4.3. Morfometría tradicional

Los datos de morfometría tradicional que fueron utilizados se tomaron de Muñoz Durán y Fuentes 2012. Estos datos son índices que representan propiedades mecánicas cráneodentales que fueron calculados siguiendo a Van Valkenburgh *et al.* 1993, pero utilizando un tamaño de muestra mayor que incluyó datos para 968 especímenes muestreados, de las 31 especies, adicionalmente Muñoz Durán y Fuentes 2012, incluyeron cuatro nuevos índices. Los valores de los índices y el tamaño de muestra por especie se observa en la (Tabla 9).

4.4. Estados Ancestrales

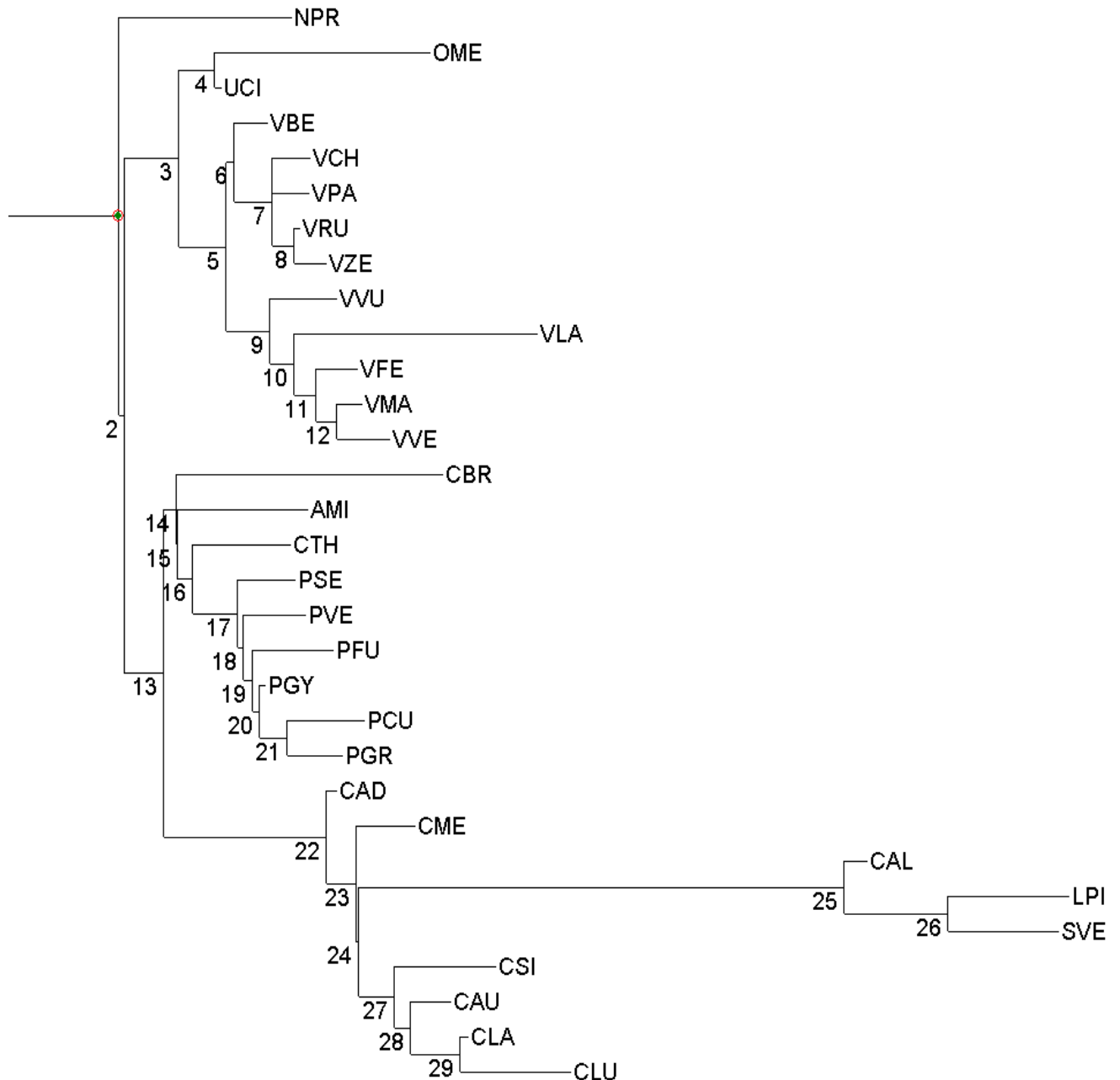
4.4.1. Reconstrucción de la Conformación Craneal Ancestral

La reconstrucción de la conformación craneal ancestral permite explorar la diversidad de la conformación y/o los caracteres, en relación con una hipótesis filogenética. En el presente trabajo se han realizado dos aproximaciones para reconstruir estados ancestrales, la primera usando datos morfogeométricos de tres regiones del cráneo y la segunda empleando índices que representan propiedades mecánicas craneodentales, junto con la filogenia reportada por Fuentes 2011, que involucran 31 especies de cánidos actuales (Figura 9).

Para la primera aproximación (datos morfogeométricos) se utilizaron los landmarks de las seis regiones (Figuras 3 a 8) obtenidos con el programa tpsDig2. A partir de estos Landmarks se construyeron consensos para cada especie de cada región evaluada, estos consensos son configuraciones de referencia que resumen la conformación de cada especie, y se obtuvieron con el programa tpsRelw.

Los archivos generados y las filogenias se ingresaron en el programa tpsTree (Rohlf 2007b), el cual requiere que los archivos que contienen los consensos estén en formato .tps, y las filogenias que pueden ser de tipo aditivo o ultramétrico se presenten en formato nexus. TpsTree realiza un ajuste de las conformaciones al árbol con el fin de estimar los nodos ancestrales o HTUs (Rohlf y Slice 1990; McArdle y Rodrigo 1994). A partir del Análisis Generalizado de Procrustes que realiza tpsTree se calculan las deformaciones parciales (Partials warps) para cada taxón y para cada nodo, que son almacenados en la matriz de peso (Weight matrix); dicha matriz contiene los valores estimados para los HTUs o ancestros hipotéticos (Rohlf y Slice 1990; McArdle y Rodrigo 1994). Finalmente la configuración consenso que generó el GPA es utilizada como referencia, para el cálculo y visualización de la conformación en la Lámina Delgada Deformada (TPS) para cada nodo reconstruido en el árbol (Rohlf y Slice 1990; McArdle y Rodrigo 1994).

Figura 9. Filogenia reportada por Fuentes 2011, con 31 especies de cánidos actuales obtenida por parsimonia. La filogenia se modificó ya que originalmente presenta taxones que no eran objetivo de este estudio. Los nodos reconstruidos se enumeran del 2 al 29, el ancestro común de la Subfamilia Caninae es el nodo uno pero en la filogenia se representa con un punto verde con un círculo rojo en la raíz del árbol, los nombres de las especies representadas por las abreviaciones se encuentran en la tabla 2.



Para la segunda aproximación se utilizaron datos de morfometría tradicional (20 índices que representan propiedades mecánicas cráneodentales) y la hipótesis filogenética anterior.

Estos datos fueron analizados con el programa COMPARE 4.6b (Martins 2004). COMPARE realiza la estimación de estados ancestrales a partir de un conjunto de datos interespecíficos utilizando Mínimos Cuadrados Generalizados PGLS (Phylogenetic Generalized Least Squares) (Martins y Hansen 1997). Para la reconstrucción de estados fue necesario ingresar al programa los nombres de los taxones de la filogenia utilizada, la matriz de datos sobre la que se aplicaría la reconstrucción y el árbol filogenético al cual se le resolvió una politomía que presentaba ya que Compare no acepta politomías en el análisis. Se asumieron presunciones como que la variación intraespecífica es muy baja o nula y se utilizó el modelo de evolución de caracteres lineal (Movimiento Browniano), obteniendo la estimación para cada uno de los nodos en el árbol.

Análisis de componentes principales (ACP) fueron realizados sobre la matriz de índices originales y sobre la nueva matriz de estados reconstruidos con el programa PAST (Hammer *et al.* 2001). Inicialmente este análisis se realizó para reducir la matriz de datos a los componentes principales que conserven toda la información y que permitan presentar y explicar razonablemente el conjunto de datos de las muestras. Posteriormente se escogieron los componentes que representaran la máxima varianza de los datos originales, que para este caso fueron los dos primeros componentes quienes representaron en conjunto el 99.55% de la variación. A partir de los anteriores resultados y de la clasificación por gremio alimentario que efectuó Fuentes 2011 de las especies de cánidos actuales, se realizó un análisis discriminante para establecer a que gremio alimentario pudiese pertenecer cada nodo reconstruido de la matriz de índices de propiedades mecánicas, en función de la clasificación inicial por gremio alimentario con el programa SPSS versión 15 (SPSS, 2006) (Tabla 10).

5.RESULTADOS

5.1. Morfometría geométrica

5.1.1. Análisis de repetibilidad y prueba de supuestos estadísticos.

Para iniciar los análisis conformación, se estableció la precisión con la que se posicionaron los landmarks. El análisis de repetibilidad indica un alto nivel de precisión con el que fueron digitalizados los landmarks en todas las regiones del cráneo estudiadas (Tabla 4). Posteriormente se establecen los datos de normalidad y homocedaticidad para las vistas analizadas (Tabla 5 a 7).

Tabla 4. Análisis de repetibilidad. Los resultados mostrados en la tabla muestran una discriminación del análisis efectuado por eje de coordenada (x o y), por landamrk (LM) y para cada una de las seis regiones analizadas (Dentario, Palatal y lateral). Las columnas dentario y palatal tienen varios celdas vacías (-) ya que para ellas se utilizó un número menor de landmarks.

Repetibilidad	Lateral (%)	Dentario (%)	Palatal (%)
General	98.22	98.35	97.66
Eje x	98.33	99.09	97.81
Eje y	98.1	97.6	97.51
LM 1	96.85	97.17	98.68
LM 2	98.96	96.54	97.98
LM 3	99.24	98.13	99.25
LM 4	97.79	98.69	94.13
LM 5	97.86	99.22	98.24
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	97.7	-	-
LM 12	99.42	-	-
LM 13	99.54	-	-
LM 14	97.66	-	-

Tabla 5. Análisis de normalidad. Prueba de Shapiro–Wilk sobre la matriz de pesos de las tres vistas analizadas para establecer la normalidad en la muestra de cánidos actuales. Los datos son normales con un $p > 0.05$

Vistas	p-value
Dentario	4.367e-06
Palatal	2.74e-06
Lateral	0.007844

Tabla 6. Análisis de homocedasticidad. Prueba de M de Box sobre la matriz de pesos de las tres vistas analizadas para establecer la homocedasticidad en la muestra de cánidos actuales. La homocedasticidad se rechaza cuando $p < 0,05$

Vistas	p-value
Dentario	5,728E-21
Palatal	9,0802E-13
Lateral	5,728E-21

Tabla 7. Análisis de aleatoriedad. Prueba de Runs test sobre la matriz de pesos de las tres vistas analizadas para establecer la aleatoriedad en la muestra de cánidos actuales. Los datos son aleatorios con un $p > 0.05$

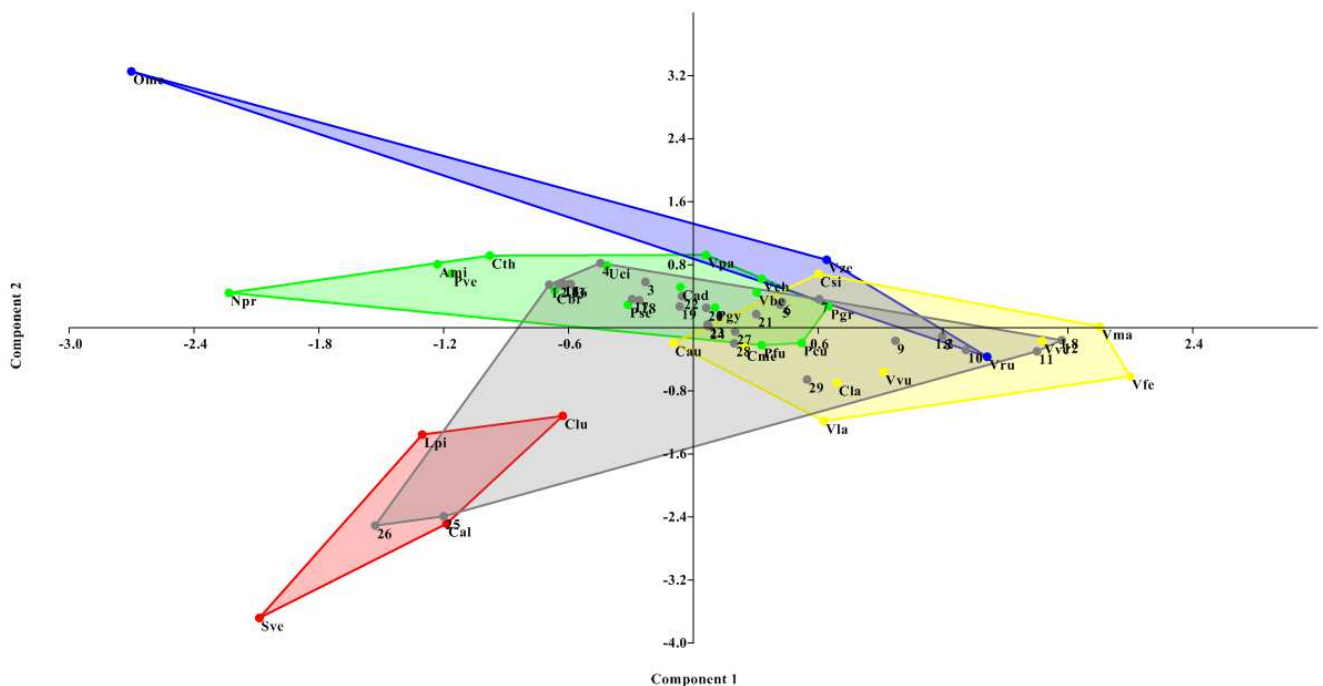
Vistas	Componente principal	p- valor
Dentario	CP 1	0.9242
	CP 2	0.4965
	CP 3	0.1745
Palatal	CP 1	0.7948
	CP 2	0.9242
Lateral	CP 1	0.3256
	CP 2	0.06358
	CP 3	0.7856

5.1.2. Conformación

5.1.2.1. Análisis de componentes principales

Los análisis de componentes principales se realizaron como una aproximación exploratoria sobre las matrices de pesos que contienen la información sobre las deformaciones parciales y componentes uniformes de los HTUs. Esto con el fin de observar la distribución en el espacio de conformación de los ancestros hipotéticos y compararla con la distribución de las especies actuales. Estos resultados permiten entender mejor la relación evolutiva entre la conformación craneal y los hábitos alimentarios en la subfamilia Caninae. Los resultados para cada región craneal aparecen en las figuras 10 a 15.

Figura 10. Análisis de componentes principales para la vista del Dentario a partir de la matriz de pesos de los nodos reconstruidos o HTUs y de las especies actuales. Los números representan los nodos reconstruidos de la filogenia y las abreviaciones indican las especies actuales. Las especies de cánidos omnívoros se observan de color verde, las insectívoros de color azul, las carnívoros de color amarillo y las hipercarnívoros de color rojo, mientras que en gris se establecen los nodos reconstruidos.



En el análisis de componentes principales para la vista del dentario (Figura 10), se presenta un solapamiento de las especies con hábitos omnívoros, insectívoros y carnívoros, hacia

la región central de los dos ejes, mientras que se observa una clara separación en las especies hipercarnívoras hacia el cuadrante inferior izquierdo.

Dentro de la región de color verde (hábitos omnívoros) se encuentra un grupo de nodos que incluyen el ancestro común de la subfamilia Caninae (nodo 1) y del cual deriva el linaje de *Nyctereutes procyonoides* (Npr) con hábitos omnívoros, en este grupo también encontramos al nodo 2 y 3 que son los ancestros de los nodos 4, 7, 13 al 20 y 22, que se ubican junto con los nodos anteriores en esta región, los cuales se presentan como ancestros del clado Vulpini, de los cánidos suramericanos, del clado Canini y del grupo conformado por los géneros *Lycaon*, *Cuon* y *Speothos*. El nodo 4 es el ancestro de las especies *Otocyon megalotis* (Ome) de hábitos insectívoros y *Urocyon cinereoargenteus* (Uci) considerado omnívoro, mientras que el nodo 7 representa el ancestro de la mayoría de los cánidos del clado vulpini afrotropicales e indomalayas, *Vulpes chama* (Vch), *Vulpes pallida* (Vpa), *Vulpes rueppelli* (Vru), *Vulpes zerda* (Vze) quienes poseen hábitos omnívoros e insectívoros. Siguiendo con este grupo, el nodo 13 es el ancestro de los cánidos suramericanos y del que se derivan los nodos 14 al 20 quienes son los ancestros de las especies *Chrysocyon brachyurus* (Cbr), *Atelocynus microtis* (Ami), *Cerdocyon thous* (Cth), *Pseudalopex sechurae* (Pse), *Pseudalopex vetulus* (Pve), *Pseudalopex fulvipes* (Pfu), *Pseudalopex culpaeus* (Pcu), *Pseudalopex gymnocercus* (Pgy) todos de hábitos omnívoros, y por último el nodo 22 quien es el ancestro del clado canini y de quien se deriva el taxón *Canis adustus* (Cad) igualmente omnívoro. Lo anterior sugiere que el ancestro común de la subfamilia Caninae y los demás nodos referenciados en este grupo presentaron dietas generalistas omnívoras.

Para la región de color amarillo (hábitos carnívoros), encontramos a los nodos 9 al 12 quienes son los ancestros de los taxones holárticos del clado Vulpini como *Vulpes Vulpes* (Vvu), *Vulpes lagopus* (Vla), *Vulpes macrotis* (Vma), *Vulpes ferrilata* (Vfe) y *Vulpes velox* (Vve) especies de hábitos generalistas carnívoros, además de las anteriores observamos el nodo 29 quien es el ancestro de los taxones *Canis latrans* (Cla) y *Canis lupus* (Clu), de hábitos carnívoros e hipercarnívoros respectivamente, estos resultados permiten proponer que los nodos involucrados dentro de esta agrupación presentaron dietas generalistas carnívoras.

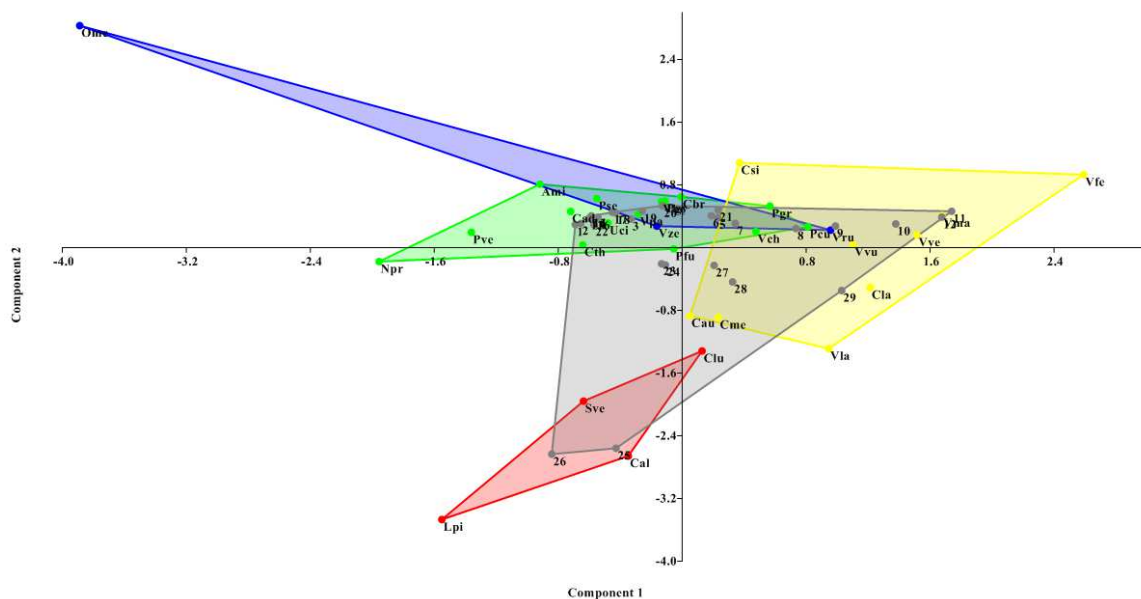
Dentro de las dos anteriores regiones del morfoespacio (hábitos omnívoros y carnívoros) encontramos una pequeña área de intersección que involucran a los nodos 5 y 6, 21, 23 y 24, 27 y 28. En donde el nodo 5 se establece como ancestro del clado de los zorros rojos (Vulpini) que está integrado por especies de cánidos con hábitos alimentarios generalistas (omnívoras y carnívoros) e insectívoros, mientras que el nodo 6 se establece como ancestro del linaje *Vulpes bengalensis* (Vbe) y de los demás nodos ancestrales de las restantes especies de zorros afrotropicales e indomalayas. Seguidamente se encuentra al nodo 21 quien es el ancestro de los cánidos suramericanos *Pseudalopex culpaeus* (Pcu),

Pseudalopex griseus (Pgr), el nodo 23 se observa como el ancestro del taxón *Canis mesomelas* (Cme) de hábitos carnívoros y del nodo 24, quien a su vez es el ancestro del clado conformado por las especies *Lycaon pictus* (Lpi), *Cuon alpinus* (Cal) y *Speothos venaticus* (Sve) con dietas hipercarnívoras, y de los nodos 27 y 28 que representan a los ancestros de un pequeño grupo de especies del clado Canini, con hábitos carnívoros e hipercarnívoros.

Estos resultados permitieron establecer una relación entre el tipo de dieta omnívora y carnívora que presentaron los ancestros de los anteriores nodos. Hay que tener en cuenta que estas dietas representan hábitos alimentarios generalistas y que se encuentran relacionadas morfológicamente, como se discutirá más adelante. Similar a lo ocurrido entre las dietas omnívoras y carnívoras, se visualiza una intersección entre los hábitos insectívoros y carnívoros y en donde se ubica el nodo 8 que representa el ancestro para las especies insectívoras del clado Vulpini *Vulpes rueppelli* (Vru) y *Vulpes zerda* (Vze), lo que nos llevaría a suponer que estos ancestros presentaron hábitos omnívoros. Hay que tener en cuenta que la relación de los clados de dietas carnívoras e insectívoras es más probable que se diera por la cercana relación filogenética del clado vulpini que por la relación con respecto a la configuración del dentario.

Como el caso más evidente dentro del análisis de la vista del dentario encontramos al grupo formado por la especie de hábitos hipercarnívoros quienes se establecen en el cuadrante inferior izquierdo y muy bien separado de los otros gremios alimentarios de las especies de cánidos actuales, en este grupo encontramos a los nodos 25 y 26, quienes son ancestros de los taxones hipercarnívoros *Cuon alpinus* (Cal), *Lycaon pictus* (Lpi) y *Speothos venaticus* (Sve), lo que sugiere que estos ancestros presentaron dietas hipercarnívoras y adaptaciones en la mandíbula que le permitieron direccionar sus hábitos hacia dietas más especialistas.

Figura 11. Análisis de componentes principales para la vista Palatal a partir de la matriz de pesos de los nodos reconstruidos o HTUs y de las especies actuales, en donde los números representan los nodos reconstruidos de la filogenia y las abreviaciones indican las especies actuales. Las especies de cánidos omnívoros se observan de color verde, las insectívoras de color azul, las carnívoras de color amarillo y las hipercarnívoras de color rojo, mientras que en gris se identifican los nodos reconstruidos.



En el análisis de componentes principales para la vista Palatal (Figura 11), se presenta un superposición en el morfoespacio de las especies con hábitos omnívoros, insectívoros y carnívoros, hacia la región central de los dos ejes, mientras que se observa una clara separación en las especies hipercarnívoras hacia el cuadrante inferior izquierdo.

Dentro de la región de color verde (hábitos omnívoros) se encuentra un grupo de nodos que incluyen el ancestro común de la subfamilia Caninae (nodo 1) y del cual deriva el linaje Npr con hábitos omnívoros, en este grupo también encontramos al nodo 2 y 3 que son los ancestros de los nodos 4, 13 al 18 y 22, que se ubican junto con los nodos anteriores en esta región y quienes se establecen como ancestros del clado Vulpini, de los cánidos suramericanos, del clado Canini y del grupo conformado por los géneros *Lycaon*, *Cuon* y *Speothos*.

El nodo 4 es el ancestro de las especies *Otocyon megalotis* (Ome) de hábitos insectívoros y *Urocyon cinereoargenteus* (Uci) considerado omnívoro, mientras que el nodo 13 es el ancestro de los cánidos suramericanos y del que se derivan los nodos 14 al 18 quienes son los ancestros de las especies *Chrysocyon brachyurus* (Cbr), *Atelocynus microtis* (Ami),

Cerdocyon thous (Cth), *Pseudalopex sechurae* (Pse), *Pseudalopex vetulus* (Pve), y por último el nodo 22 quien es el ancestro del clado Canini y de quien se deriva el taxón *Canis adustus* (Cad) igualmente omnívoro. Lo anterior sugiere que el ancestro común de la subfamilia Caninae y los demás nodos referenciados en este grupo presentaron dietas generalistas omnívoras lo que nos daría soporte para establecer que este ancestro presentó hábitos omnívoros, a expensas de que algunos rasgos presentaran similitud con los ancestros de dietas carnívoras.

En la región de color amarillo (hábitos carnívoros), se encuentran a los nodos 9 al 12 quienes son los ancestros de las especies holárticas del clado Vulpini como *Vulpes Vulpes* (Vvu), *Vulpes lagopus* (Vla), *Vulpes macrotis* (Vma), *Vulpes ferrilata* (Vfe) y *Vulpes velox* (Vve) especies de hábitos carnívoros, además de las anteriores observamos los nodos 27 al 29 quienes son los ancestros *Canis simensis* (Csi), *Canis aureus* (Cau), *Canis latrans* (Cla) y *Canis lupus* (Clu) de hábitos carnívoros e hipercarnívoros. Estos resultados representan una estimación estructural que permite asociar los nodos involucrados a un morfotipo. En este caso se da lugar a una hipótesis de las posibles preferencias alimentarias de los anteriores ancestros hipotéticos a dietas carnívoras.

Dentro de las dos regiones anteriores del morfoespacio, hábitos omnívoros y carnívoros junto con la región azul de hábitos insectívoros encontramos una pequeña área de intersección entre estas tres regiones que involucran a los nodos 7 y 8, quienes representan los ancestros para los cánidos del clado Vulpini afrotropicales e indomalayas *Vulpes chama* (Vch), *Vulpes pallida* (Vpa), *Vulpes rueppelli* (Vru), *Vulpes zerda* (Vze), quienes poseen hábitos omnívoros e insectívoros, lo que nos llevaría a suponer que estos ancestros presentaron hábitos generalistas omnívoros y especialistas insectívoros. La relación de los ancestros con los clados de dietas carnívoras este dada más por la cercana relación filogenética del clado Vulpini que por la relación con respecto a la configuración palatal.

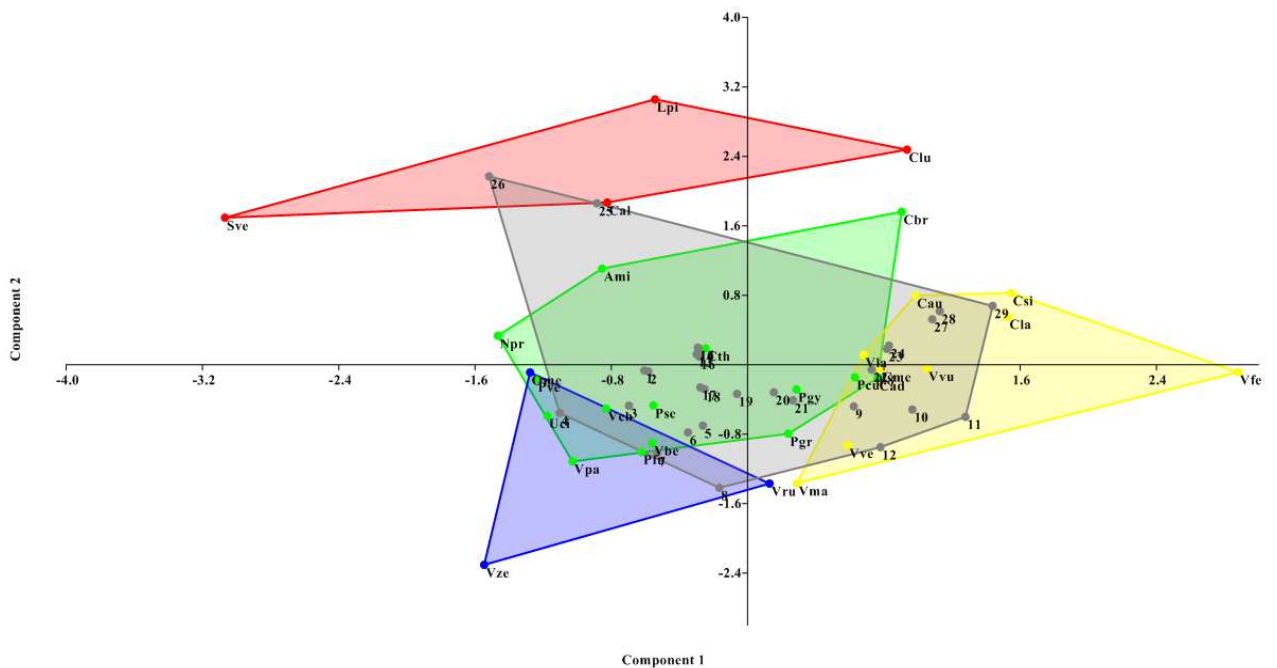
Similar a lo presentado entre los hábitos omnívoros, carnívoros e insectívoros, se visualiza una intersección entre los hábitos insectívoros y omnívoros, en donde se ubican los nodos 5 y 6 quienes son los ancestros de los cánidos del clado Vulpini afrotropicales e indomalayos así como del taxón *Vulpes bengalensis* (Vbe) de dietas omnívoras, además lo nodos 19 al 21 quienes son los ancestros de los cánidos suramericanos *Pseudalopex fulvipes* (Pfu), *Pseudalopex gymnocercus* (Pgy), *Pseudalopex culpaeus* (Pcu), *Pseudalopex griseus* (Pgr) y quienes presentan hábitos generalistas omnívoros, lo que podría suponer que estos nodos ancestrales pudieron presentar hábitos omnívoros y la relación con los cánidos de dietas insectívoras podría estar ligada a la conformación del palatal.

Los nodos 23 y 24 no se encuentran ubicados dentro de ningún morfoespacio de las especies actuales (omnívoras, carnívoras e insectívoras), pero se encuentra cercanamente relacionado con las regiones de cánidos omnívoros y carnívoros. El nodo 23 se observa

como el ancestro de la especie *Canis mesomelas* (Cme) de hábitos carnívoros, y del nodo 24 que a su vez es el ancestro del clado conformado por las especies *Lycaon pictus* (Lpi), *Cuon alpinus* (Cal) y *Speothos venaticus* (Sve) con dietas hipercarnívoras, y de los nodos 27 y 28 que representan a los ancestros de un pequeño grupo de especies del clado Canini con hábitos carnívoros e hipercarnívoros, posiblemente estos nodos pudieron presentar dietas generalistas que involucraran caracteres de dietas omnívoros como carnívoros, por ende esta vista no permite establecer puntualmente un tipo de hábito alimentario.

Como el caso más evidente dentro del análisis de la vista del palatal encontramos al grupo formado por las especies de hábitos hipercarnívoros quienes se establecen hacia los cuadrantes inferiores y muy bien separados de los otros gremios alimentarios de las especies de cánidos actuales, en este grupo encontramos a los nodos 25 y 26, quienes se establecen como ancestros de los taxones hipercarnívoros *Lycaon pictus* (Lpi), *Cuon alpinus* (Cal) y *Speothos venaticus* (Sve), lo que sugiere que estos ancestros presentaron dietas hipercarnívoras y adaptaciones en el paladar que le permitieron direccionar sus hábitos hacia dietas más especialistas.

Figura 12. Análisis de componentes principales para la vista Lateral Total (14 landmarks) a partir de la matriz de pesos de los nodos reconstruidos o HTUs y de las especies actuales, en donde los números representan los nodos reconstruidos de la filogenia y las abreviaciones indican las especies actuales. Las especies omnívoros de cánidos se observan en color verde, las insectívoras en color azul, las carnívoras en color amarillo y las hipercarnívoras en color rojo, mientras que en gris se establecen los nodos reconstruidos.



En el análisis de componentes principales para la vista Lateral Total (Figura 12), se presenta un sobreposición en el morfoespacio de las especies con hábitos omnívoros-carnívoros y omnívoros-insectívoros en los cuadrantes inferior derecho e izquierdo respectivamente, mientras que se observa una clara separación en las especies hipercarnívoras hacia la región superior de los cuadrantes.

Dentro de la región de color verde (hábitos omnívoros) se encuentra un grupo de nodos que incluyen el ancestro común de la subfamilia Caninae (nodo 1), del cual deriva el linaje *Nyctereutes procyonoides* (Npr) con hábitos omnívoros, en este grupo también se encuentra los nodos 2 y 3 que son los ancestros de los nodos 5 a 6 y 13 a 21, que se ubican junto con los nodos anteriores en esta región y quienes se establecen como ancestros del clado Vulpini, de los cánidos suramericanos, del clado Canini y del grupo conformado por los géneros *Lycaon*, *Cuon* y *Speothos*. El nodo 5 se establece como ancestro del clado de los zorros rojos (Vulpini) que está integrado por especies de cánidos con hábitos alimentarios generalistas (omnívoros y carnívoros) e insectívoros, mientras que el nodo 6 se establece como ancestro del linaje *Vulpes bengalensis* (Vbe) y de los demás nodos ancestrales de las especies restantes de zorros afrotropicales e indomalayos. Siguiendo con este grupo el nodo 13 es el ancestro de los cánidos suramericanos y del que se derivan los nodos 14 al 21 quienes son los ancestros de las especies *Chrysocyon brachyurus* (Cbr), *Atelocynus microtis* (Ami), *Cerdocyon thous* (Cth), *Pseudalopex sechurae* (Pse), *Pseudalopex vetulus* (Pve), *Pseudalopex fulvipes* (Pfu), *Pseudalopex gymnocercus* (Pgy), *Pseudalopex culpaeus* (Pcu) y *Pseudalopex griseus* (Pgr) todos de hábitos omnívoros. Los anteriores resultados permiten sugerir que el ancestro común de la subfamilia Caninae y los demás nodos referenciados en este grupo presentaron dietas generalistas omnívoras.

Para la región de color amarillo (hábitos carnívoros), se encuentran a los nodos 9 al 12 quienes representan los ancestros de los taxones holárticos del clado Vulpini como *Vulpes vulpes* (Vvu), *Vulpes lagopus* (Vla), *Vulpes macrotis* (Vma), *Vulpes ferrilata* (Vfe) y *Vulpes velox* (Vve), especies de hábitos generalistas carnívoros, también encontramos los nodos 23 y 24 y 27 al 29. El nodo 23 se observa como el ancestro del taxón Cme de hábitos carnívoros, y del nodo 24 quien a su vez es el ancestro del clado conformado por las especies *Lycaon pictus* (Lpi), *Cuon alpinus* (Cal) y *Speothos venaticus* (Sve) con dietas hipercarnívoras, mientras que los nodos 27 al 29 que representan a los ancestros de un pequeño grupo de especies del clado Canini con hábitos carnívoros e hipercarnívoros como son *Canis simensis* (Csi), *Canis aureus* (Cau), *Canis latrans* (Cla) y *Canis lupus* (Clu). Estos resultados conducen a proponer que los nodos ancestrales involucrados dentro de esta agrupación presentaron dietas generalistas carnívoras. Para la región de color azul (hábitos insectívoros), se ubica el nodo 8 que representa el ancestro para las especies insectívoras del clado Vulpini *Vulpes rueppelli* (Vru) y *Vulpes zerda* (Vze), lo que nos conduce a suponer que estos ancestros presentaron hábitos especializados hacia la insectivoría.

Entre las regiones del morfoespacio de hábitos omnívoros y carnívoros se presenta una pequeña intersección en donde encontramos al nodo 22 quien es el ancestro del clado Canini y de quien se deriva el taxón *Canis adustus* (Cad) considerado omnívoro, aunque los resultados de las anteriores vistas lo han situado como un ancestro de hábitos omnívoros, para esta vista observamos un acercamiento hacia una dieta carnívora, pero en el morfoespacio se localiza muy cercanamente a las especies *Canis mesomelas* (Cme) y *Pseudalopex culpaeus* (Pcu) lo que nos llevaría a suponer que los hábitos de este ancestro confirmarían los resultados anteriores de dietas omnívoras, pero no se puede descartar que la cercanía a las dietas carnívoras podría darse por la influencia del legado filogenético ya que este nodo se encuentra ubicado en inmediaciones de los ancestros reconstruidos 23, 24, 27 y 28 quienes hacen parte de los ancestros del clado Canini.

Similar a lo observado entre los hábitos omnívoros y carnívoros se visualiza una intersección entre los hábitos insectívoros y omnívoros, en donde el nodo 4 se presenta como el ancestro de las especies Ome de hábitos insectívoros y *Urocyon cinereoargenteus* (Uci) considerado omnívoro, mientras que el nodo 7 representa el ancestro de la mayoría de los cánidos del clado Vulpini afrotropicales e indomalayas *Vulpes chama* (Vch), *Vulpes pallida* (Vpa), *Vulpes rueppelli* (Vru), *Vulpes zerda* (Vze), quienes poseen hábitos omnívoros e insectívoros, posiblemente estos nodos pudieron presentar dietas generalistas o en algunos casos especialistas hacia la insectivoría por ende esta vista no permite puntualizar sobre un hábito alimentario en específico, pero con base en los anteriores resultados de las vistas del dentario y palatal se puede suponer que pudieron presentar dietas de tipo más generalista omnívora.

En el grupo formado por las especies de hábitos hipercarnívoros y quienes están ubicadas sobre los cuadrantes superiores, se encuentran los nodos 25 y 26 establecidos como ancestros de los taxones hipercarnívoros *Lycaon pictus* (Lpi), *Cuon alpinus* (Cal), *Speothos venaticus* (Sve), lo que nos llevaría a suponer que estos ancestros presentaron dietas hipercarnívoras y adaptaciones en la región lateral total que le permitieron a direccionar sus hábitos hacia dietas más especialistas.

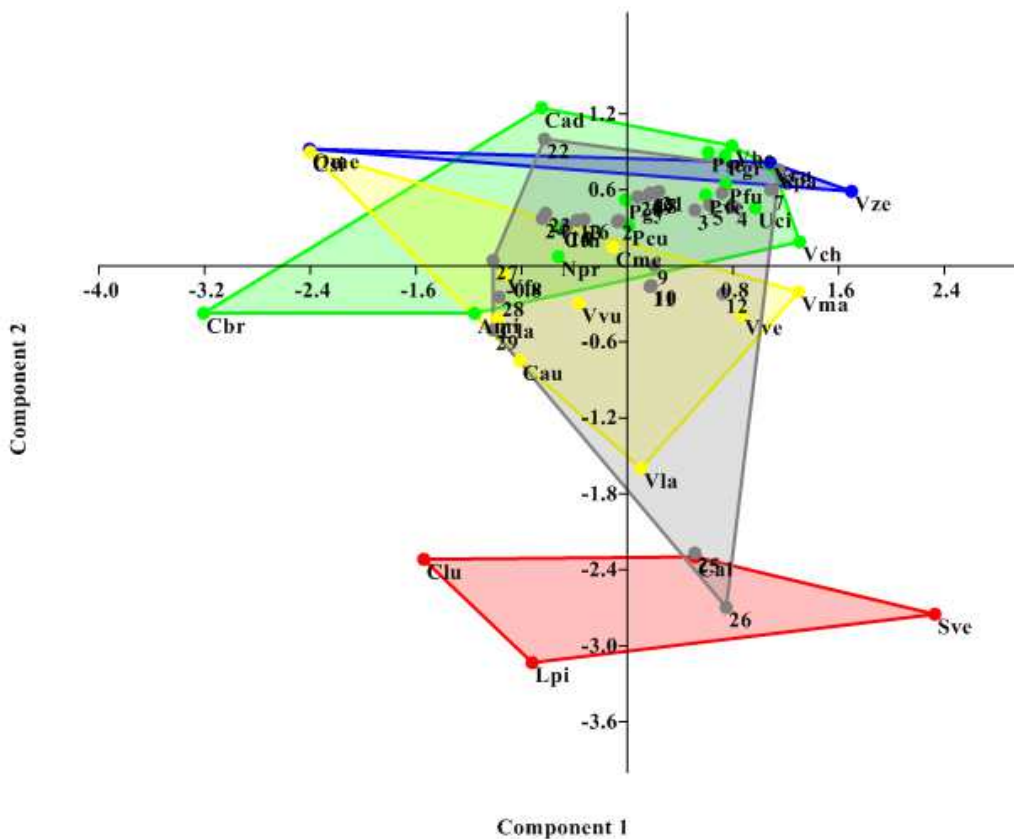
chama (Vch), *Vulpes pallida* (Vpa), *Vulpes rueppelli* (Vru), *Vulpes zerda* (Vze), quienes poseen hábitos omnívoros e insectívoros, posteriormente el nodo 13 es el ancestro de los cánidos suramericanos y del que se derivan los nodos 14 al 16 quienes son los ancestros de las especies *Chrysocyon brachyurus* (Cbr), *Atelocynus microtis* (Ami) y *Cerdocyon thous* (Cth), todas de hábitos omnívoros. Los anteriores resultados permiten proponer una hipótesis de las posibles preferencias alimentarias del ancestro común de la subfamilia Caninae y los demás nodos referenciados en este grupo hacia dietas generalistas omnívoras.

Para la región de color amarillo (hábitos carnívoros), se encuentran los nodos del 27 al 29 que representan a los ancestros de un pequeño grupo de especies del clado Canini con hábitos carnívoros e hipercarnívoros como son *Canis simensis* (Csi), *Canis aureus* (Cau), *Canis latrans* (Cla) y *Canis lupus* (Clu), estos resultados nos llevan a proponer la hipótesis de que los nodos ancestrales involucrados dentro de esta agrupación tuvieron posibles preferencias alimentarias generalistas carnívoras. Para la región de color azul (hábitos insectívoros), se ubica el nodo 8 que representa el ancestro para las especies insectívoras *Vulpes rueppelli* (Vru) y *Vulpes zerda* (Vze), lo que nos llevaría hipotetizar que los anteriores ancestros presentaron posibles preferencias alimentarias hacia la insectivoría.

Entre las regiones del morfoespacio de hábitos omnívoros y carnívoros se presenta una intersección en donde encontramos a los nodos 9 a 12 y 17 a 24. Los nodos 9 al 12 quienes son los ancestros de los taxones holárticos del clado Vulpini como *Vulpes Vulpes* (Vvu), *Vulpes lagopus* (Vla), *Vulpes macrotis* (Vma), *Vulpes ferrilata* (Vfe) y *Vulpes velox* (Vve) presentan hábitos generalistas carnívoros. Los nodos del 17 al 21 quienes son los ancestros de las especies de cánidos suramericanos *Pseudalopex sechurae* (Pse), *Pseudalopex vetulus* (Pve), *Pseudalopex fulvipes* (Pfu), *Pseudalopex gymnocercus* (Pgy), *Pseudalopex culpaeus* (Pcu) y *Pseudalopex griseus* (Pgr), y que junto con el nodo 22, quien es el ancestro del clado Canini y de quien se deriva el taxón *Canis adustus* (Cad) muestran hábitos alimentarios hacia la omnivoría. Mientras que los nodos 23 y 24 hacen parte de los ancestros del clado Canini, en donde el nodo 23 se observa como el ancestro del taxón Cme de hábitos carnívoros y del nodo 24, quien a su vez es el ancestro del clado conformado por las especies *Lycaon pictus* (Lpi), *Cuon alpinus* (Cal) y *Speothos venaticus* (Sve) con dietas hipercarnívoras y de los nodos del 27 al 29. Para establecer qué tipo de hábitos alimentarios presento este grupo de nodos, debemos tener en cuenta los resultados de las anteriores vistas, que nos podrán aproximar a las dietas de estos nodos, ya que para esta vista se encuentran sobrepuestos en el morfoespacio de los dos tipos de dietas. En las vistas anteriores (dentario, palatal y lateral total) muestran a los nodos 9 a 12 y 23 a 24, agrupados como ancestros con preferencias hacia hábitos carnívoros y los nodos 17 al 21 se han ubicado con hábitos omnívoros, de acuerdo con esto, podríamos hipotetizar que los cánidos suramericanos y el nodo 22 presentaron preferencias por dietas omnívoras mientras que los cánidos del clado Canini mostraron hábitos carnívoros.

Hay sobreposición entre los morfoespacios de los hábitos omnívoros e insectívoros, en donde encontramos al nodo 4 que es el ancestro de las especies *Otocyon megalotis* (Ome) de hábitos insectívoros y *Urocyon cinereoargenteus* (Uci) considerado omnívoro, pero si se observan las anteriores vistas y sus resultados, se podría hipotetizar que este ancestro presentó preferencia de una dieta omnívora. Como se observa para el grupo formado por la especies de hábitos hipercarnívoros quienes se establecen hacia los cuadrantes inferiores y muy bien separados de los otros gremios alimentarios, en este grupo encontramos a los nodos 25 y 26, quienes se establecen como ancestros de los taxones hipercarnívoros *Lycaon pictus* (Lpi), *Cuon alpinus* (Cal) y *Speothos venaticus* (Sve), lo que sugiere que estos ancestros presentaron dietas hipercarnívoras y adaptaciones vista Lateral Generalizada que le permitieron direccionar sus hábitos hacia dietas más especialistas.

Figura 14. Análisis de componentes principales para la vista Lateral parcial 1 (región del Maxilar y premaxilar, 6 landmarks) a partir de la matriz de pesos de los nodos reconstruidos o HTUs y de las especies actuales, en donde los números representan los nodos reconstruidos de la filogenia y las abreviaciones indican las especies actuales. Las especies omnívoras de cánidos se observan en color verde, las insectívoras en color azul, las carnívoras en color amarillo y las hipercarnívoras en color rojo, mientras que en gris se establecen los nodos reconstruidos.



En el análisis de componentes principales para la vista Lateral parcial 1 (Figura 14), se presenta una superposición en el morfoespacio de las especies con hábitos omnívoros-carnívoros y omnívoros-insectívoros hacia el centro de los cuadrantes, mientras que se observa una clara separación en las especies hipercarnívoras hacia la región inferior de los cuadrantes.

Dentro de la región de color verde se encuentra un grupo de nodos que incluyen el ancestro común de la subfamilia Caninae (nodo 1), y del cual deriva el linaje *Nyctereutes procyonoides* (Npr) con hábitos omnívoros. En este grupo también encontramos al nodo 2 y 3 que son los ancestros de los nodos 4 a 7 y 13 a 22 que se ubican junto con los nodos anteriores en esta región, y quienes se establecen como ancestros del clado Vulpini, de los cánidos suramericanos, del clado Canini y del grupo conformado por los géneros *Lyaon*, *Cuon* y *Speothos*. El nodo 4 es el ancestro de las especies *Otocyon megalotis* (Ome) de hábitos insectívoros y *Urocyon cinereoargenteus* (Uci) considerado omnívoro, mientras que los nodos 5 al 7 representan los ancestros de los cánidos del clado Vulpini afrotropicales e indomalayas *Vulpes bengalensis* (Vbe), *Vulpes chama* (Vch), *Vulpes pallida* (Vpa), *Vulpes rueppelli* (Vru), *Vulpes zerda* (Vze), quienes poseen hábitos omnívoros e insectívoros.

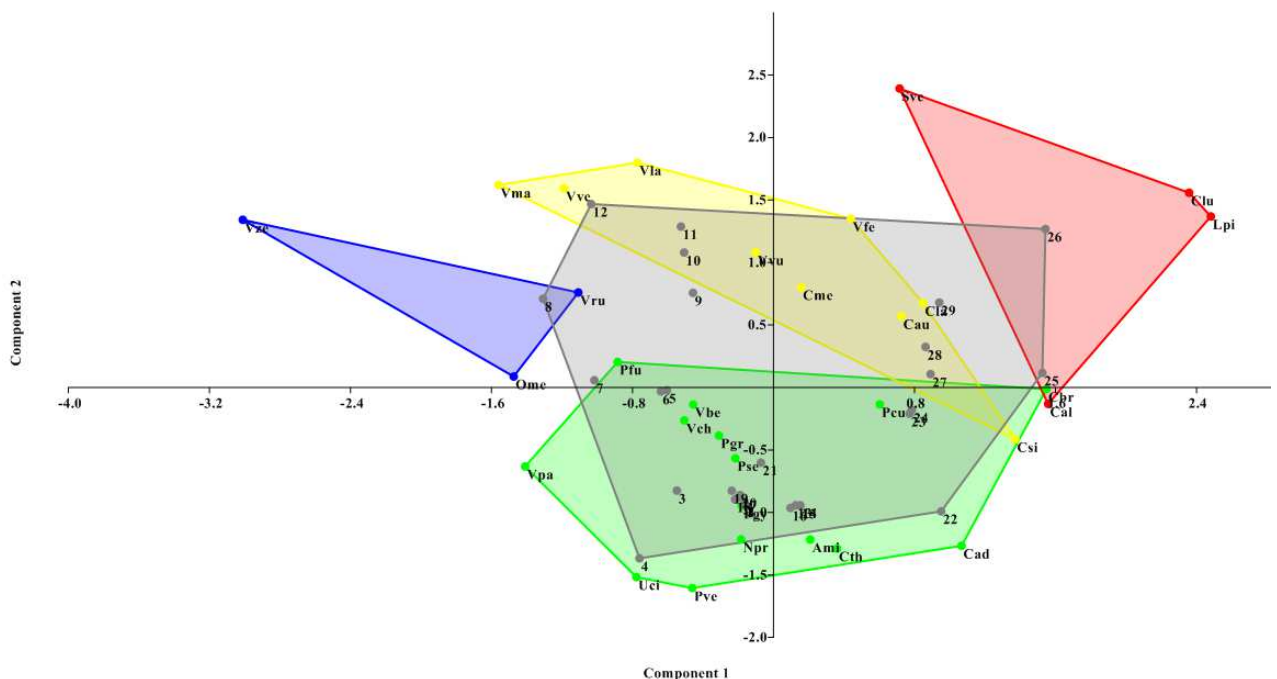
Siguiendo con este grupo el nodo 13 es el ancestro de los cánidos suramericanos, y del que se derivan los nodos 14 al 21 quienes son los ancestros de las especies *Chrysocyon brachyurus* (Cbr), *Atelocynus microtis* (Ami), *Cerdocyon thous* (Cth), *Pseudalopex sechurae* (Pse), *Pseudalopex vetulus* (Pve), *Pseudalopex fulvipes* (Pfu), *Pseudalopex gymnocercus* (Pgy), *Pseudalopex culpaeus* (Pcu) y *Pseudalopex griseus* (Pgr), todas de hábitos omnívoros. Finalmente el nodo 22 quien es el ancestro del clado Canini y de quien se deriva el taxón *Canis adustus* (Cad) que presenta dieta omnívora. Lo anterior sugiere que el ancestro común de la subfamilia Caninae y los demás nodos referenciados en este grupo presentaron dietas generalistas omnívoras.

Para la región de color amarillo (hábitos carnívoros), se encuentran los nodos del 9 al 12 y 29. Los nodos 9 al 12 quienes son los ancestros de los taxones holárticos del clado Vulpini como *Vulpes Vulpes* (Vvu), *Vulpes lagopus* (Vla), *Vulpes macrotis* (Vma), *Vulpes ferrilata* (Vfe) y *Vulpes velox* (Vve) presentan hábitos generalistas carnívoros, mientras que el nodo 29 es el ancestro de los taxones *Canis latrans* (Cla) y *Canis lupus* (Clu) de hábitos carnívoros e hipercarnívoros respectivamente. Podríamos suponer que los hábitos alimentarios que presentaron estos ancestros debieron ser carnívoros. Para la región de color azul (hábitos insectívoros), se ubica el nodo 8 que representa el ancestro para las especies insectívoras del clado Vulpini *Vulpes rueppelli* (Vru) y *Vulpes zerda* (Vze), lo que nos llevaría a sustentar que estos ancestros presentaron hábitos especializados hacia la insectivoría.

En los morfoespacios de los hábitos omnívoros y carnívoros se presenta una sobreposición de estas regiones en donde encontramos a los 23 y 24, quienes son ancestros de los taxones *Lycaon pictus* (Lpi), *Cuon alpinus* (Cal) y *Speothos venaticus* (Sve) (pertenecientes a los nodos 25 y 26) que junto con los nodos 27 y 28 son ancestros de los taxones *Canis simensis* (Csi) y *Canis aureus* (Cau) respectivamente, así como del nodo 29. Siguiendo los resultados de los anteriores análisis quienes establecen que estos nodos presentaron hábitos carnívoros y observando que en el presente análisis también ocupan el morfoespacio de los cánidos carnívoros, podríamos sugerir que estos nodos ancestrales tuvieron dietas carnívoras.

Finalmente para el grupo formado por las especies de hábitos hipercarnívoros quienes se establecen hacia los cuadrantes inferiores, y muy bien separadas de los otros gremios alimentarios, se encuentran a los nodos 25 y 26, los cuales se establecen como ancestros de los taxones hipercarnívoros *Lycaon pictus* (Lpi), *Cuon alpinus* (Cal) y *Speothos venaticus* (Sve), lo que sugiere que estos ancestros presentaron dietas hipercarnívoras y adaptaciones en la mandíbula que le permitieron direccionar sus hábitos hacia dietas más especialistas.

Figura 15. Análisis de componentes principales para la vista Lateral parcial 2 (región del arco zigomático, 6 landmarks) a partir de la matriz de pesos de los nodos reconstruidos o HTUs y de las especies actuales, en donde los números representan los nodos reconstruidos de la filogenia y las abreviaciones indican las especies actuales. Las especies omnívoras de cánidos se observan en color verde, las insectívoras en color azul, las carnívoras en color amarillo y las hipercarnívoras en color rojo, mientras que en gris se establecen los nodos reconstruidos.



En el análisis de componentes principales para esta vista se presenta una clara diferenciación de los cuatro grupos de dietas que presentan los cánidos actuales. Dentro de la región de especies con hábitos omnívoros (color verde) se encuentra un grupo de nodos que incluyen nodos 1 a 7 y 13 a 24 que representan los ancestros del clado Vulpini, de los cánidos suramericanos y el clado de los lobos. A excepción de los nodos 23 y 24, los descendientes de estos nodos poseen hábitos omnívoros en su gran mayoría, con algunas pocas especies de hábitos insectívoros. De los nodos 23 y 24 derivan especies carnívoros e hipercarnívoros. Podemos suponer que todos los nodos reconstruidos que hacen parte de esta agrupación presentan hábitos generalistas.

Como se ha venido observando en la mayoría de los anteriores análisis el nodo 8 se agrupa con las especies de hábitos insectívoros (región de color azul). Este nodo representa el ancestro para las especies insectívoras *Vulpes rueppelli* (Vru) y *Vulpes zerda* (Vze), lo que indica que la insectivoría debió evolucionar en el linaje que conduce a este nodo.

Los nodos del 9 al 12 y 27 a 29 se agrupan con especies actuales de hábitos carnívoros (región de color amarillo). Los nodos 9 al 12 son los ancestros de los taxones holárticos del clado Vulpini que presentan hábitos carnívoros. Los nodos 27 a 29 se establecen como ancestros de un grupo de especies del género *Canis* con dietas carnívoras e hipercarnívoras. Estos resultados nos llevan a proponer que los nodos ancestrales involucrados dentro de esta agrupación presentaron dietas carnívoras.

Finalmente, el caso de mayor claridad acerca de los nodos ancestrales reconstruidos es el grupo formado por especies de cánidos actuales con hábitos hipercarnívoros (región de color rojo) que se establecen en todos los análisis bien separados de los demás hábitos alimentarios y en donde encontramos a los nodos 25 y 26. Estos representan los ancestros de los taxones hipercarnívoros *Lycaon pictus* (Lpi), *Cuon alpinus* (Cal) y *Speothos venaticus* (Sve), lo que permite hipotetizar que estos ancestros presentaron características en el arco zigomático que permitieron el desarrollo de dietas especializadas hipercarnívoras.

Las figuras 10 a 15 muestran la distribución de los nodos reconstruidos en relación con las especies de cánidos actuales, a lo largo de los ejes de los dos primeros componentes principales resultantes de la matriz de pesos de los HTUs. Un resultado recurrente se ha observado hasta este momento y es que en todas las seis regiones craneales analizadas, el ancestro común de los cánidos de la familia Caninae se establece como un grupo con hábitos omnívoros, de igual manera ocurre en el ancestro del clado Vulpini y del ancestro de los cánidos suramericanos y el clado de los lobos.

5.1.2.2. Análisis de Agrupamiento:

El análisis de agrupamiento permitió tener una referencia adicional acerca de la asignación a un gremio alimentario de cada una de las conformaciones ancestrales reconstruidas para los nodos en la filogenia de la subfamilia Caninae. Los resultados del análisis de agrupamiento (figuras 16 a 21) son consistentes con las afinidades alimenticias propuestas por el análisis de componentes principales.

Figura 16. Análisis de agrupamiento para la vista dentario, realizado con Neighbour Joining y utilizando como criterio de agrupamiento distancias Euclidianas, a partir de las deformaciones relativas de los nodos reconstruidos o HTUs y de las especies actuales, en donde los números representan los nodos reconstruidos en la filogenia y las abreviaciones indican las especies actuales. Las especies omnívoras de cánidos se observan en color verde, las insectívoras en color azul, las carnívoras en color amarillo y las hipercarnívoras en color rojo, mientras que en gris se establecen los nodos reconstruidos.

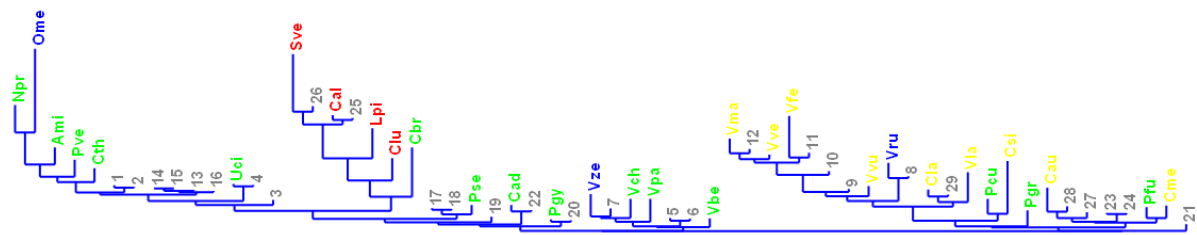


Figura 17. Análisis de agrupamiento para la vista palatal realizada con Neighbour Joining y utilizando como criterio de agrupamiento distancias Euclidianas, a partir de las deformaciones relativas de los nodos reconstruidos o HTUs y de las especies actuales, en donde los números representan los nodos reconstruidos en la filogenia y las abreviaciones indican las especies actuales. Las especies omnívoras de cánidos se observan en color verde, las insectívoras en color azul, las carnívoras en color amarillo y las hipercarnívoras en color rojo, mientras que en gris se establecen los nodos reconstruidos.

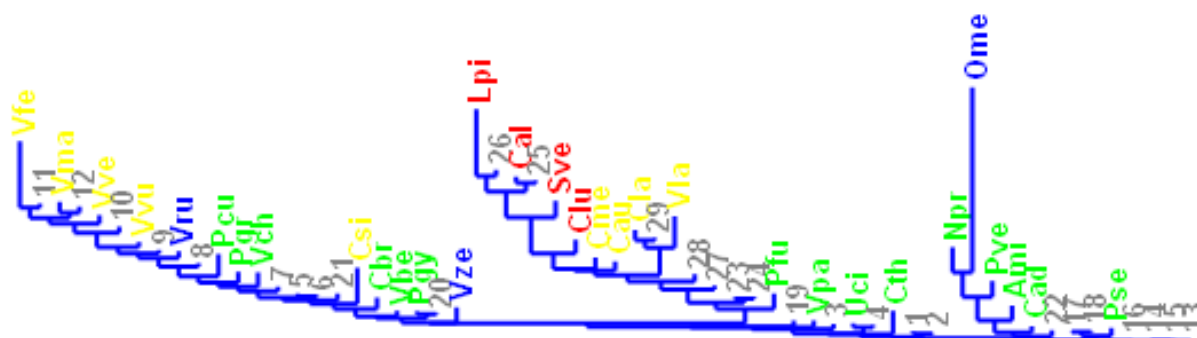


Figura 18. Análisis de agrupamiento para la vista lateral total realizado con neighbour Joining y utilizando como criterio de agrupamiento distancias Euclidianas, a partir de las deformaciones relativas de los nodos reconstruidos o HTUs y de las especies actuales, en donde los números representan los nodos reconstruidos en la filogenia y las abreviaciones indican las especies actuales. Las especies omnívoras de cánidos se observan en color verde, las insectívoras en color azul, las carnívoras en color amarillo y las hipercarnívoras en color rojo, mientras que en gris se establecen los nodos reconstruidos.

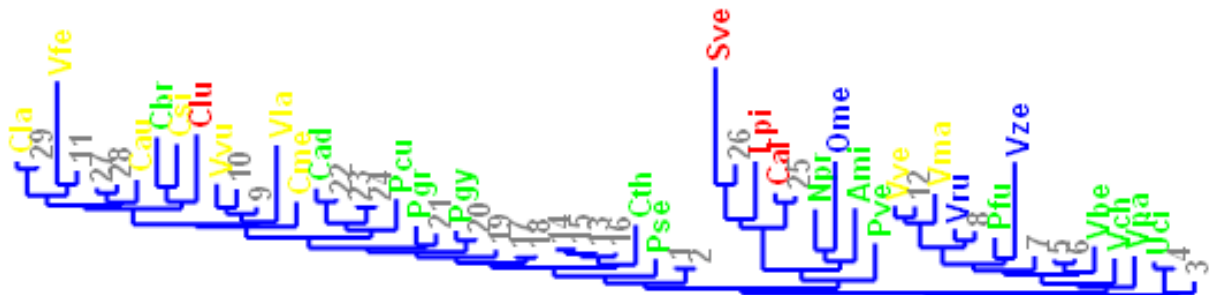


Figura 19. Análisis de agrupamiento para la vista lateral generalizada con neighbour Joining y utilizando como criterio de agrupamiento distancias Euclidianas, a partir de las deformaciones relativas de los nodos reconstruidos o HTUs y de las especies actuales, en donde los números representan los nodos reconstruidos en la filogenia y las abreviaciones indican las especies actuales. Las especies omnívoras de cánidos se observan en color verde, las insectívoras en color azul, las carnívoras en color amarillo y las hipercarnívoras en color rojo, mientras que en gris se establecen los nodos reconstruidos.

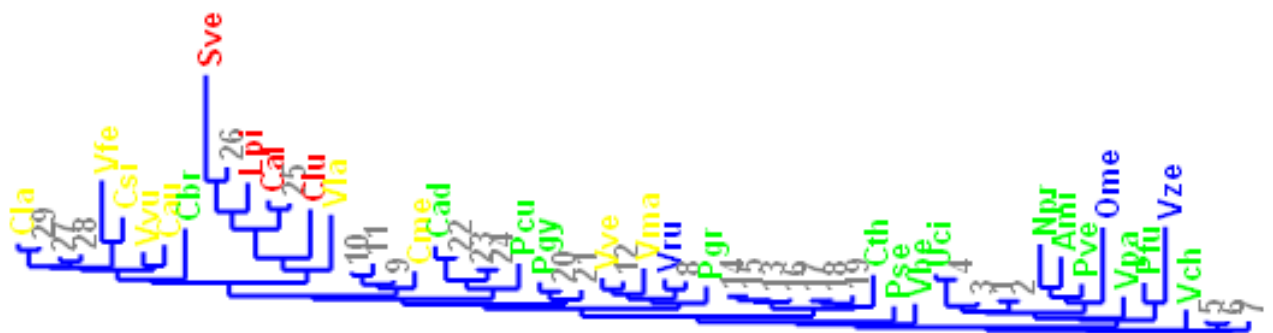


Figura 20. Análisis de agrupamiento para la vista lateral parcial 1 con neighbour Joining y utilizando como criterio de agrupamiento distancias Euclidianas, a partir de las deformaciones relativas de los nodos reconstruidos o HTUs y de las especies actuales, en donde los números representan los nodos reconstruidos en la filogenia y las abreviaciones indican las especies actuales. Las especies omnívoras de cánidos se observan en color verde, las insectívoras en color azul, las carnívoras en color amarillo y las hipercarnívoras en color rojo, mientras que en gris se establecen los nodos reconstruidos.

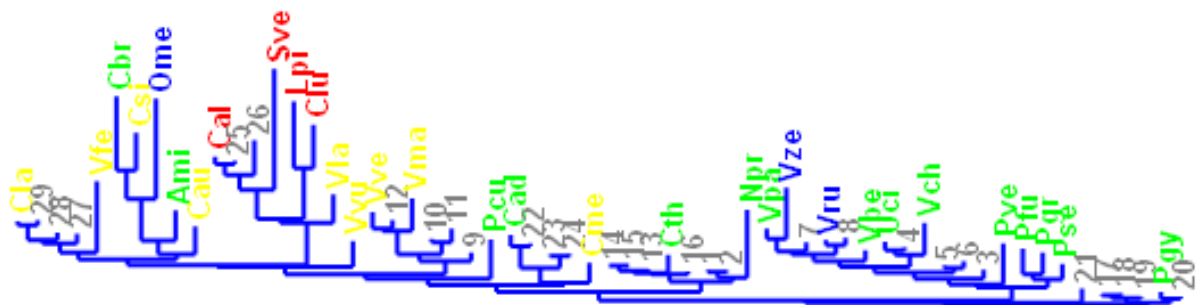
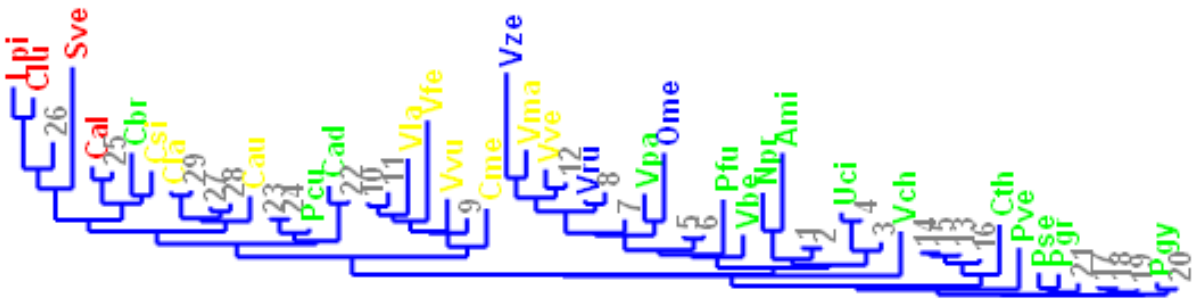


Figura 21. Análisis de agrupamiento para la vista lateral parcial 2 con neighbour Joining y utilizando como criterio de agrupamiento distancias Euclidianas, a partir de las deformaciones relativas de los nodos reconstruidos o HTUs y de las especies actuales, en donde los números representan los nodos reconstruidos en la filogenia y las abreviaciones indican las especies actuales. Las especies omnívoras de cánidos se observan en color verde, las insectívoras en color azul, las carnívoras en color amarillo y las hipercarnívoras en color rojo, mientras que en gris se establecen los nodos reconstruidos.



Las relaciones establecidas entre las conformaciones de las especies actuales y de los nodos reconstruidos muestran a taxones actuales de hábitos omnívoros, carnívoros e hipercarnívoros formar grupos discretos en los que además se incluyen los nodos reconstruidos que, según los análisis de componentes principales, muestran conformaciones que reflejan conformaciones craneales asociadas hábitos alimentarios similares.

Las especies insectívoras no tienden a conformar una agrupación particular. Sin embargo el nodo 8, que representa al ancestro de *Vulpes rueppelli* (Vru) y *Vulpes zerda* (Vze) siempre forma una pareja con la especie Vru. Llama la atención que *Otocyon megalotis* (Ome), una especie insectívora, siempre se agrupa con especies de hábitos omnívoros, pero nunca cerca de las demás especies de su mismo gremio alimentario. Esto permite plantear la hipótesis de que la evolución de adaptaciones para la insectivoría en esta especie es posiblemente independiente.

5.1.2.3. Análisis Discriminante

El análisis clasificatorio tuvo como objetivo explorar con mayor detalle la conformación estimada para los nodos ancestrales en la filogenia de la subfamilia Caninae y obtener información adicional respecto de la asignación de gremio alimentario sugerida por los análisis previos de componentes principales y de agrupamiento. Los resultados de las pruebas de clasificación (Tabla 8) son consistentes y dan mayor soporte a las afinidades de gremio alimentario sugeridas en los análisis de componentes principales.

Los resultados del proceso clasificatorio confirman la correspondencia de la conformación de los ancestros hipotéticos según el gremio alimentario que fueron sugeridas en los análisis exploratorios previos (ACP y agrupación). Como se puede observar el ancestro común de la subfamilia Caninae (nodo 1), así como el ancestro de los Vulpini y de los zorros indomalayos (nodos 2 al 8), que incluyen especies omnívoras e insectívoras, fueron asignados al gremio omnívoro. Los ancestros de las especies de *Vulpes* holárticas que presentan hábitos alimentarios carnívoros, fueron asignado a este mismo gremio alimentario. Esto indica que la carnivoría en los Vulpini evoluciono en el linaje que se extiende entre el ancestro 5 y 9. De lo anterior también se puede decir que la mayoría de los *Vulpes* indomalayos retienen una conformación ancestral asociada con la omnivoría y que la insectivoría es una condición derivada que evoluciono de manera paralela en las especies *Vulpes rueppelli* y *Vulpes zerda* que derivan de un ancestro omnívoro. Ahora se observa que al nodo 9 ancestro de los Vulpini carnívoros y los nodos que se desprenden de este, se les ha asignado al gremio con características carnívoras

El nodo 13, es el ancestro del que divergen los cánidos suramericanos, junto con todos los ancestros en el clado de los cánidos suramericanos (nodos 14 al 21), que fueron asignados al gremio alimentario de omnivoría. De manera similar, el ancestro del clado de los lobos (nodo 22) es clasificado como omnívoro. El ancestro del clado que contiene a los lobos carnívoros e hipercarnívoros (nodo 23) es agrupado con igual probabilidad a los gremios omnívoro y carnívoro. Este es el único resultado de clasificación ambiguo; sin embargo, los resultados del análisis exploratorio ubican a este ancestro dentro del espacio de conformación de especies con características carnívoras, lo que conduce a proponer la

hipótesis que la posible preferencia alimentaria del anterior ancestro hipotéticos debiese ser dietas carnívoras.

Tabla 8. Clasificación de nodos reconstruidos (HTUs) de acuerdo al gremio alimentario (Omnívoro, Insectívoro, Carnívoro o Hiper carnívoro), mediante tres aproximaciones: distancias de Procrustes, KNN y distancias de Mahalanobis, en amarillo se muestra a que gremio alimentario se asigno cada nodo reconstruido. Se muestra el porcentaje promedio de asignación al gremio alimentario de las 18 asignaciones calculadas para cada HTU (seis regiones craneales y 3 métodos de estimación).

HTUs	Porcentajes de Clasificación Global				Gremio asignado
	Omnívoro	Insectívoro	Carnívoro	Hiper carnívoro	
1	77.7	5.55	11.1	5.55	Omnívoro
2	77.7	5.55	11.1	5.55	Omnívoro
3	83.25	0	16.65	0	Omnívoro
4	72.15	11.1	5.55	11.1	Omnívoro
5	77.7	0	22.2	0	Omnívoro
6	77.7	0	22.2	0	Omnívoro
7	77.7	0	11.1	11.1	Omnívoro
8	49.95	33.3	5.55	11.1	Omnívoro
9	16.65	11.1	55.5	16.65	Carnívoro
10	0	22.2	55.5	22.2	Carnívoro
11	0	22.2	61.05	16.65	Carnívoro
12	0	16.65	61.05	22.2	Carnívoro
13	72.15	5.55	11.1	11.1	Omnívoro
14	72.15	5.55	11.1	11.1	Omnívoro
15	72.15	5.55	11.1	11.1	Omnívoro
16	72.15	5.55	11.1	11.1	Omnívoro
17	83.25	11.1	5.55	0	Omnívoro
18	83.25	11.1	5.55	0	Omnívoro
19	83.25	11.1	5.55	0	Omnívoro
20	83.25	11.1	5.55	0	Omnívoro
21	77.7	0	22.2	0	Omnívoro
22	72.15	5.55	16.65	5.55	Omnívoro
23	44.4	0	44.4	11.1	Omnívoro/carnívoro
24	38.85	0	49.95	11.1	Carnívoro
25	16.65	0	16.65	66.6	Hiper carnívoro
26	16.65	0	22.2	61.05	Hiper carnívoro
27	33.3	0	61.05	5.55	Carnívoro
28	22.2	11.1	66.6	0	Carnívoro
29	11.1	5.55	72.15	11.1	Carnívoro

Los demás ancestros en el clado de los lobos son clasificados como carnívoros (nodos 24 y del 27 al 29) o hipercarnívoros (nodos 25 y 26). Esto indica que los géneros de cánidos hipercarnívoros evolucionaron de un ancestro con este mismo tipo de dieta y que después se dispersaron para colonizar tres continentes: Asia, África y Sur América. La hipercarnivoría debió evolucionar de manera independiente en *Canis lupus* a partir de un ancestro carnívoro.

Los resultados de los análisis exploratorios y clasificatorios han demostrado tener congruencia al reconstruir las asociaciones entre nodos ancestrales y gremios alimentarios, a continuación veremos como estas hipótesis serán corroboradas con los análisis de morfometría tradicional.

5.2. Morfometría tradicional

A partir de los índices que representan propiedades mecánicas cráneodentales se reconstruyeron los estados ancestrales como se muestra a continuación.

Tabla 9. Reconstrucción de estados ancestrales a partir de la Matriz de índices relacionados con propiedades mecánicas cráneodentales (tomado Muñoz Durán y Fuentes 2012). Se muestran 30 nodos y los estados reconstruidos para los 20 índices analizados. Originalmente la filogenia presentaba 29 nodos con una politomia, pero el programa *Compare* no permite las politomias, debido a esto se resolvió utilizando una distancia de rama de 0.0000001, produciendo 30 nodos finales. Los índices y la manera como estos fueron calculados aparecen en Van Valkenburgh *et al.* 2003, pero adicionalmente se incluyeron cuatro nuevos índices en este análisis como se describen a continuación: **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 másetérica dividida por la longitud del dentario.

Nodo	RDiastL	DiastDp	RBLDiast	RBL	mIBS	IXp4	IXm2	MAT	MAM	HMFRD	RUGA	P4P	I2	I3	RCrWZa	C1C1	RRWPal	PWPal	DIA	c1
1	0.04	0.31	1.67	0.47	0.07	0.05	0.05	0.24	0.12	0.35	1.24	0.51	0.07	0.08	0.56	0.16	0.31	0.44	0.75	0.06
2	0.04	0.31	1.63	0.47	0.07	0.05	0.05	0.24	0.12	0.35	1.24	0.51	0.07	0.08	0.56	0.16	0.31	0.44	0.75	0.06
3	0.04	0.34	1.42	0.48	0.07	0.04	0.05	0.24	0.11	0.34	1.28	0.51	0.07	0.08	0.56	0.15	0.3	0.44	0.73	0.05
4	0.04	0.32	1.4	0.48	0.07	0.04	0.05	0.24	0.11	0.34	1.34	0.54	0.06	0.07	0.56	0.15	0.3	0.44	0.73	0.05
5	0.05	0.39	1.28	0.49	0.07	0.04	0.05	0.23	0.11	0.34	1.25	0.48	0.07	0.08	0.56	0.15	0.29	0.43	0.72	0.05
6	0.05	0.4	1.22	0.48	0.07	0.04	0.05	0.23	0.11	0.33	1.26	0.48	0.07	0.08	0.56	0.15	0.29	0.43	0.71	0.05
7	0.05	0.43	1.16	0.48	0.07	0.04	0.05	0.23	0.11	0.33	1.27	0.47	0.07	0.08	0.55	0.15	0.29	0.44	0.71	0.05
8	0.05	0.43	1.16	0.48	0.07	0.04	0.05	0.23	0.11	0.33	1.27	0.47	0.07	0.08	0.55	0.15	0.29	0.44	0.71	0.05
9	0.05	0.38	1.25	0.49	0.07	0.05	0.05	0.23	0.11	0.34	1.21	0.45	0.07	0.08	0.55	0.15	0.29	0.44	0.72	0.05
10	0.05	0.36	1.46	0.51	0.07	0.04	0.05	0.23	0.11	0.34	1.11	0.45	0.07	0.09	0.55	0.16	0.29	0.42	0.71	0.06
11	0.04	0.36	1.55	0.52	0.07	0.04	0.05	0.23	0.11	0.34	1.06	0.44	0.07	0.09	0.55	0.16	0.29	0.41	0.7	0.06
12	0.05	0.38	1.47	0.53	0.07	0.04	0.05	0.22	0.11	0.33	1.02	0.42	0.08	0.09	0.55	0.15	0.28	0.4	0.68	0.06
13	0.05	0.38	1.5	0.53	0.08	0.04	0.05	0.22	0.11	0.32	1.04	0.42	0.07	0.08	0.55	0.15	0.28	0.4	0.67	0.05
14	0.04	0.33	1.46	0.46	0.06	0.05	0.05	0.24	0.12	0.34	1.22	0.5	0.07	0.08	0.55	0.16	0.31	0.43	0.74	0.06
15	0.04	0.33	1.42	0.46	0.06	0.05	0.05	0.24	0.12	0.34	1.22	0.5	0.07	0.08	0.55	0.16	0.31	0.43	0.74	0.06
16	0.04	0.33	1.42	0.46	0.06	0.05	0.05	0.24	0.12	0.34	1.22	0.5	0.07	0.08	0.55	0.16	0.31	0.43	0.74	0.06
17	0.04	0.33	1.41	0.46	0.06	0.05	0.05	0.24	0.12	0.35	1.23	0.51	0.07	0.08	0.55	0.16	0.31	0.43	0.74	0.06
18	0.05	0.34	1.35	0.46	0.06	0.04	0.05	0.24	0.12	0.34	1.27	0.5	0.07	0.08	0.55	0.17	0.31	0.42	0.74	0.06
19	0.05	0.34	1.36	0.46	0.06	0.04	0.05	0.24	0.12	0.34	1.28	0.51	0.07	0.08	0.55	0.17	0.31	0.42	0.73	0.06
20	0.05	0.35	1.36	0.46	0.06	0.04	0.05	0.23	0.12	0.34	1.27	0.51	0.07	0.08	0.54	0.16	0.3	0.42	0.73	0.06
21	0.05	0.36	1.33	0.46	0.06	0.04	0.05	0.23	0.12	0.33	1.22	0.5	0.07	0.08	0.54	0.16	0.3	0.42	0.73	0.06
22	0.05	0.36	1.34	0.47	0.07	0.04	0.05	0.23	0.12	0.33	1.16	0.49	0.07	0.08	0.54	0.16	0.29	0.42	0.73	0.06
23	0.05	0.38	1.26	0.47	0.07	0.05	0.05	0.24	0.12	0.33	1.11	0.41	0.07	0.09	0.53	0.16	0.3	0.45	0.71	0.06
24	0.04	0.33	1.58	0.48	0.07	0.05	0.05	0.24	0.13	0.34	1.04	0.42	0.08	0.1	0.54	0.17	0.31	0.44	0.73	0.06
25	0.04	0.33	1.59	0.48	0.07	0.05	0.05	0.24	0.13	0.34	1.04	0.42	0.08	0.1	0.54	0.17	0.31	0.44	0.73	0.06
26	0.03	0.18	3.05	0.54	0.09	0.06	0.07	0.28	0.17	0.4	0.8	0.43	0.1	0.12	0.62	0.21	0.4	0.52	0.81	0.07
27	0.02	0.11	5.39	0.55	0.08	0.06	0.07	0.29	0.16	0.41	0.9	0.45	0.1	0.13	0.63	0.22	0.42	0.55	0.84	0.07
28	0.04	0.32	1.55	0.47	0.07	0.04	0.05	0.23	0.12	0.35	1.01	0.42	0.08	0.1	0.54	0.16	0.31	0.44	0.73	0.06
29	0.04	0.3	1.62	0.47	0.07	0.04	0.05	0.23	0.12	0.36	0.98	0.41	0.09	0.11	0.54	0.16	0.31	0.45	0.74	0.06
30	0.04	0.28	1.4	0.45	0.07	0.04	0.05	0.2	0.11	0.37	0.89	0.39	0.09	0.11	0.53	0.16	0.3	0.45	0.76	0.06

5.3. Estados ancestrales

5.3.1. Reconstrucción de estados ancestrales a partir de los índices de propiedades mecánicas cráneo-dentales

El análisis discriminante de acuerdo al gremio alimentario, (Omnívoro, Insectívoro, Carnívoro o Hiper carnívoro), sobre la matriz de estados ancestrales reconstruidos (tabla 10, matriz de índices que representan propiedades mecánicas cráneo-dentales), asignó a cada nodo un gremio, como se observa en la tabla 8. Se debe tener en cuenta que la filogenia de la figura 9 presentó 29 nodos, incluyendo una politomía que se resolvió con el fin de reconstruir los estados ancestrales (Figura 9).

Los resultados del análisis discriminante concuerdan con los obtenidos en los análisis exploratorios (ACP) y en el análisis clasificatorio de los nodos reconstruidos (HTUs). El nodo 1 o ancestro de los cánidos de las Subfamilia Caninae fue asignado a un gremio omnívoro. Lo mismo se observa para el ancestro de los Vulpini y los Canini (nodo 2) y para los ancestros del clado de los zorros rojos Vulpini (nodos 3 al 9). Según la clasificación de la tabla 10 los ancestros de los Vulpini carnívoros (nodos 10 a 13) fueron clasificados en este mismo gremio. Contrario a los resultados de análisis previos, el ancestro de los zorros insectívoros *Vulpes rueppelli* (Vru) y *Vulpes zerda* (Vze), (nodo 9) no fue clasificado en el gremio de insectivoría, si no que se asocio a una dieta omnívora.

Consecuente con los resultados de los ACP, los ancestros en el clado de cánidos suramericanos (nodos 14 al 22) fueron clasificados en el gremio omnívoro, mientras que la mayoría de los ancestros en el clado de los lobos (nodos 23 al 25 y 28 al 30) fueron asignados al grupo de hábitos carnívoros. Los ancestros de los géneros hiper carnívoros *Lycaon*, *Cuon* y *Speothos* (nodos el 26 y 27) fueron asignados a este mismo gremio. Hasta este punto los resultados de los análisis desarrollados son congruentes y sugieren que el gremio alimentario ancestral de la subfamilia Caninae fue la omnivoría.

Tabla 10. Resultados del análisis discriminante sobre la matriz de índices reportada por Fuentes J. y Muñoz Durán, 2011 y sobre la nueva matriz de estados reconstruidos. A cada matriz se le realizó análisis de componentes principales y se escogieron los componentes que representaran la máxima varianza de los datos (para este caso fueron los dos primeros componentes que representan el 99.46% en la matriz original y 99.55% en la matriz de estados reconstruidos). Con estos dos componentes por matriz se realizó el análisis discriminante basándose en la clasificación por gremio alimentario propuesta por Muñoz Durán 2002 y Fuentes 2011, para establecer a qué gremio alimentario pudiese pertenecer cada nodo reconstruido.

NODO	Gremio asignado
1	Omnívoro
2	Omnívoro
3	Omnívoro
4	Omnívoro
5	Omnívoro
6	Omnívoro
7	Omnívoro
8	Omnívoro
9	Omnívoro
10	Carnívoro
11	Carnívoro
12	Carnívoro
13	Carnívoro
14	Omnívoro
15	Omnívoro
16	Omnívoro
17	Omnívoro
18	Omnívoro
19	Omnívoro
20	Omnívoro
21	Omnívoro
22	Omnívoro
23	Carnívoro
24	Carnívoro
25	Carnívoro
26	Hipercarnívoro
27	Hipercarnívoro
28	Carnívoro
29	Carnívoro
30	Carnívoro

5.3.2. Reconstrucción de la conformación craneal ancestral.

Los análisis realizados fueron direccionados a caracterizar las conformaciones de varias regiones del cráneo de los cánidos actuales y sobre estas determinar la posible conformación de los ancestros de la subfamilia Caninae. A continuación se muestra la conformación del ancestro común para esta subfamilia para cada una de las regiones estudiadas y con base en esta se comparan las conformaciones de ancestros subsecuentes que representan un hito significativo en la historia de radiación del clado. Las comparaciones con los nodos restantes de la filogenia se muestran en los anexo 2 al 7 (figuras 143 a 250). Esta información permite reconstruir la historia de cambios conformacionales del cráneo que debió caracterizar la evolución de los cánidos modernos. A continuación se presenta la lista de las regiones de la filogenia analizadas.

- Nodo ancestral con respecto a *Nyctereutes procyonoides* y *Otocyon megalotis*.
- Nodo ancestral con respecto al ancestro de la tribu Vulpini (nodo 5).
- Nodo ancestral con respecto al ancestro de los *Vulpes* afrotrópicos e indomalayos (nodo 6).
- Nodo ancestral con respecto al ancestro de las especies insectívoras *Vulpes rueppelli* y *Vulpes zerda* de los *Vulpes* (nodo 8)
- Nodo ancestral con respecto al ancestro de los *Vulpes* holárticos (nodo 9).
- Nodo ancestral con respecto al ancestro de la tribu Canini (nodo 13).
- Nodo ancestral con respecto al ancestro de los cánidos suramericanos (nodo 14).
- Nodo ancestral con respecto al ancestro del clado de los lobos (nodo 22).
- Nodo ancestral con respecto al ancestro del clado de los lobos hipercarnívoros (nodos 25 y 26).
- Nodo ancestral con respecto al ancestro del *Canis lupus* y *Canis latrans* (nodo 29).

Otras comparaciones de interés desde el punto de vista morfológico y ecológico que se presentan son las siguientes:

Ancestro de la tribu Vulpini (nodo 5) con respecto al ancestro de los *Vulpes* afrotrópicos e indomalayos (nodo 6).

Ancestro de la tribu Vulpini (nodo 5) con respecto al ancestro de los *Vulpes* holárticos (nodo 9).

Ancestro de los *Vulpes* afrotrópicos e indomalayos (nodo 6) con respecto al ancestro de los *Vulpes* holárticos (nodo 9).

Ancestro de los cánidos suramericanos (nodo 14) con respecto a *Chrysocyon brachyurus*.

Ancestro de los cánidos suramericanos (nodo 14) con respecto al ancestro de los *Vulpes* afrotrópicos e indomalayos (nodo 6).

Ancestro de los cánidos suramericanos (nodo 14) con respecto al ancestro del clado de los lobos (nodo 22).

Ancestro del clado de los lobos hipercarnívoros (nodo 25) frente al ancestro del *Canis lupus* y *Canis latrans*.

5.3.2.1. Análisis de los nodos reconstruidos para la vista del dentario

Cada una de las figuras de este análisis representa los nodos reconstruidos como se observa en la filogenia de la figura 9, desde el nodo 1 o ancestro común hasta el nodo 29. Las figuras 22 a la 32 muestran para cada landmark dos puntos superpuestos, uno de color azul que indica el lugar de ubicación del landmark para el ancestro común de los cánidos de la subfamilia Caninae o punto de referencia, y otro de color rojo que indica la ubicación del landmark del nodo reconstruido con el que se comparara. Esto permite visualizar el cambio en la conformación que tuvo lugar durante la evolución de los cánidos modernos con respecto al ancestro del clado.

Figura 22. Conformación del dentario estimada para el ancestro de la subfamilia Caninae (Nodo1). Esta conformación es la base de comparación con los ancestros subsecuentes de la subfamilia Caninae.

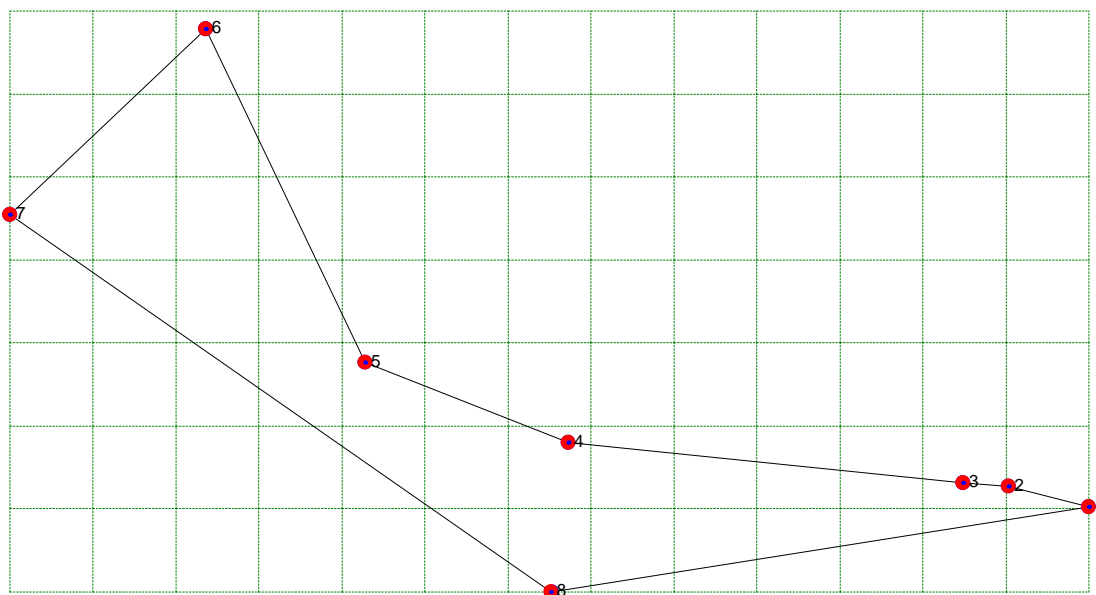


Figura 23. Estimación de la conformación del dentario para el ancestro del clado Vulpini y comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.

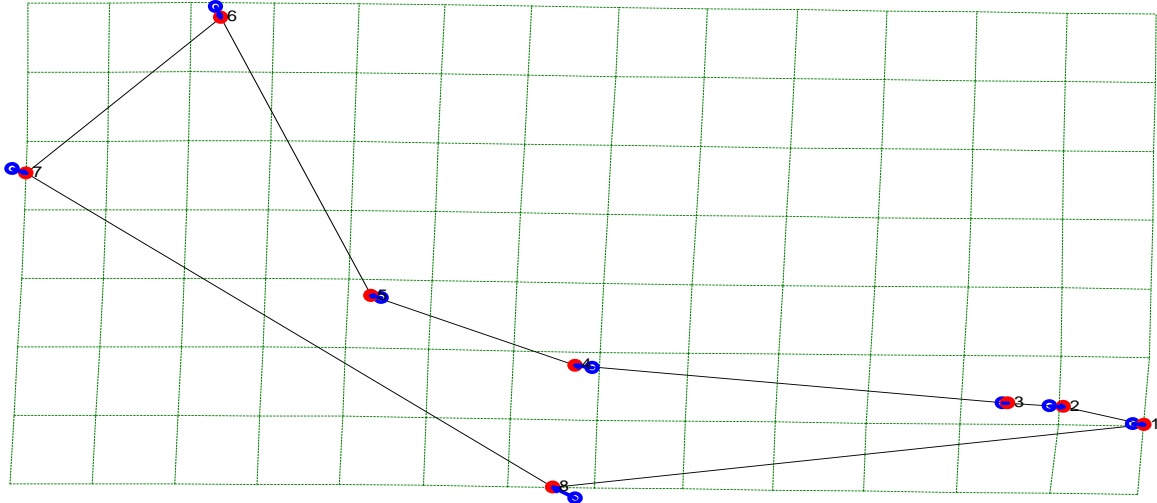
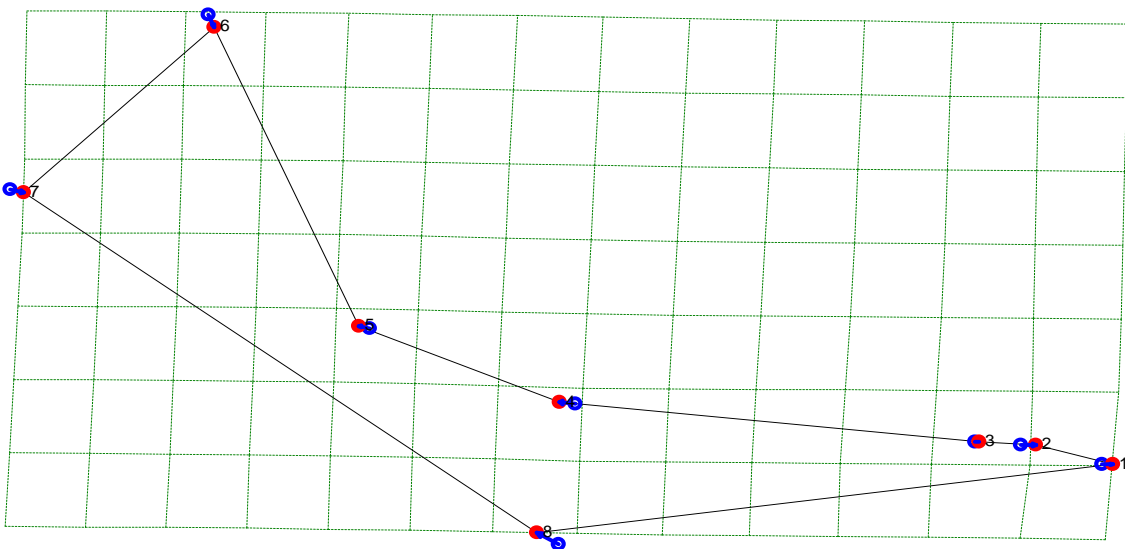


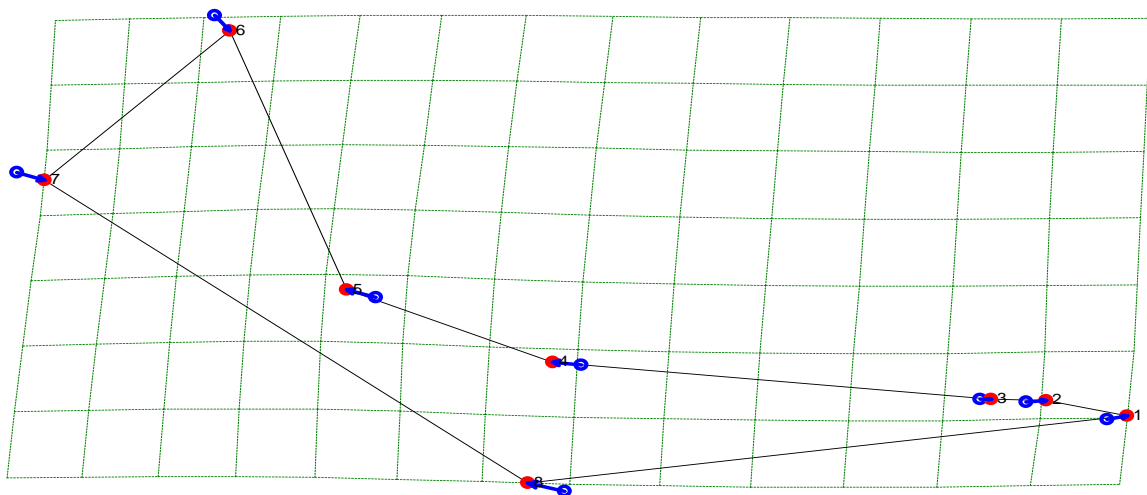
Figura 24. Estimación de la conformación del dentario para el ancestro de las especies afrotrópicas e indomalayas del clado Vulpini y comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.



En el nodo 5 y 6 se observan desplazamientos en todos los landmarks. En el landmark 1 hay movimiento hacia la derecha de la parte más anterior del ancho del canino, probablemente, con tendencia a una dentadura procumbente, de igual forma el 2 y 3 se desplazan hacia la derecha, desplazando al diastema hacia el punto 1, pero en mayor

medida al punto 2 reduciendo el ancho del canino y aumentando el tamaño del diastema. El punto 4 se mueve hacia la izquierda seguramente mostrando ampliación en la hilera de dientes premolares. El punto 5 sigue la tendencia del anterior ya que muestra un desplazamiento hacia la izquierda aumentando la superficie molar, en el sexto landmark se observa movimiento marcado hacia abajo, reduciendo el tamaño de la fosa másetérica por la disposición del desplazamiento del proceso coronoideo, proceso que tiende a dirigirse hacia adelante. El séptimo punto muestra un desplazamiento hacia abajo y a la derecha, de igual forma el landmark 8 se mueve hacia arriba y a la izquierda en línea recta al punto 7, esto podría suponer la reducción o una región menos desarrollada del cóndilo mandibular, junto con una mandíbula más delgada, menos profunda y más larga.

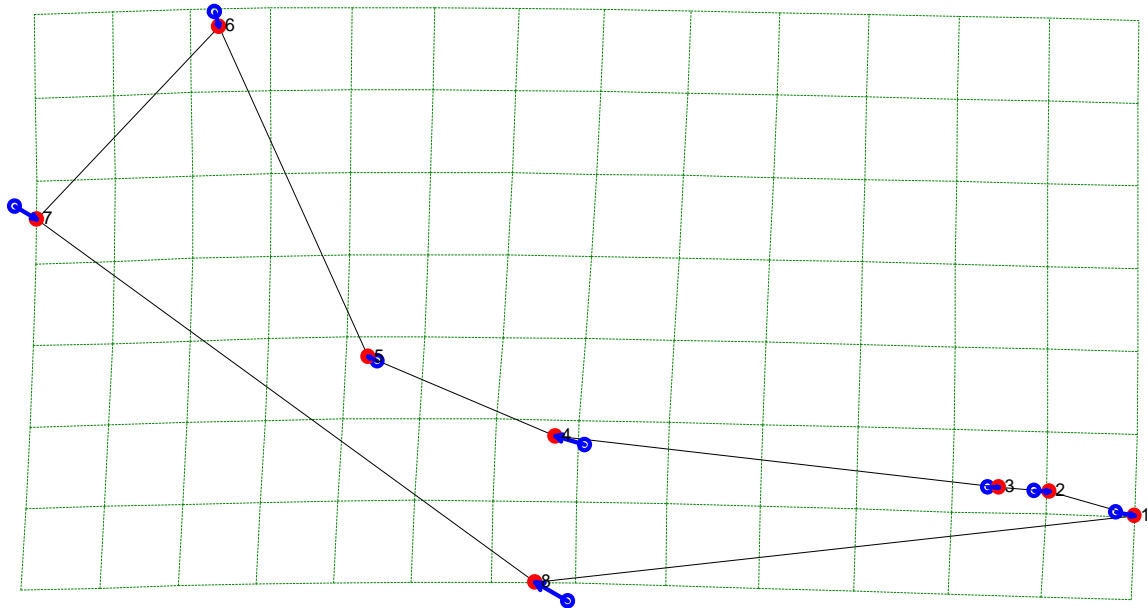
Figura 25. Estimación de la conformación del dentario para el ancestro de las especies afrotropicales e indomalayas *Vulpes rueppelli* (Vru) y *Vulpes zerda* (Vze) en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.



En el nodo 8 se observa desplazamiento en todos los landmarks pero mucho más pronunciados que los anteriores haciendo un dentario más frágil. En el landmark 1 hay movimiento hacia la derecha de la parte más anterior del ancho del canino, tal vez tendiente a una dentadura procumbente, de igual forma el 2 y 3 se desplazan hacia la derecha desplazando al diastema hacia el punto 1, pero en mayor medida el punto 2 reduciendo el ancho del canino y aumentando el tamaño del diastema. El punto 4 se mueve hacia la izquierda seguramente mostrando ampliación en la hilera de dientes premolares. El punto 5 sigue la tendencia del anterior ya que muestra un desplazamiento hacia la izquierda aumentando la superficie molar, en el sexto landmark se observa movimiento marcado hacia abajo reduciendo el tamaño de la fosa másetérica por la disposición del desplazamiento del proceso coronoideo, proceso que tiende a dirigirse hacia adelante. El séptimo punto muestra un desplazamiento hacia abajo y a la derecha, de igual forma el

landmark 8 se mueve hacia arriba y a la izquierda en línea recta al punto 7, esto podría suponer la reducción o una región menos desarrollada del cóndilo mandibular, junto con una mandíbula más delgada, menos profunda y más larga.

Figura 26. Estimación de la conformación del dentario para el ancestro de las especies holárticas del clado Vulpini y comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.



En cuanto el nodo 9 se observaron desplazamientos en todos los puntos. En el landmark 1, hay movimiento hacia abajo y a la derecha de la parte más anterior del ancho del canino y la sínfisis más gruesa, de igual forma el 2 y 3 se desplazan hacia la derecha desplazando al diastema hacia el punto 1. El punto 4 se mueve hacia la izquierda seguramente mostrando ampliación en la hilera de dientes premolares y del premolar carnasial, mientras que el punto 5 presenta un menor movimiento hacia la izquierda con relación al punto 4, lo que podría constituir la disminución de la superficie molar. En el sexto landmark se observa el movimiento marcado hacia abajo, reduciendo el tamaño de la fosa máséterica por la disposición del desplazamiento del proceso coronoideo. El séptimo punto muestra un desplazamiento hacia abajo y a la derecha en línea recta al punto 8, de igual forma, el landmark 8 se mueve hacia arriba y a la izquierda en línea recta al punto 7, se podría suponer una ampliación de la mandíbula debajo del premolar carnasial, haciéndola un poco más robusta que las anteriores configuraciones.

Figura 27. Estimación de la conformación del dentario para el ancestro de las especies del clado Canini y comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.

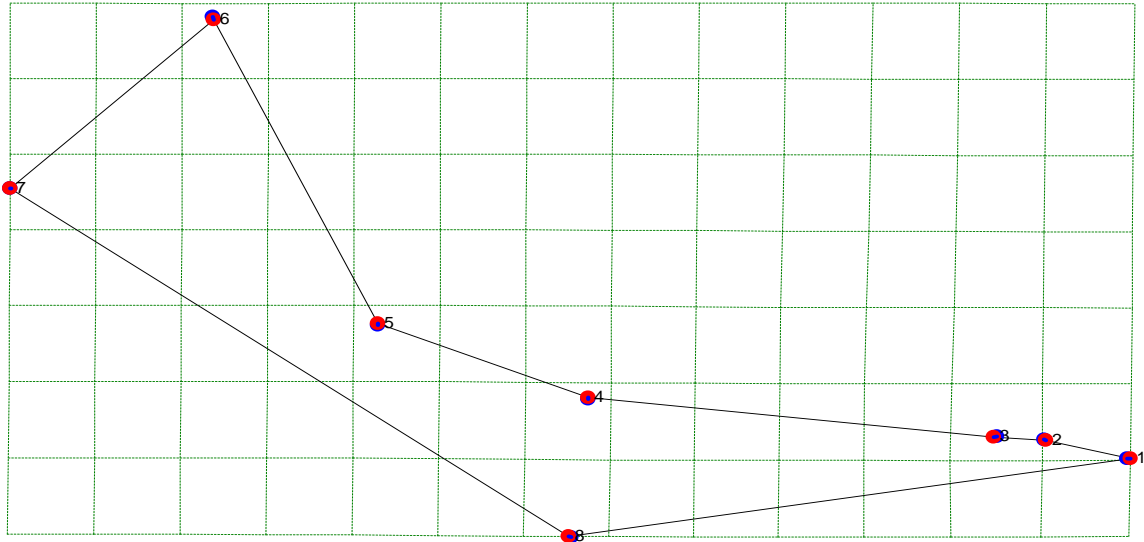
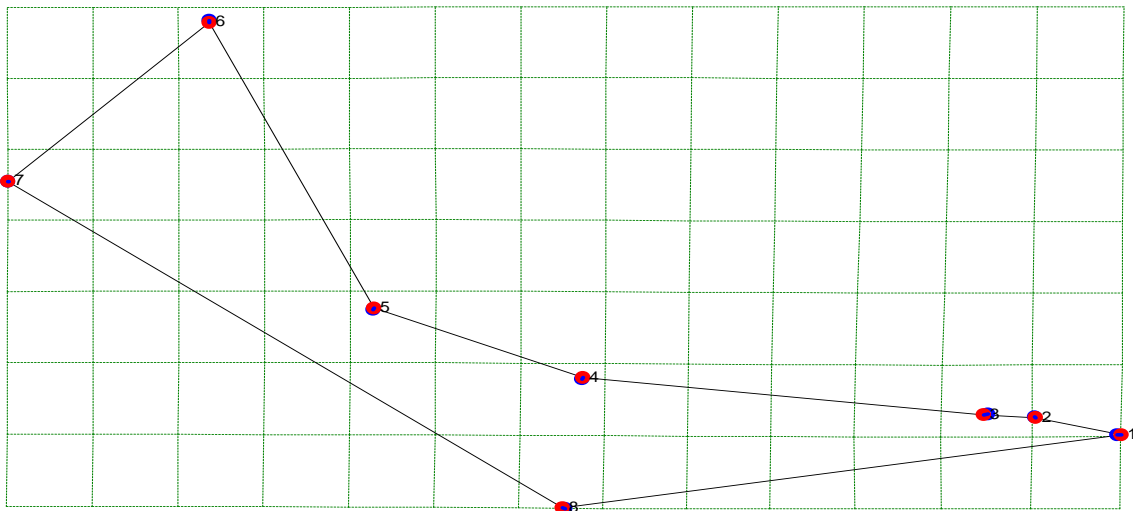


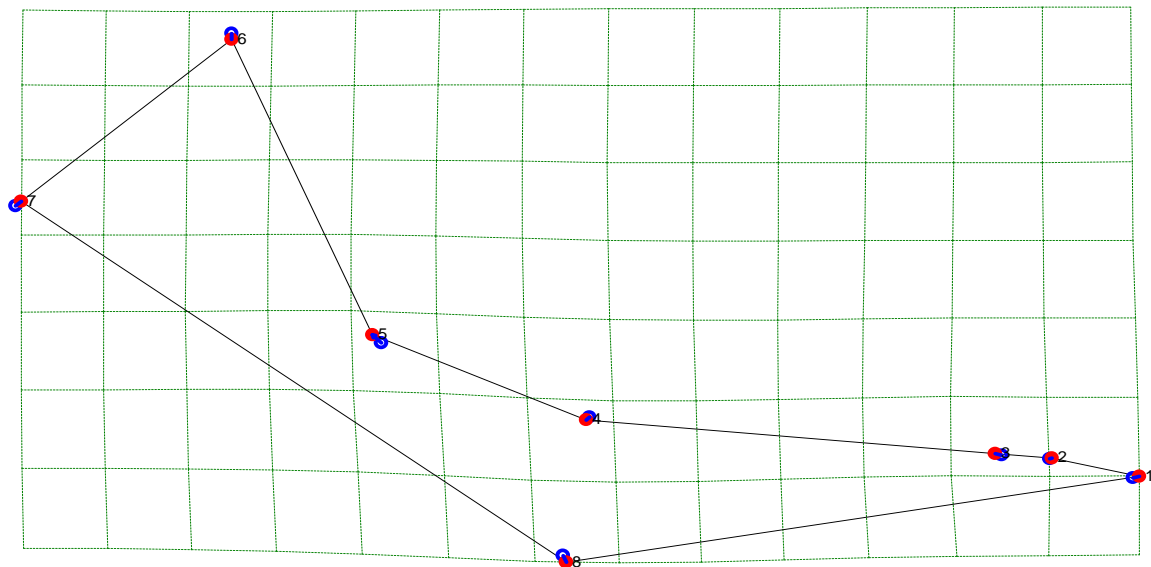
Figura 28. Estimación de la conformación del dentario para el ancestro de las especies de cánidos suramericanos y comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.



En cuanto a los nodos 13 y 14, se observan muy leves desplazamientos en los landmarks. En el número 1 hay un pequeño movimiento hacia la derecha de la parte más anterior del ancho del canino, tal vez tendiente a una dentadura procumbente. Los nodos 2 y 3 se desplazan en sentidos contrarios pero en mayor medida hacia la izquierda ampliando el diastema. En los puntos 4 y 5 es muy tenue el movimiento no significativo para que genere

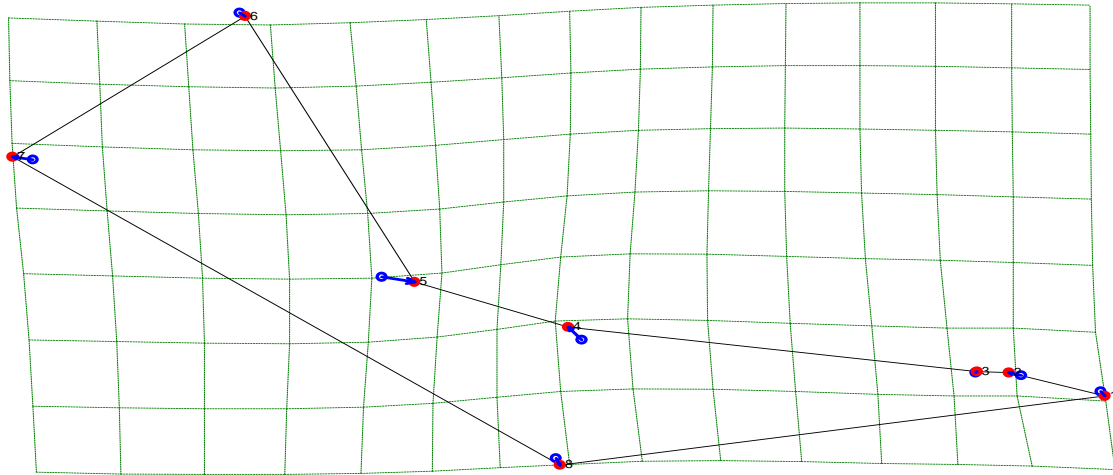
una modificación sobre la configuración ancestral. En el sexto landmark se observa un pequeño movimiento hacia abajo, mientras que el séptimo punto no muestra un desplazamiento. El landmark 8 se mueve muy poco hacia arriba y a la izquierda, esto podría suponer que la conformación de este nodo es más similar al ancestro de los cánidos actuales.

Figura 29. Estimación de la conformación del dentario para el ancestro del clado de los lobos y comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.



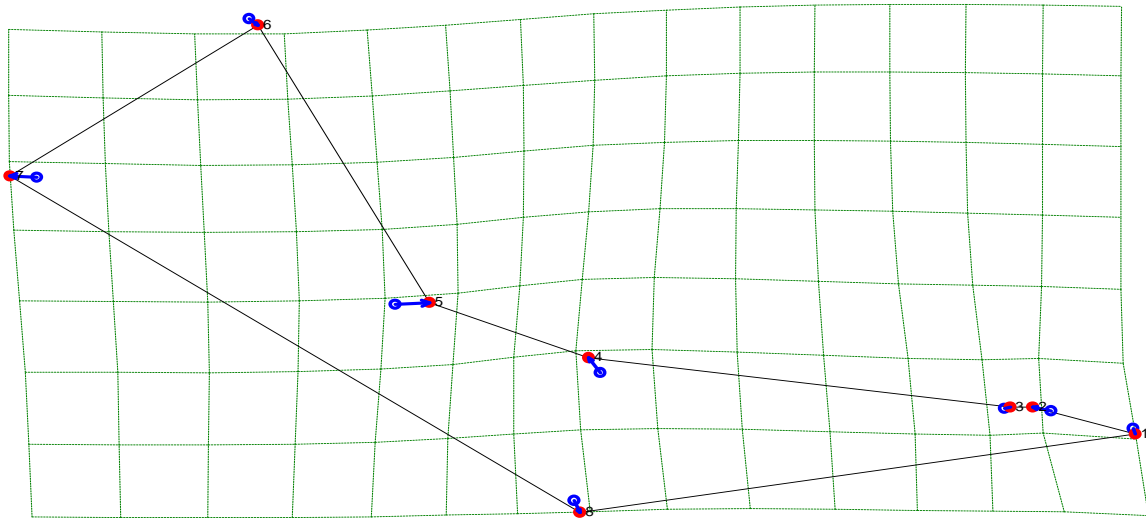
En el nodo 22 se observa desplazamiento en todos los puntos. En el landmark 1 hay un leve movimiento hacia arriba y a la derecha de la parte más anterior del ancho del canino, para los puntos 2 y 3 se desplazan en sentidos contrarios generando una ampliación del diastema, siendo en mayor medida el punto 3 que se movió hacia la izquierda, mientras que el punto 4 se movió hacia abajo y a la izquierda. El landmark 5 se mueve hacia arriba y a la izquierda lo que lleva a pensar que se aumenta la superficie molar. En el sexto landmark se observa un leve movimiento hacia abajo reduciendo el tamaño de la fosa másetérica por la disposición del desplazamiento del proceso coronoideo. El séptimo punto muestra un desplazamiento hacia arriba y a la derecha, mientras que el landmark 8 hace un ligero movimiento hacia abajo y a la derecha, donde se presenta una mandíbula más delgada y más larga.

Figura 30. Estimación de la conformación del dentario para el ancestro de las especies *Lycaon pictus* (Lpi), *Cuon alpinus* (Cal) y *Speothos venaticus* (Sve), en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.



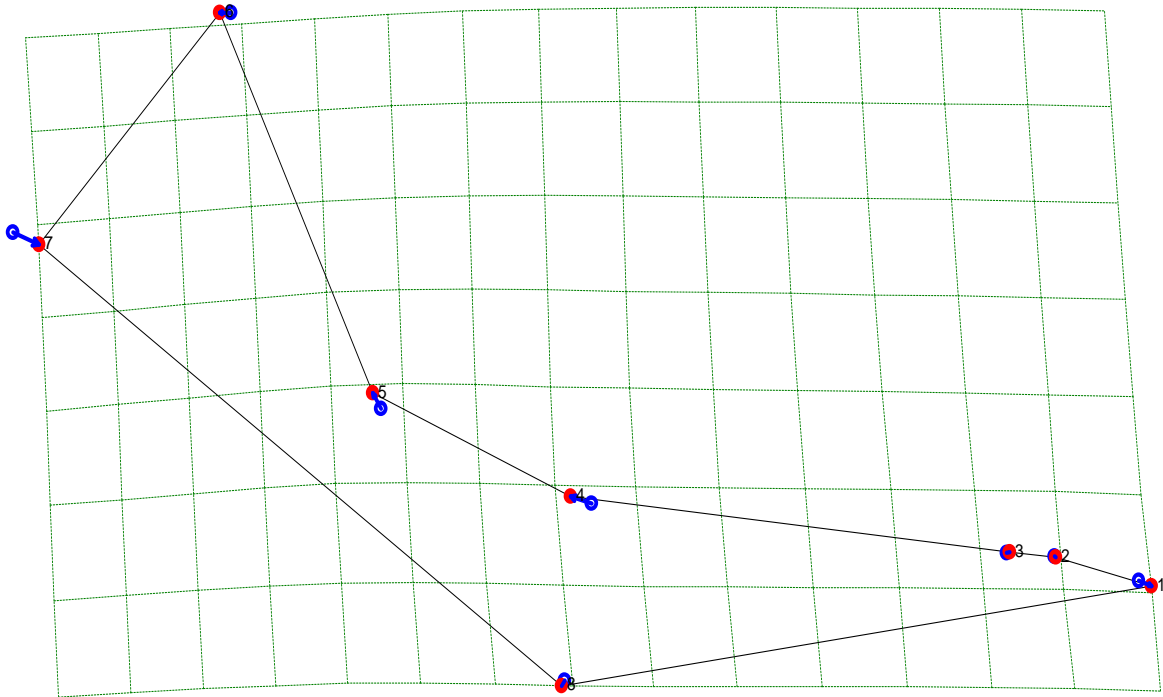
En el nodo 25 se puede observar desplazamiento en la mayoría de los puntos. En el landmark 1 hay un movimiento hacia abajo y a la derecha de la parte más anterior del ancho del canino proporcionando una sínfisis mandibular más desarrollada y un diente canino más grande y cónico. En el punto 2 se observó un desplazamiento hacia la izquierda mientras que el landmark 3 no presentó movimiento ocasionando la disminución de tamaño del diastema. El punto 4 se movió hacia arriba y a la izquierda, mostrando una posible ampliación en el primer molar o muela carnasial, además de la disminución de la superficie molar, para el landmark 5 se presentó un desplazamiento hacia la derecha disminuyendo la distancia entre la muela carnasial y el punto más posterior del último molar postcarnasial. En el sexto landmark se observa movimiento hacia abajo y a la derecha reduciendo el tamaño de la fosa másetérica y haciéndose más ancha por la disposición del desplazamiento del proceso coronoideo, proceso que tiende a dirigirse hacia delante. El séptimo punto muestra un desplazamiento hacia la izquierda, con lo que aumenta el ancho de la cresta coronoidea y la fosa másetérica. Finalmente el landmark 8 hace un ligero movimiento hacia abajo, donde se observa una mandíbula mucho más profunda debajo de la muela carnasial, haciéndola más cóncava y más robusta.

Figura 31. Estimación de la conformación del dentario para el ancestro de las especies *Lycaon pictus* (Lpi) y *Speothos venaticus* (Sve) y comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.



En el nodo 26 se nota desplazamiento en todos los puntos. En el landmark 1 hay un movimiento hacia abajo de la parte más anterior del ancho del canino proporcionando una sínfisis mandibular más desarrollada y un diente canino más grande y cónico. En el punto 2 se observó un desplazamiento hacia la izquierda, ocasionando la disminución de tamaño del diastema, mientras que el landmark 3 presentó movimiento hacia la derecha ayudando a reducir el diastema. El punto 4 se movió hacia arriba y a la izquierda mostrando una posible ampliación en el primer molar o muela carnasial además de la disminución de la superficie molar junto con el landmark 5 que se desplazó hacia la derecha disminuyendo la distancia entre la muela carnasial y el punto más posterior del último molar postcarnasial. En el sexto landmark se observa movimiento hacia abajo y a la derecha reduciendo el tamaño de la fosa máséterica y haciéndose más ancha por la disposición del desplazamiento del proceso coronoideo, proceso que tiende a dirigirse hacia delante. El séptimo punto muestra un desplazamiento hacia la izquierda, con lo que aumenta el ancho de la cresta coronoidea y la fosa máséterica. Finalmente el landmark 8 hace un movimiento hacia abajo, donde se observa una mandíbula mucho más profunda debajo de la muela carnasial, haciéndola más cóncava y más robusta. Los cambios observados en estos dos últimos nodos reconstruidos son mucho más marcados que los anteriores e inclusive el nodo 26, siendo en el que los cambios más se acentúan.

Figura 32. Estimación de la conformación del dentario para el ancestro de las especies *Canis latrans* (Cla) y *Canis lupus* (Clu) en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.



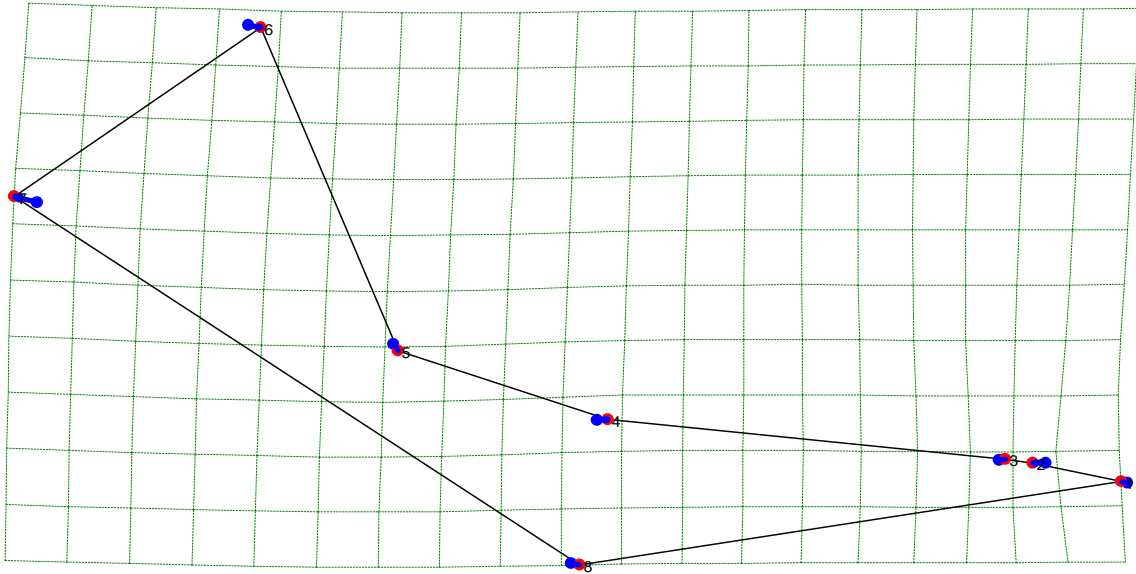
Para el nodo 29 se nota desplazamiento en la mayoría de los puntos. En el landmark 1 hay un movimiento de la parte más anterior del ancho del canino, hacia abajo, proporcionando una sínfisis mandibular más desarrollada y un diente canino más grande y cónico, para los puntos 2 y 3 no se observó desplazamiento de los landmarks de los nodos anteriores (color rojo), frente a los del ancestro (color azul). El punto 4 se movió hacia arriba y a la izquierda mostrando una posible ampliación en el primer molar o muela carnasial. El landmark 5 se desplazó hacia arriba, mientras que el sexto landmark se observa movimiento hacia la izquierda dirigiendo hacia atrás la fosa másetérica y el proceso coronoideo. El séptimo punto muestra un desplazamiento hacia atrás y la izquierda, con lo que disminuye la altura de la cresta coronoidea y la fosa másetérica pero se hace más larga la fosa másetérica. Finalmente el landmark 8 hace un movimiento hacia abajo, donde se observa una mandíbula mucho más profunda debajo de la muela carnasial, haciéndola más cóncava y más robusta.

5.3.2.2. Comparación entre nodos reconstruidos para la vista dentario

Se tomaron algunos nodos y se compararon para observar cómo se establecen las conformaciones, cada una de las figuras que presenta este análisis hace parte de la filogenia en la figura 9. Las figuras 33 a la 41 muestran para cada landmark dos puntos superpuestos,

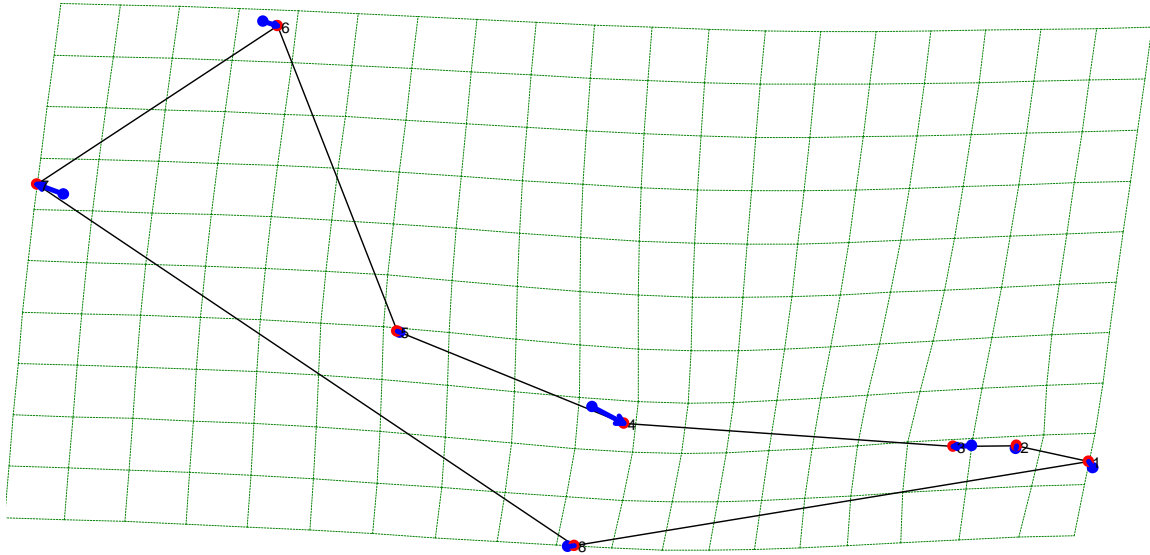
uno de color azul que indica el lugar de ubicación del landmark para el nodo que se toma como punto de referencia, mientras que el punto de color rojo, indica la ubicación del landmark para el nodo tomado como punto de comparación.

Figura 33. Comparación de la conformación del dentario para la especie *Nyctereutes procyonoides* (Npr) frente al ancestro de la Subfamilia Caninae.



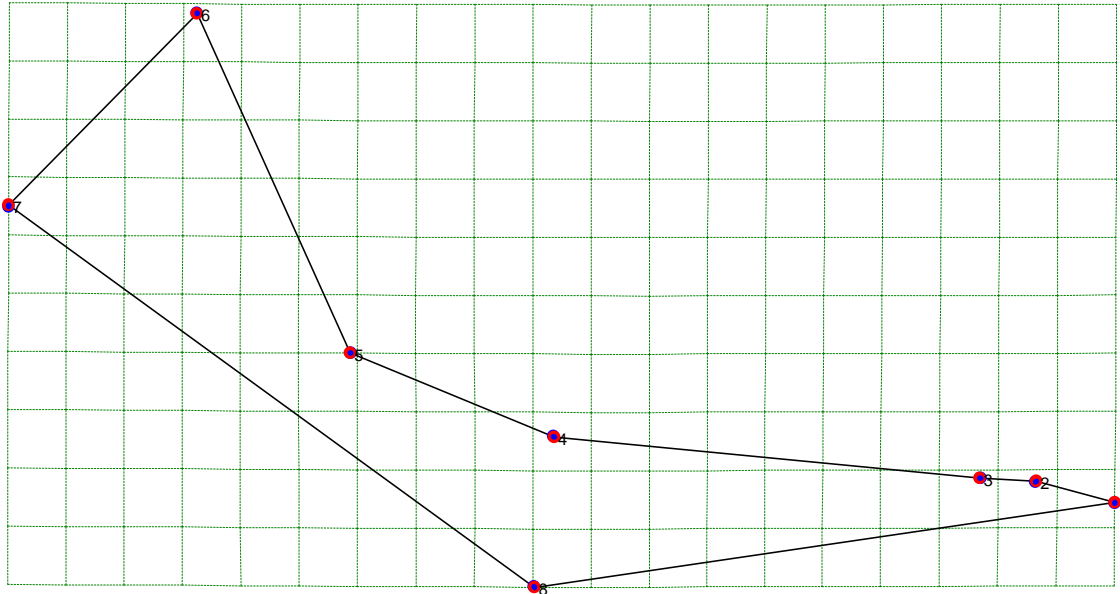
En la figura 33 nodo ancestral (puntos azules) frente a *Nyctereutes procyonoides* Npr (puntos rojos). En el landmark 1 se observa movimiento hacia la izquierda de la parte más anterior del ancho del canino, posiblemente aumentando el tamaño del canino, tendiente a una dentadura menos procumbente. En el punto 2 se observó un desplazamiento hacia la izquierda mientras que el landmark 3 presentó movimiento hacia la derecha ocasionando la disminución de tamaño del diastema. El punto 4 se mueve hacia la derecha seguramente mostrando una reducción en la hilera de dientes premolares y el tamaño de la muela carnasial, el punto 5 sigue la tendencia del anterior ya que muestra un desplazamiento hacia la derecha disminuyendo la superficie molar. En el sexto landmark se observa movimiento hacia abajo y a la derecha reduciendo el tamaño de la fosa másetéica y haciéndose más ancha por la disposición del desplazamiento del proceso coronoideo, proceso que tiende a dirigirse hacia delante. El séptimo punto muestra un desplazamiento hacia la izquierda, con lo que aumenta el ancho de la cresta coronoidea y la fosa másetéica. Finalmente el landmark 8 hace un ligero movimiento hacia la derecha disminuyendo la mandíbula y a la vez un poco más profunda y más robusta.

Figura 34. Comparación de la conformación del dentario para la especie *Otocyon megalotis* (Ome) frente al ancestro de la Subfamilia Caninae.



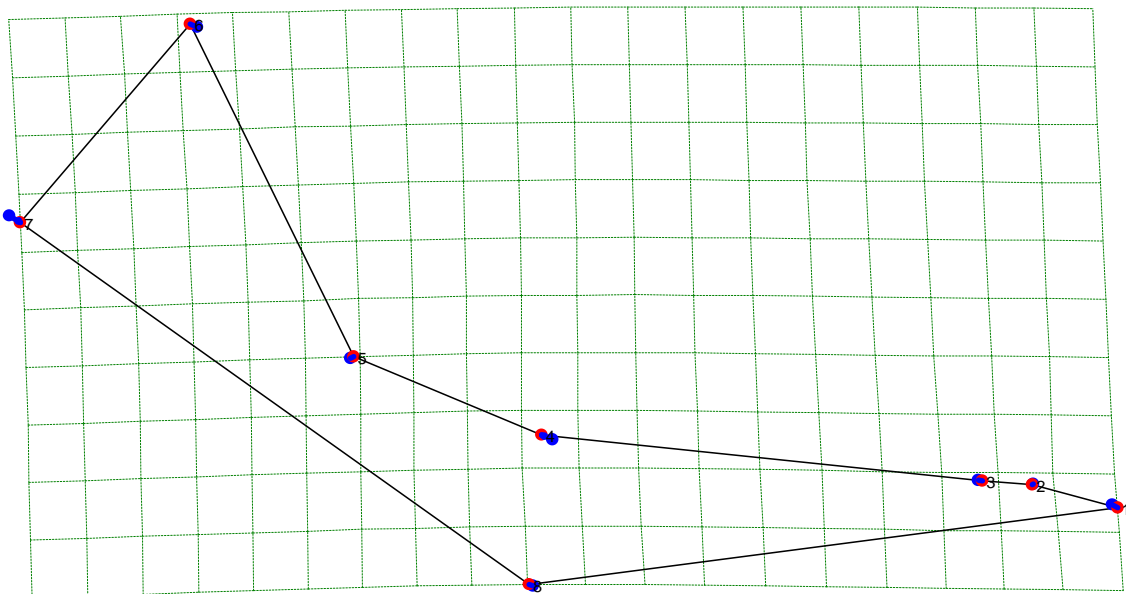
En la figura 34 nodo ancestral (puntos azules) frente a *Otocyon megalotis* Ome (puntos rojos). En el landmark 1 se observa movimiento hacia la izquierda de la parte más anterior del ancho del canino, posiblemente disminuyendo el tamaño del canino. En el punto 2 se observó un desplazamiento hacia la derecha mientras que el landmark 3 presentó movimiento hacia la izquierda ocasionando el aumento del tamaño del diastema. El punto 4 se mueve hacia la derecha seguramente mostrando una reducción en la región de dientes premolares y el tamaño de la muela carnasial. El punto 5 muestra un desplazamiento hacia la izquierda aumentando la superficie molar, en el sexto landmark se observa movimiento hacia abajo y a la derecha reduciendo el tamaño de la fosa másetérica y haciéndose más ancha por la disposición del desplazamiento del proceso coronoideo, proceso que tiende a dirigirse hacia delante. El séptimo punto muestra un desplazamiento hacia la izquierda, con lo que aumenta el ancho de la cresta coronoidea y la fosa másetérica. Finalmente el landmark 8 hace un ligero movimiento hacia la derecha disminuyendo la mandíbula y a la vez un poco más profunda y más robusta.

Figura 35. Comparación de la conformación del dentario para el ancestro de la tribu Vulpini (nodo 5) frente al ancestro de los *Vulpes* afrotropicales e indomalayanos (nodo 6).



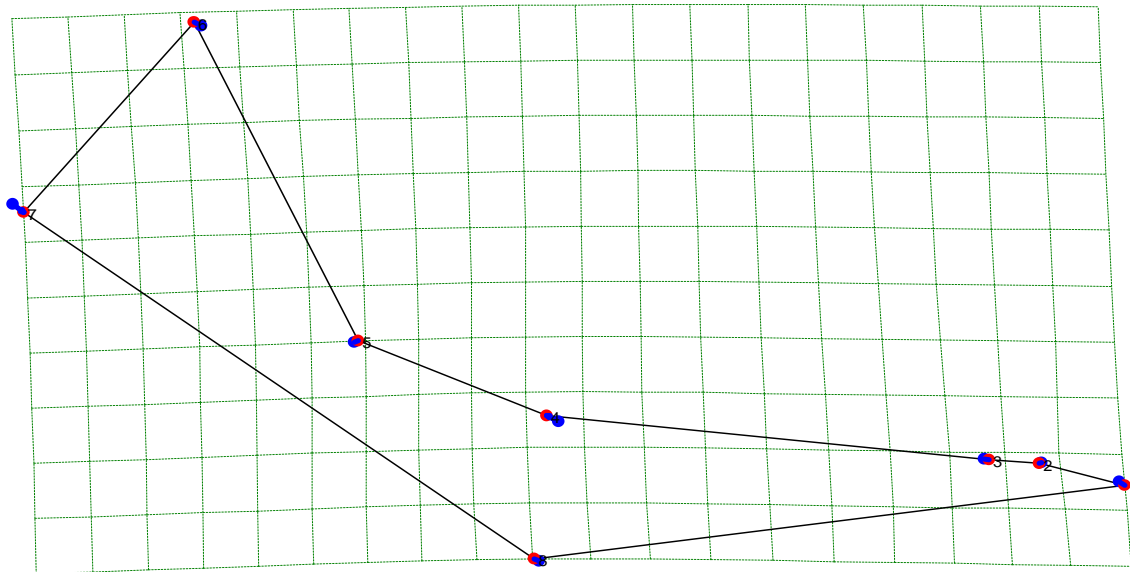
En la figura 35 el nodo 5 (puntos azules) frente al nodo 6 (puntos rojos), no se observa ninguna diferencia entre estos dos nodos reconstruidos, indicando la similitud entre los rasgos evaluados.

Figura 36. Comparación de la conformación del dentario para el ancestro de la tribu Vulpini (nodo 5) frente al ancestro de los *Vulpes* holárticos (nodo 9).



En la figura 36 el nodo 5 (puntos azules) frente al nodo 9 (puntos rojos), se observan ligeras diferencias entre las dos conformaciones. El landmark 1 presenta movimiento hacia abajo y a la derecha de la parte más anterior del ancho del canino proporcionando un diente canino más grande y cónico, esto apoyado en que el landmark 2 no se mueve, mientras que el landmark 3 presentó movimiento hacia la derecha ocasionando la disminución de tamaño del diastema. El punto 4 se mueve hacia la izquierda seguramente mostrando una ampliación en la hilera de dientes premolares y el tamaño de la muela carnasial, al contrario de lo que ocurre con los molares postcarnasiales que tienden a reducirse debido al desplazamiento del punto 5 hacia la derecha. En el sexto landmark se observa movimiento hacia la izquierda dirigiendo hacia atrás la fosa másetérica y el proceso coronoideo. El séptimo punto muestra desplazamiento hacia abajo y la derecha, con lo que disminuye el ancho el tamaño del cóndilo mandibular y pero se hace más larga la fosa másetérica. Finalmente el landmark 8 hace un movimiento hacia la izquierda, donde se observa una mandíbula mucho más robusta debajo de la muela carnasial, haciéndola más cóncava.

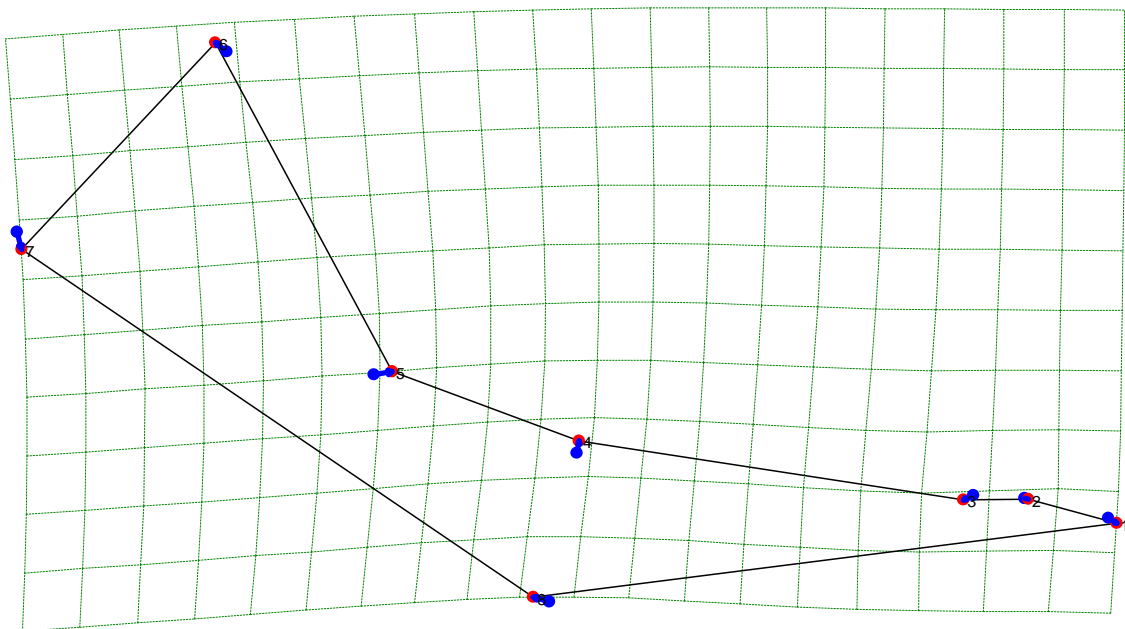
Figura 37. Comparación de la conformación del dentario para el ancestro de los *Vulpes* afrotrópicas e indomalayanos (nodo 6) frente al ancestro de los *Vulpes* holárticos (nodo 9).



En la figura 37 el nodo 6 (puntos azules) frente al nodo 9 (puntos rojos), se observan ligeras diferencias entre las dos conformaciones. El landmark 1 presenta un movimiento hacia abajo y a la derecha de la parte más anterior del ancho del canino proporcionando un diente canino más grande y cónico, esto apoyado en que el landmark 2 presenta un leve desplazamiento hacia la izquierda, mientras que el landmark 3 presentó movimiento hacia la derecha ocasionando la disminución de tamaño del diastema. El punto 4 se mueve hacia la izquierda seguramente mostrando una ampliación en la hilera de dientes premolares y

especialmente en el tamaño de la muela carnasial, al contrario de lo que ocurre con los molares postcarnasiales que tienden a reducirse debido al desplazamiento del punto 5 hacia la derecha. En el sexto landmark se observa movimiento hacia la izquierda dirigiendo hacia atrás la fosa másetérica y el proceso coronoideo. El séptimo punto muestra un desplazamiento hacia abajo y la derecha, con lo que disminuye el ancho el tamaño del cóndilo mandibular y pero se hace más larga la fosa másetérica. Finalmente el landmark 8 hace un movimiento hacia la izquierda, donde se observa una mandíbula mucho más robusta debajo de la muela carnasial, haciéndola más cóncava.

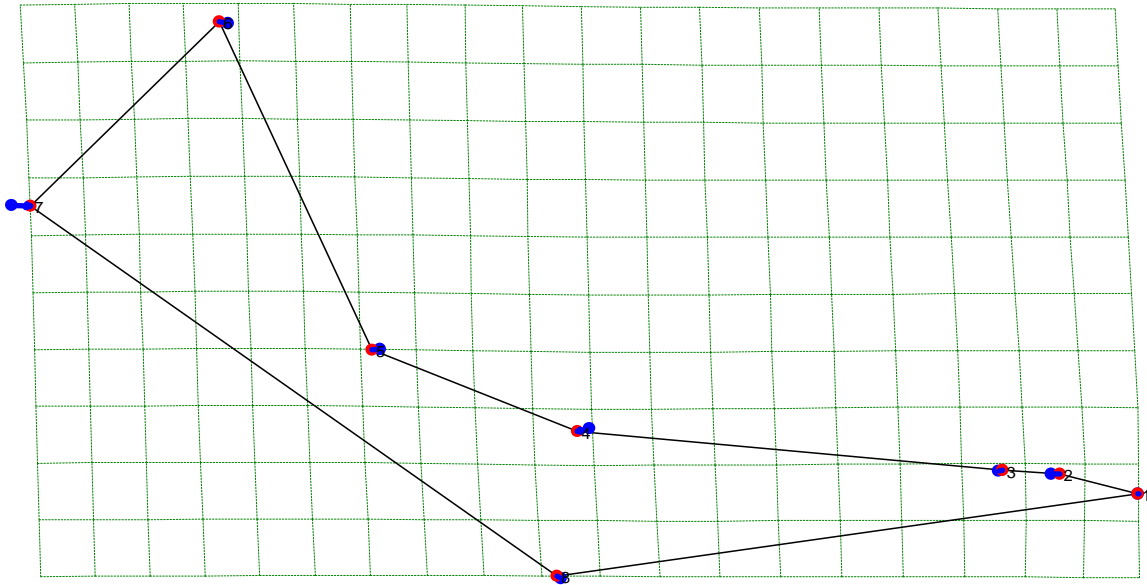
Figura 38. Comparación de la conformación del dentario para el ancestro de los cánidos suramericanos (nodo 14) frente a *Chrysocyon brachyurus* (Cbr).



En la figura 38 el Nodo 14 (puntos azules) frente a *Chrysocyon brachyurus* (puntos rojos), se observan ligeras diferencias entre las dos conformaciones. El landmark 1 presenta un movimiento hacia abajo y a la derecha de la parte más anterior del ancho del canino, en el landmark 2 muestra un leve desplazamiento hacia la derecha sin realizar grandes modificaciones al canino, mientras que el landmark 3 presentó movimiento hacia la izquierda ocasionando el aumento de tamaño del diastema. El punto 4 se mueve hacia arriba mientras que los molares postcarnasiales que tienden a reducirse debido al desplazamiento del punto 5 hacia la derecha. En el sexto landmark se observa movimiento hacia la izquierda dirigiendo hacia atrás la fosa másetérica y el proceso coronoideo. El séptimo punto muestra un desplazamiento hacia abajo y la derecha, con lo que disminuye el tamaño del cóndilo mandibular y pero se hace más larga la fosa másetérica Finalmente el

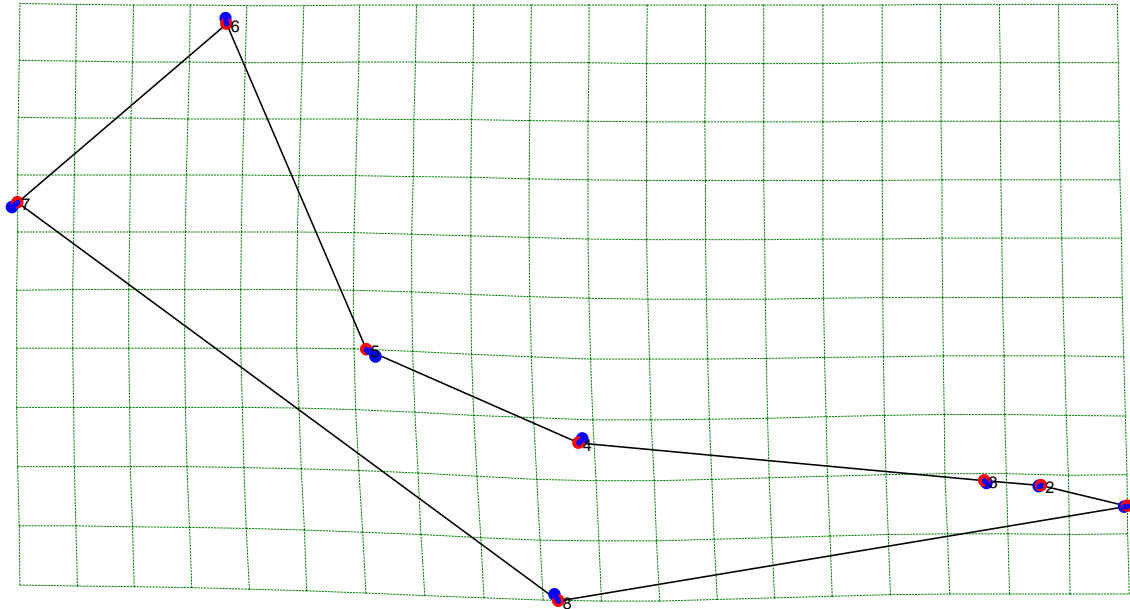
landmark 8 hace un movimiento hacia la izquierda, donde se observa una mandíbula mucho más robusta debajo de la muela carnasial y haciéndola más cóncava.

Figura 39. Comparación de la conformación del dentario para el ancestro de los cánidos suramericanos (nodo 14) frente al ancestro de los *Vulpes* afrotropicales e indomalayanos (nodo 6).



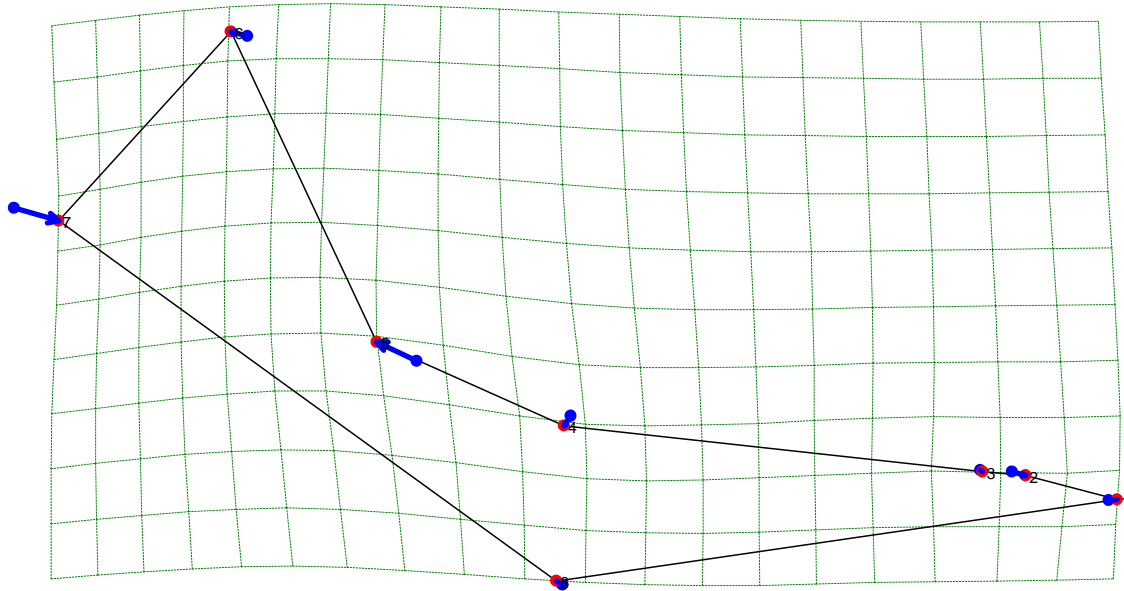
En la figura 39 el Nodo 14 (puntos azules) frente al nodo 6 (puntos rojos), se observan ligeras diferencias entre las dos conformaciones. El landmark 1 no hay movimiento, el landmark 2 presenta un leve desplazamiento hacia la derecha lo mismo que en el landmark 3 que presentó movimiento hacia la derecha presentando la disminución del tamaño en el canino haciéndolo más delgado para el nodo 6. El punto 4 se mueve hacia la izquierda seguramente mostrando una ampliación en la hilera de dientes premolares, similar a lo que ocurre con los molares postcarnasiales que tienden a ampliarse debido al desplazamiento del punto 5 hacia la izquierda. En el sexto landmark se observa movimiento hacia la izquierda dirigiendo hacia atrás la fosa másetérica y el proceso coronoideo. El séptimo punto muestra un desplazamiento hacia abajo y la derecha, con lo que disminuye el ancho el tamaño del cóndilo mandibular, pero se hace más larga y delgada la fosa másetérica. Finalmente el landmark 8 hace un movimiento hacia la izquierda, donde se observa una mandíbula mucho más delgada debajo de la muela carnasial, haciéndola menos cóncava.

Figura 40. Comparación de la conformación del dentario para el ancestro de los cánidos suramericanos (nodo 14) frente al ancestro del clado de los lobos (nodo 22).



En la figura 40 el Nodo 14 (puntos azules) frente al nodo 22 (puntos rojos), se observan ligeras diferencias entre las dos conformaciones. El landmark 1 presenta un movimiento hacia la derecha de la parte más anterior del ancho del canino, en el landmark 2 no se observa desplazamiento, mientras que el landmark 3 presentó movimiento hacia la izquierda, ocasionando el aumento de tamaño del diastema en el nodo 22. El punto 4 se mueve hacia abajo, mientras que los molares postcarnasiales que tienden a ampliarse debido al desplazamiento del punto 5 hacia la izquierda. En el sexto landmark se observa movimiento hacia abajo reduciendo el tamaño de la fosa másetérica por disposición del desplazamiento del proceso coronoideo. El séptimo punto muestra un desplazamiento hacia arriba y a la derecha, con lo que disminuye el ancho el tamaño del cóndilo mandibular y la fosa másetérica. Finalmente el landmark 8 hace un movimiento hacia abajo y a la derecha donde se observa una mandíbula un poco más robusta debajo de la muela carnasial.

Figura 41. Comparación de la conformación del dentario para el ancestro del clado de los lobos hipercarnívoros (nodo 25) frente al ancestro del *Canis lupus* y *Canis latrans*.



En la figura 41 el Nodo 25 (puntos azules) frente al nodo 29 (puntos rojos), se observan varias diferencias entre las dos conformaciones. El landmark 1 presenta un movimiento hacia la derecha de la parte más anterior del ancho del canino, en el landmark 2 presenta desplazamiento hacia la derecha reduciendo el ancho del canino y aumentando el tamaño del diastema, mientras que el landmark 3 no presentó ningún movimiento. El punto 4 se mueve hacia abajo, mientras que los molares postcarnasiales que tienden a ampliarse debido al desplazamiento del punto 5 hacia la izquierda. En el sexto landmark se observa movimiento hacia la izquierda dirigiendo hacia atrás la fosa másetérica y el proceso coronoideo. El séptimo punto muestra un desplazamiento hacia abajo y a la derecha, con lo que disminuye el ancho el tamaño del cóndilo mandibular y la fosa másetérica haciéndola más delgada Finalmente el landmark 8 hace un movimiento hacia arriba y a la derecha donde se observa una mandíbula un poco más delgada debajo de la muela carnasial.

5.3.2.3. Análisis de los nodos reconstruidos para la vista del Palatal

Cada una de las figuras de este análisis representa los nodos reconstruidos como se observa en la filogenia de la figura 9, desde el nodo 1 o ancestro común hasta el nodo 29. Las figuras 42 a 52 muestran para cada landmark dos puntos sobrepuestos, uno de color azul que me indica el lugar de ubicación del landmark para el ancestro común de los cánidos de la subfamilia Caninae o punto de referencia, mientras que el punto de color rojo es la ubicación del landmark del nuevo nodo reconstruido. Esto permite visualizar el cambio en

la conformación que tuvo lugar durante la evolución de los cánidos modernos con respecto al ancestro del clado.

Figura 42. Conformación del palatal estimada para el ancestro de la subfamilia Caninae (Nodo1). Esta conformación es la base de comparación con los ancestros subsecuentes de la subfamilia Caninae.

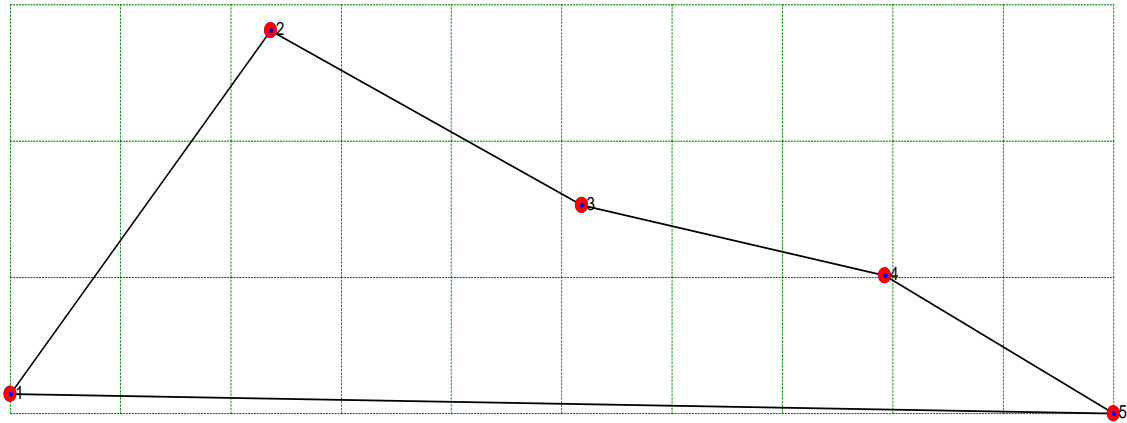


Figura 43. Estimación de la conformación del palatal para el ancestro del clado Vulpini y comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.

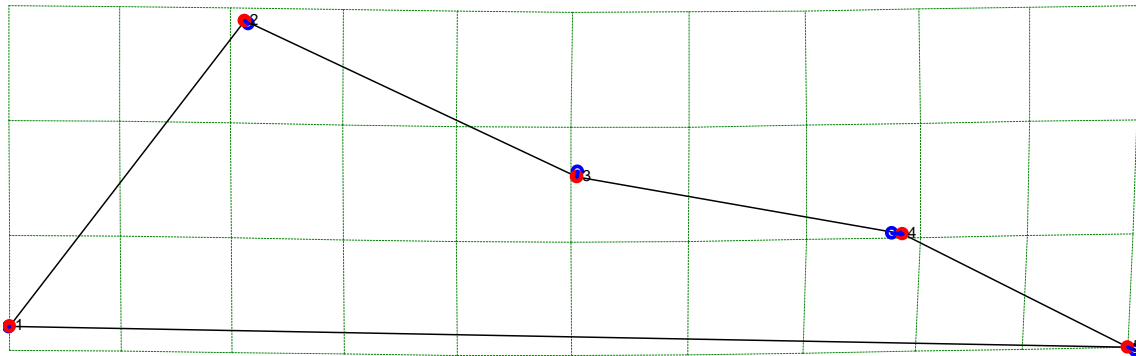
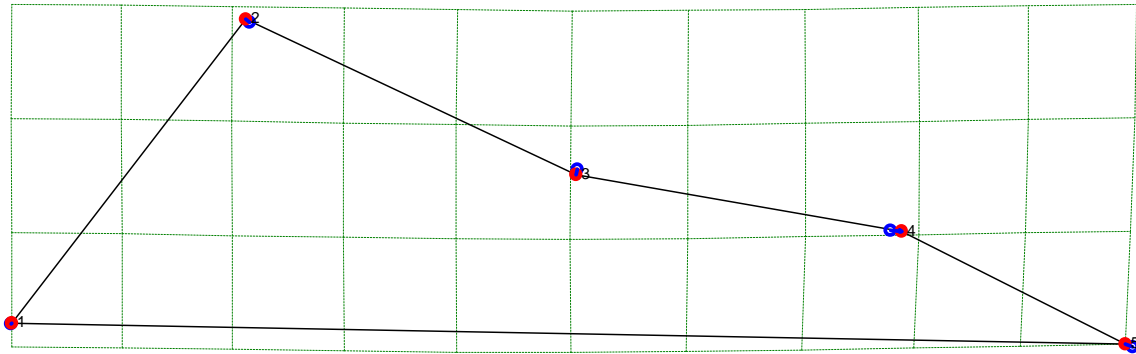


Figura 44. Estimación de la conformación del palatal para el ancestro de las especies afrotropicales e indomalayas del clado Vulpini y comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.



En los nodos 5 y 6 se nota desplazamiento en la mayoría de los puntos. En el landmark 1 no se observan movimientos en la región de la esquina posterior-medial palatal. En el punto 2 se observa un leve movimiento hacia arriba y a la izquierda posiblemente ampliando la hilera de dientes premolares, apoyado en el punto 3 que se desplaza hacia abajo, mientras que el landmark 4 presenta un pequeño movimiento hacia la derecha lo que podría dar lugar a un alargamiento y adelgazamiento del rostro en la parte de la frente. Finalmente en el punto 5 la parte más anteroposterior del incisivo, hay un pequeño desplazamiento hacia arriba y a la izquierda, posiblemente presentando incisivos menos procumbentes.

Figura 45. Estimación de la conformación del palatal para el ancestro de las especies *Vulpes rueppelli* (Vru), *Vulpes zerda* (Vze) y comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.

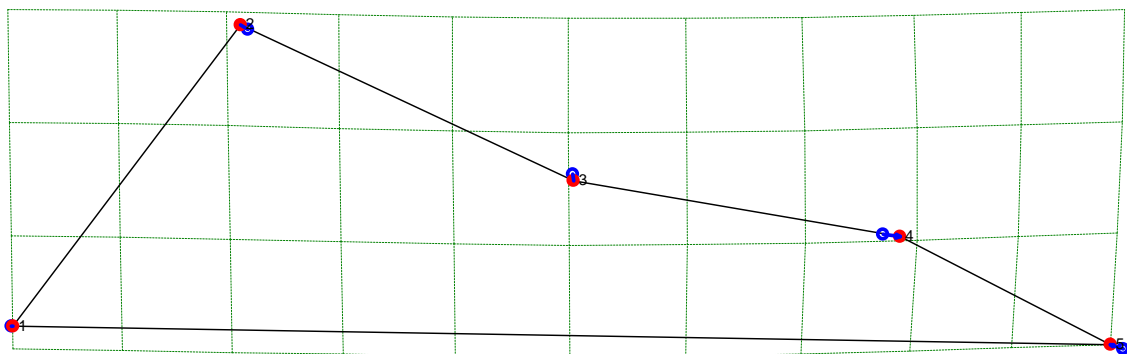
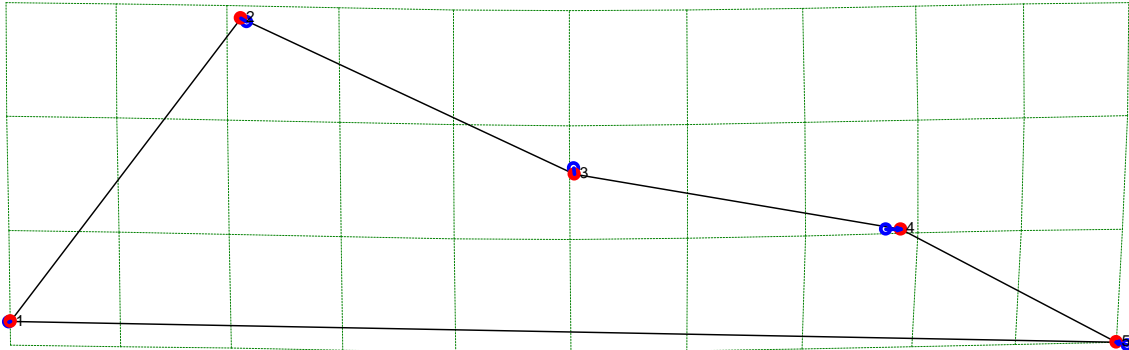


Figura 46. Estimación de la conformación del palatal para el ancestro de las especies holárticas del clado Vulpini y comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.



En cuanto a los nodos 8 y 9 se nota desplazamiento en la mayoría de los puntos. En el landmark 1 no se observan movimientos en la región de la esquina posterior-medial palatal. En el punto 2 se observa un leve movimiento hacia arriba y a la izquierda, posiblemente ampliando la hilera de dientes premolares apoyado en el punto 3 que se desplaza hacia abajo, mientras que el landmark 4 presenta un mayor movimiento hacia la derecha que en los nodos anteriores, lo que podría dar lugar a un mayor alargamiento y adelgazamiento del rostro en la parte de la frente. Finalmente, en el punto 5 la parte más anteroposterior del incisivo, hay un pequeño desplazamiento hacia arriba y a la izquierda posiblemente presentando incisivos menos procumbentes.

Figura 47. Estimación de la conformación del palatal para el ancestro de las especies del clado Canini y comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.

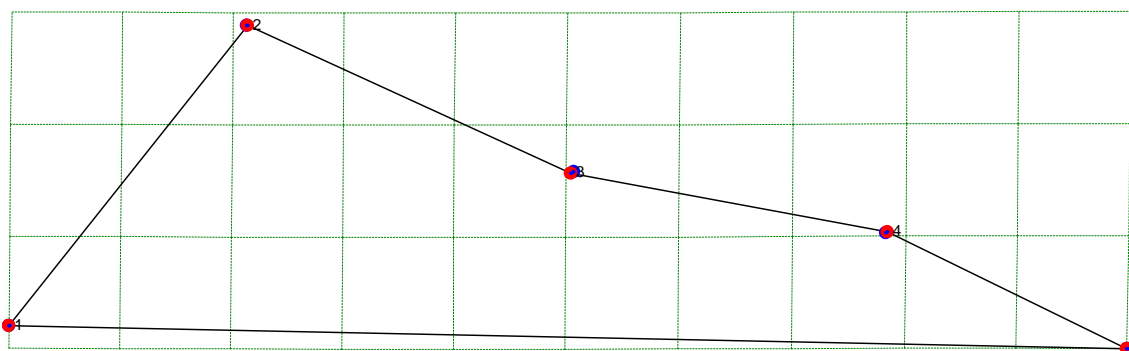
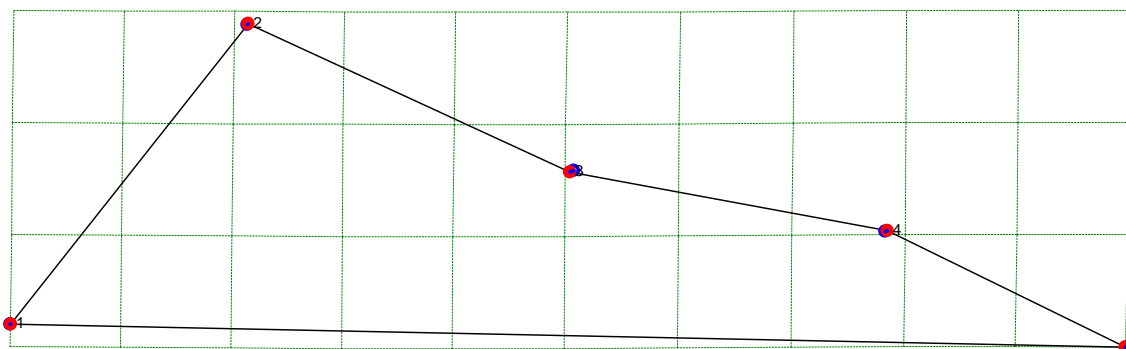
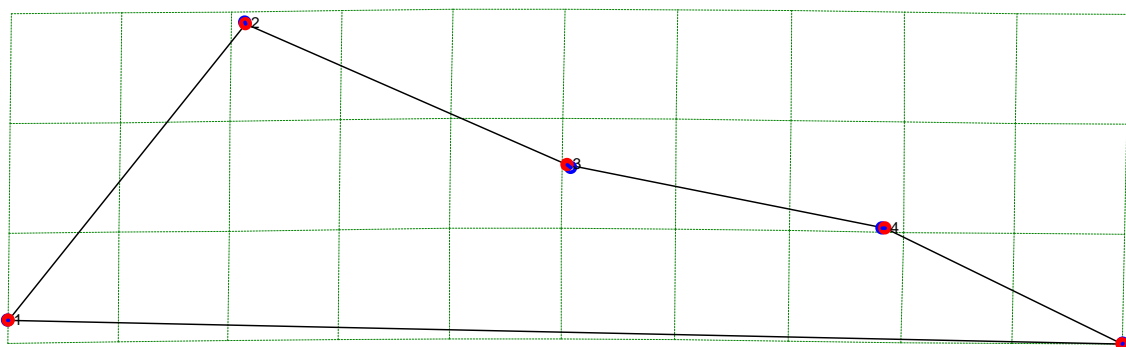


Figura 48. Estimación de la conformación de la vista Palatal para el ancestro de las especies de cánidos suramericanos y comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.



En los nodos del 13 y 14, el landmark 1 no se observan desplazamientos en la región de la esquina posterior-medial palatal, igualmente en el punto 2 no se observa movimiento. El punto 3 que se desplaza hacia abajo posiblemente ampliando la hilera de dientes premolares. En cuanto al landmark 4 presenta un leve movimiento hacia la derecha, lo que podría dar lugar a un mayor alargamiento del rostro en la parte de la frente. Finalmente, en el punto 5 la parte más anteroposterior del incisivo no se observa movimiento.

Figura 49. Estimación de la conformación de la vista palatal para el ancestro del clado de los lobos y comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.



En el nodo 22 se puede observar desplazamiento en dos de los puntos. En los landmarks 1, 2 y 5 no se observa movimientos, mientras que para el punto 3 se observa un movimiento hacia arriba y a la izquierda. En cuanto al landmark 4 presenta un leve movimiento hacia la derecha, esta configuración es muy semejante a la del nodo 1 o ancestro de los cánidos de la subfamilia Caninae.

Figura 50. Estimación de la conformación de la vista palatal para el ancestro de las especies *Lycaon pictus* (Lpi), *Cuon alpinus* (Cal) y *Speothos venaticus* (Sve) en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae

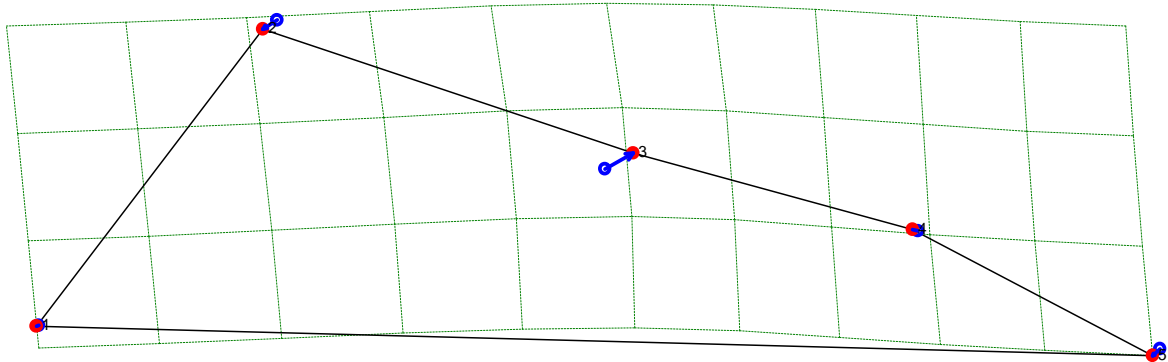
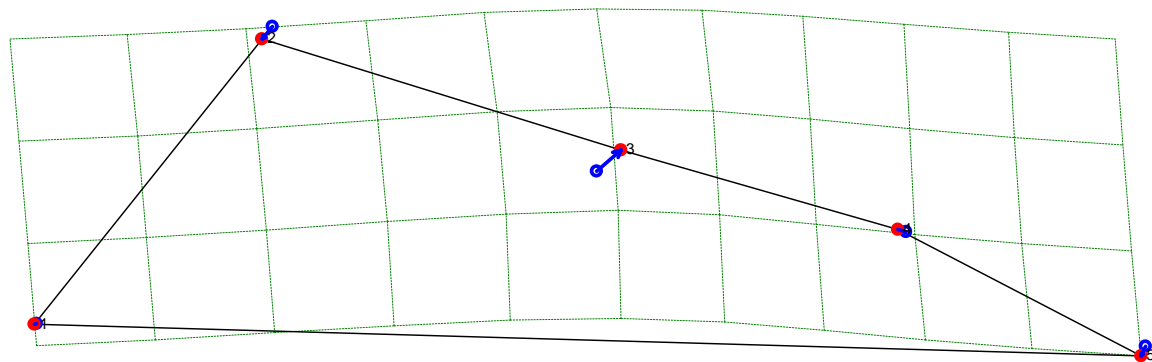
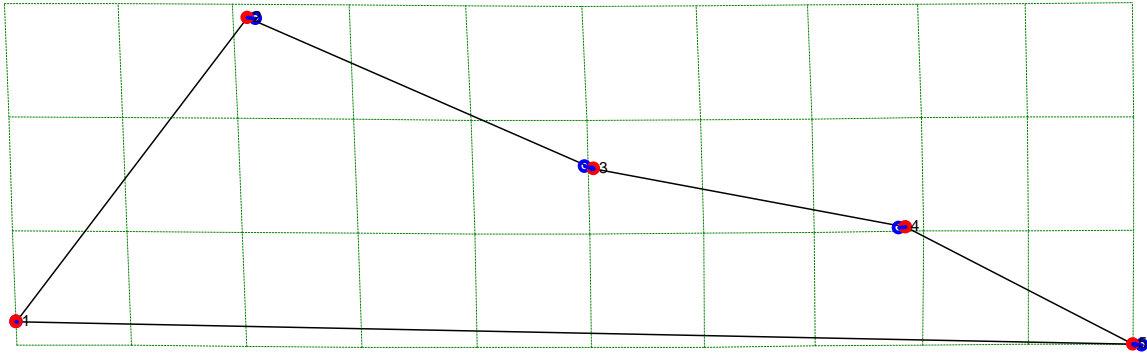


Figura 51. Estimación de la conformación de la vista palatal para el ancestro de las especies *Lycaon pictus* (Lpi) y *Speothos venaticus* (Sve) en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae



En los nodos 25 y 26 se observa desplazamiento en algunos de los puntos. En el landmark 1 no se observan movimientos en la región de la esquina posterior-medial palatal, mientras que el punto 2 se observa movimiento hacia abajo y a la izquierda. El punto 3 se desplaza hacia arriba y a la derecha generando un rostro de más grueso y robusto. El landmark 4 presenta un leve movimiento hacia la izquierda y arriba, lo que podría dar lugar a un mayor engrosamiento del rostro en la parte de la frente. Finalmente, en el punto 5 en la parte más anteroposterior del incisivo, se observa movimiento hacia abajo y a la izquierda, posiblemente haciendo un poco más corto y ancho el rostro.

Figura 52. Estimación de la conformación de la vista palatal para el ancestro de las especies *Canis latrans* (Cla) y *Canis lupus* (Clu), en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.

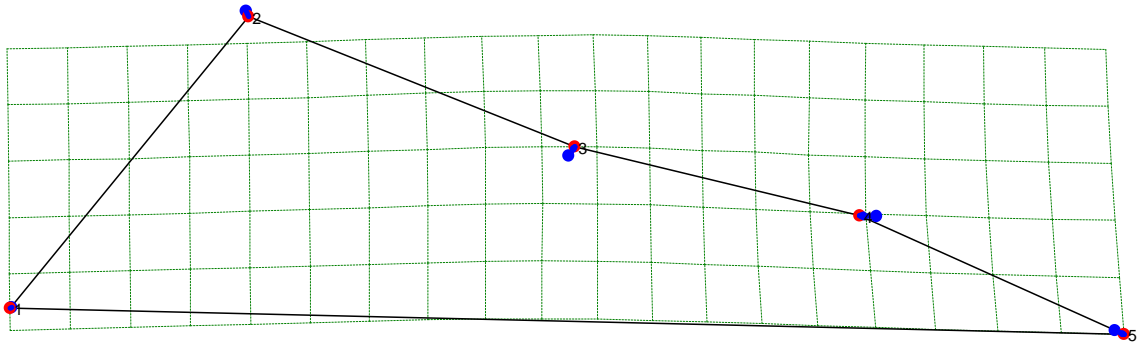


Finalmente en el nodo 29 se nota desplazamiento en algunos de los puntos. En el landmark 1 no se observan movimientos en la región de la esquina posterior-medial palatal, mientras que en el punto 2 se observa un pequeño desplazamiento hacia la izquierda, posiblemente ampliando la hilera de dientes premolares que se ve ratificado por el punto 3 que se desplaza hacia la derecha. El landmark 4 presenta un leve movimiento hacia la derecha, lo que podría dar lugar a un mayor alargamiento del rostro en la parte de la frente. En el punto 5 la parte más anteroposterior del incisivo, se observa un pequeño desplazamiento hacia la izquierda, posiblemente haciendo un poco más corto y ancho el rostro.

5.3.2.4. Comparación entre los nodos reconstruidos para la vista Palatal

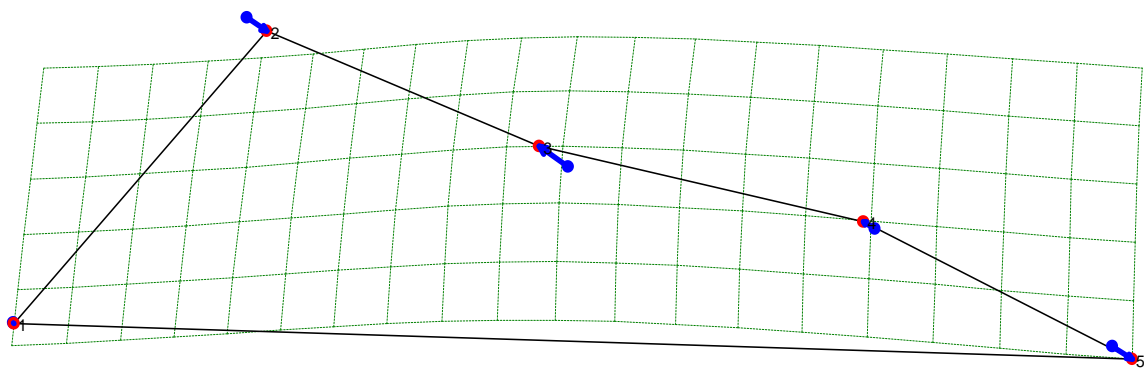
Para esta comparación se utilizaron cinco landmarks y se realizaron comparaciones de interés desde el punto de vista morfológico y ecológico, cada una de las figuras que presenta este análisis hacen parte de los en la filogenia de la figura 9. Las figuras muestran para cada landmark dos puntos sobrepuestos, uno de color azul que me indica el lugar de ubicación del landmark para el nodo que se toma como punto de referencia, mientras que el punto de color rojo es la ubicación del landmark para el nodo que se toma como punto de comparación.

Figura 53. Comparación de la conformación de la vista palatal para la especie *Nyctereutes procyonoides* (Npr) frente al ancestro de la Subfamilia Caninae.



En la figura 53 el nodo ancestral (puntos azules) frente a *Nyctereutes procyonoides* (Npr) (puntos rojos), muestra varias diferencias entre las dos conformaciones. En el landmark 1 no se observan movimientos en la región de la esquina posterior-medial palatal, en el punto 2 se observa un leve movimiento hacia abajo, posiblemente reduciendo la hilera de dientes premolares. El punto 3 se desplaza hacia arriba y a la derecha generando un rostro más grueso y robusto. El landmark 4 presenta un leve movimiento hacia la izquierda y arriba lo que podría dar lugar a un mayor engrosamiento del rostro en la parte de la frente. Finalmente, en el punto 5 en la parte más anteroposterior del incisivo hay un desplazamiento hacia la derecha posiblemente presentando incisivos más procumbentes.

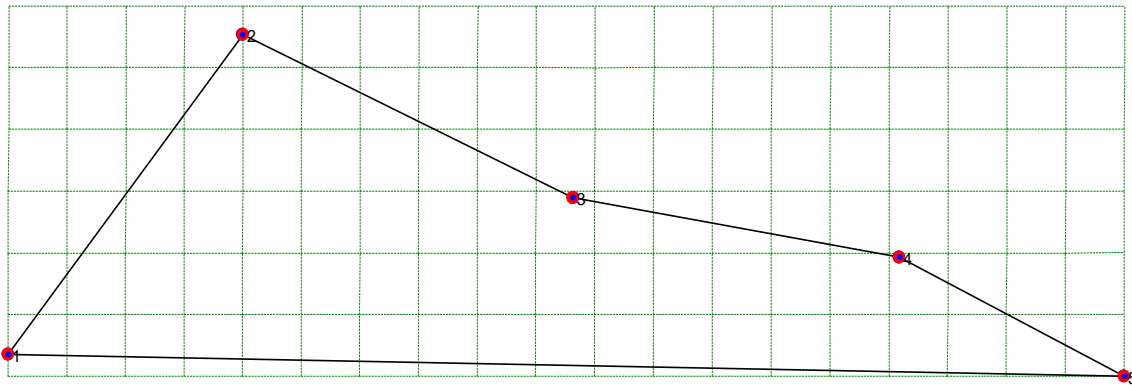
Figura 54. Comparación de la conformación de la vista palatal para la especie *Otocyon megalotis* (Ome) frente al ancestro de la Subfamilia Caninae.



En la figura 54 el nodo ancestral (puntos azules) frente a *Otocyon megalotis* (Ome) (puntos rojos). En el landmark 1 no se observan movimientos en la región de la esquina posterior-medial palatal. En el punto 2 se observa un fuerte movimiento hacia abajo y a la derecha posiblemente reduciendo la hilera de dientes premolares. El punto 3 se desplaza hacia arriba e izquierda generando una reducción de los dientes premolares, en cuanto al landmark 4 presenta un leve movimiento hacia la izquierda y arriba lo que podría dar lugar a un mayor engrosamiento del rostro en la parte de la frente. Finalmente, en el punto 5 la

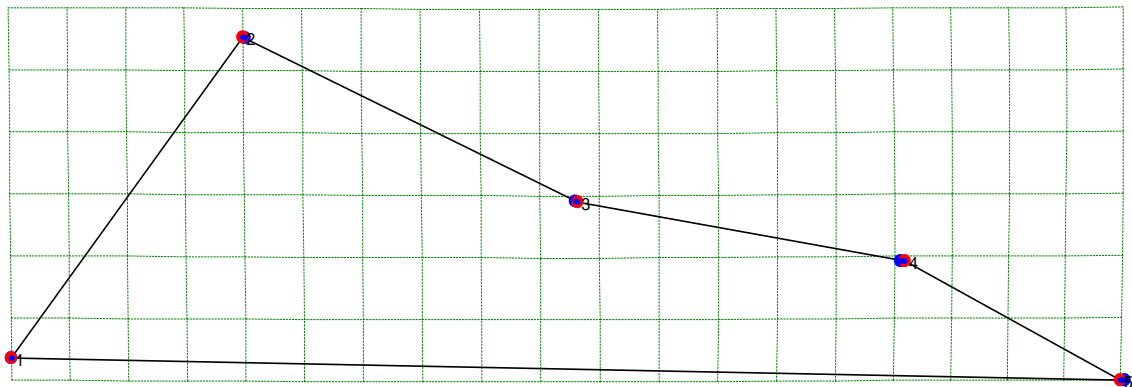
parte más anteroposterior del incisivo hay un desplazamiento hacia la derecha posiblemente presentando incisivos más procumbentes.

Figura 55. Comparación de la conformación de la vista palatal para el ancestro de la tribu Vulpini (nodo 5) frente al ancestro de los *Vulpes* afrotropicales e indomalayos (nodo 6).



En la figura 55 el nodo 5 (puntos azules) frente al nodo 6 (puntos rojos), no se observa ninguna diferencia entre estos dos nodos reconstruidos, indicando la similitud entre los rasgos evaluados.

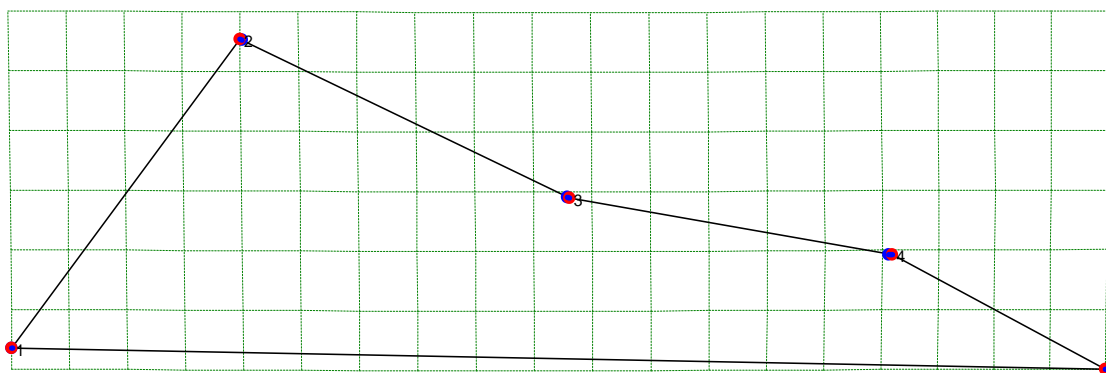
Figura 56. Comparación de la conformación de la vista palatal para el ancestro de la tribu Vulpini (nodo 5) frente al ancestro de los *Vulpes* holárticos (nodo 9).



En la figura 56 el nodo 5 (puntos azules) frente al nodo 9 (puntos rojos), se notan varias diferencias entre las dos conformaciones. En el landmark 1 no se observan movimientos en la región de la esquina posterior-medial palatal. En el punto 2 se observa un leve movimiento hacia arriba y a la izquierda. El punto 3 se desplaza hacia abajo e izquierda posiblemente aumentando la hilera de dientes. En cuanto al landmark 4 presenta un leve movimiento hacia la derecha lo que podría dar lugar a un adelgazamiento del rostro en la parte de la frente. Finalmente, en el punto 5 la parte más anteroposterior del incisivo hay un

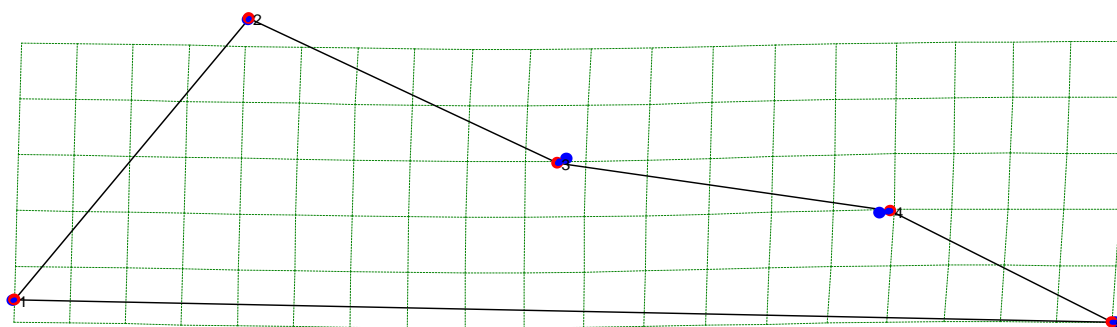
desplazamiento hacia la izquierda posiblemente presentando incisivos un poco menos procumbentes.

Figura 57. Comparación de la conformación de la vista palatal para el ancestro de los *Vulpes* afrotropicales e indomalayos (nodo 6) frente al ancestro de los *Vulpes* holárticos (nodo 9).



En la figura 57 el nodo 6 (puntos azules) se compara con el nodo 9 (puntos rojos), se observan unas ligeras diferencias. En el landmark 1 no se observan movimientos en la región de la esquina posterior-medial palatal, para los puntos 2 y 3 se desplazan en sentido contrario presentando un leve acortamiento de la hilera de dientes premolares. En cuanto al landmark 4 presenta un leve movimiento hacia la derecha lo que podría dar lugar a un adelgazamiento del rostro en la parte de la frente. Finalmente en el punto 5 la parte más anteroposterior del incisivo, hay un desplazamiento hacia la izquierda posiblemente presentando un engrosamiento del rostro.

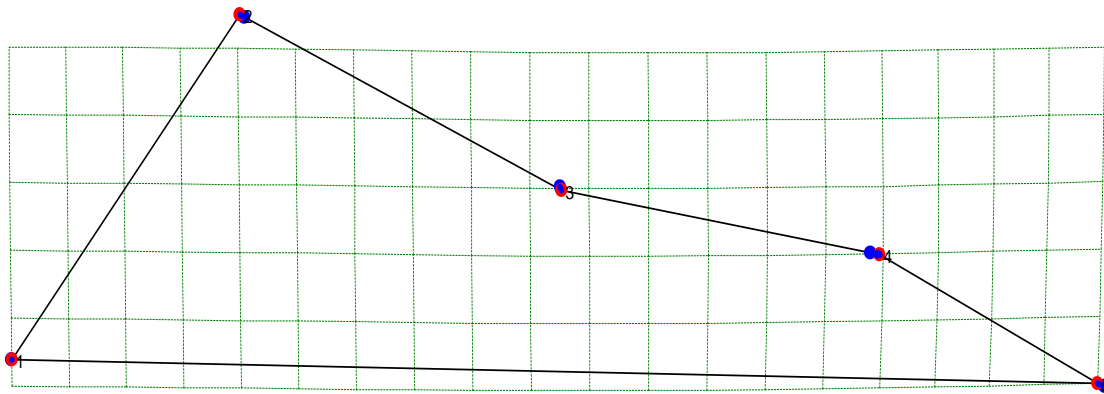
Figura 58. Comparación de la conformación de la vista palatal para el ancestro de los cánidos suramericanos (nodo 14) frente a *Chrysocyon brachyurus* (Cbr).



En la figura 58 se comparan el nodo 14 (puntos azules) frente a *Chrysocyon brachyurus* (Cbr), (puntos rojos), se presentan varias diferencias entre las dos conformaciones. En los landmarks 1 y 2 no se observan desplazamientos del *Chrysocyon brachyurus* (Cbr) frente al

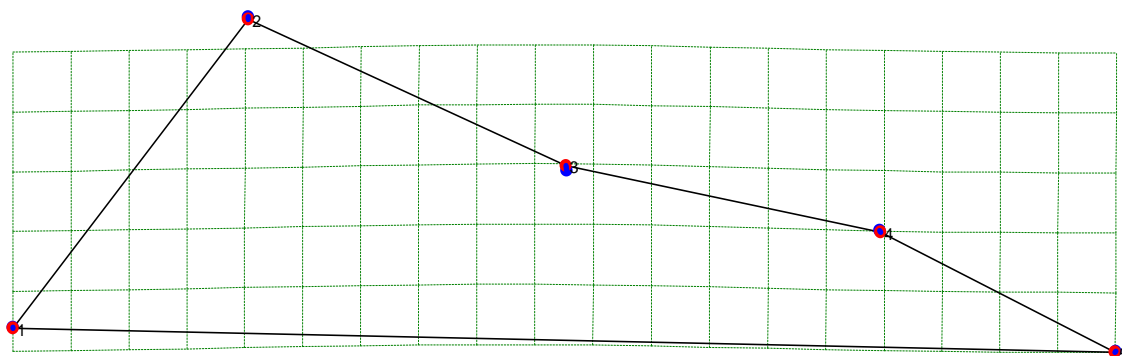
nodo 14. En el nodo 3 se observa un movimiento hacia abajo y a la izquierda tal vez adelgazando el rostro. En cuanto al landmark 4 presenta un leve movimiento hacia la derecha lo que podría dar lugar a un adelgazamiento del rostro en la parte de la frente. Finalmente en el punto 5 la parte más anteroposterior del incisivo hay un desplazamiento hacia la izquierda posiblemente presentando incisivos un poco menos procumbentes.

Figura 59. Comparación de la conformación de la vista palatal para el ancestro de los cánidos suramericanos (nodo 14) frente al ancestro de los *Vulpes* afrotropicales e indomalayos (nodo 6).



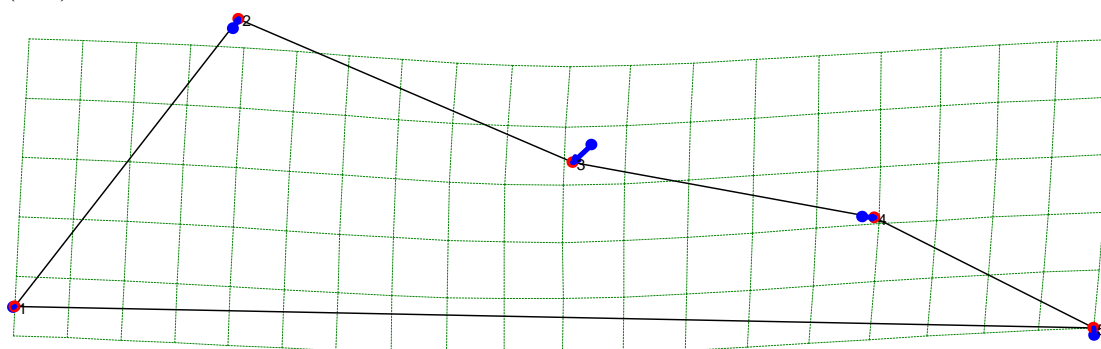
En la figura 59 el nodo 14 (puntos azules) frente al nodo 6 (puntos rojos), se presentan varias diferencias entre las dos conformaciones. En el landmark 1 no se observan movimientos en la región de la esquina posterior-medial palatal. En el punto 2 se observa un leve movimiento hacia arriba y a la izquierda. El punto 3 se desplaza hacia abajo y a la derecha posiblemente aumentando la hilera de dientes. En cuanto al landmark 4 presenta un leve movimiento hacia la derecha lo que podría dar lugar a un alargamiento del rostro. Finalmente, en el punto 5 la parte más anteroposterior del incisivo hay un desplazamiento hacia la izquierda del nodo 6, posiblemente presentando incisivos menos procumbentes.

Figura 60. Comparación de la conformación de la vista palatal para el ancestro de los cánidos suramericanos (nodo 14) frente al ancestro del clado de los lobos (nodo 22).



En la figura 60 el nodo 14 (puntos azules) frente al nodo 22 (puntos rojos), se presentan pocas diferencias entre las dos conformaciones. En los landmarks 1, 4 y 5 no se observan movimientos. En el punto 2 se observa un leve movimiento hacia abajo tal vez adelgazando el rostro, mientras que en el punto 3 del nodo 22 hay un desplazamiento hacia arriba lo que podría dar lugar a un engrosamiento del rostro en la parte de la frente.

Figura 61. Comparación de la conformación de la vista palatal para el ancestro del clado de los lobos hipercarnívoros (nodo 25) frente al ancestro del *Canis latrans* (Cla) y *Canis lupus* (Clu).



En la figura 61 el nodo 25 (puntos azules) frente al nodo 29 (puntos rojos). En el landmark 1 no se observan movimientos en la región de la esquina posterior-medial palatal, en el punto 2 se desplaza hacia arriba y a la derecha implicando un engrosamiento en la región dental premolar posiblemente en mayor medida hacia el cuarto premolar o diente carnasial. El punto 3 se desplaza hacia abajo implicando una reducción en la hilera de dientes y en el rostro. En el punto 4 se observa un desplazamiento hacia la derecha mostrando un alargamiento del rostro. Finalmente, en el punto 5 la parte más anteroposterior del incisivo, hay un desplazamiento hacia arriba presentando un engrosamiento de esta región haciéndola más resistente.

5.3.2.5. Análisis de los nodos reconstruidos para la vista Lateral total

Cada una de las figuras de este análisis representa los nodos reconstruidos como se observa en la filogenia de la figura 9, desde el nodo 1 o ancestro común hasta el nodo 29. Para esta vista se utilizaron 14 landmarks, en donde el nodo 1 es el ancestro común de los cánidos actuales. Las figuras 62 a 72 muestran para cada landmark dos puntos superpuestos, uno de color azul que indica el lugar de ubicación del landmark para el ancestro común de los cánidos de la subfamilia Caninae o punto de referencia, mientras que el punto de color rojo es la ubicación del landmark del nuevo nodo reconstruido o punto de comparación, quien muestra el desplazamiento del punto con respecto al ancestral.

Figura 62. Conformación de la vista lateral total estimada para el ancestro de la subfamilia Caninae (Nodo1). Esta conformación es la base de comparación con los ancestros subsecuentes de la subfamilia Caninae.

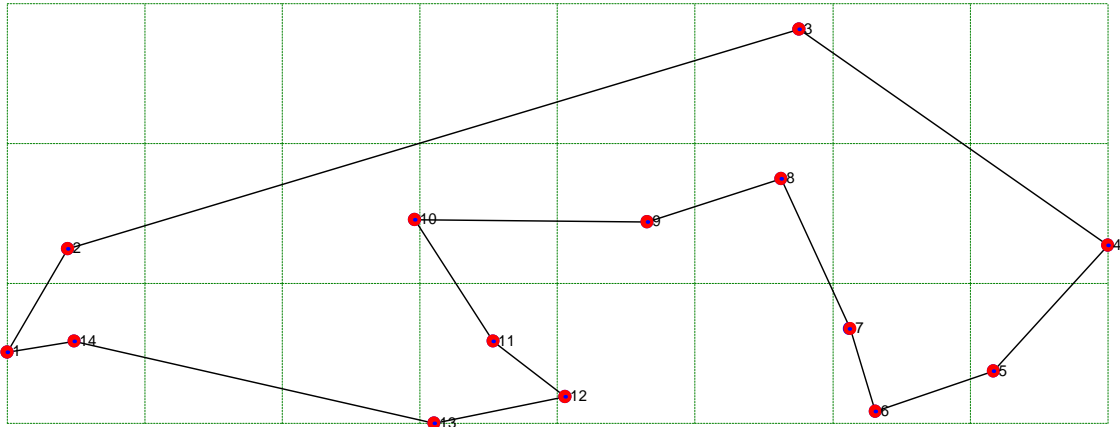


Figura 63. Estimación de la conformación de la vista lateral total para el ancestro del clado Vulpini y comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.

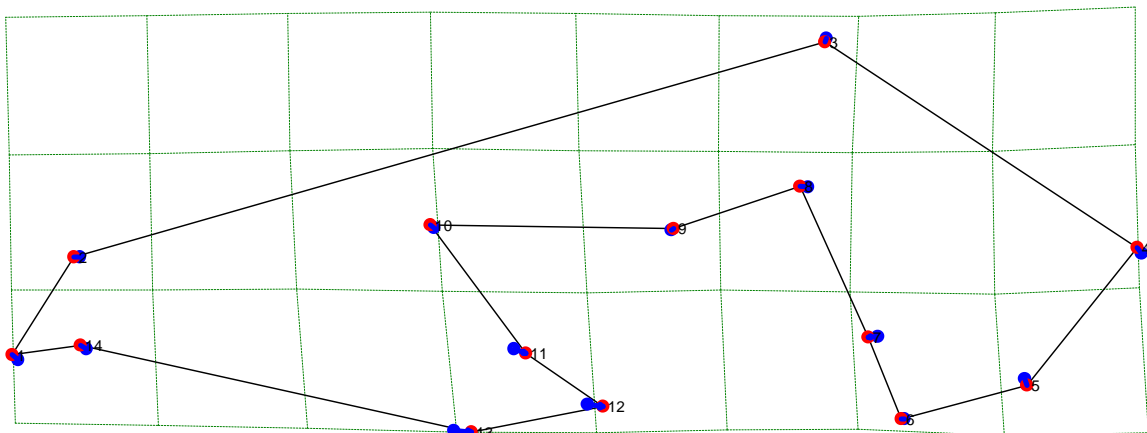
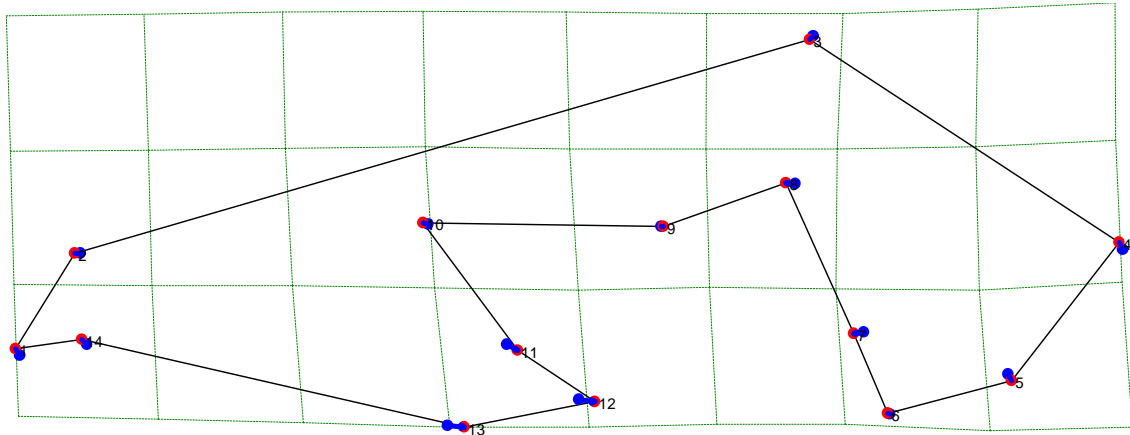


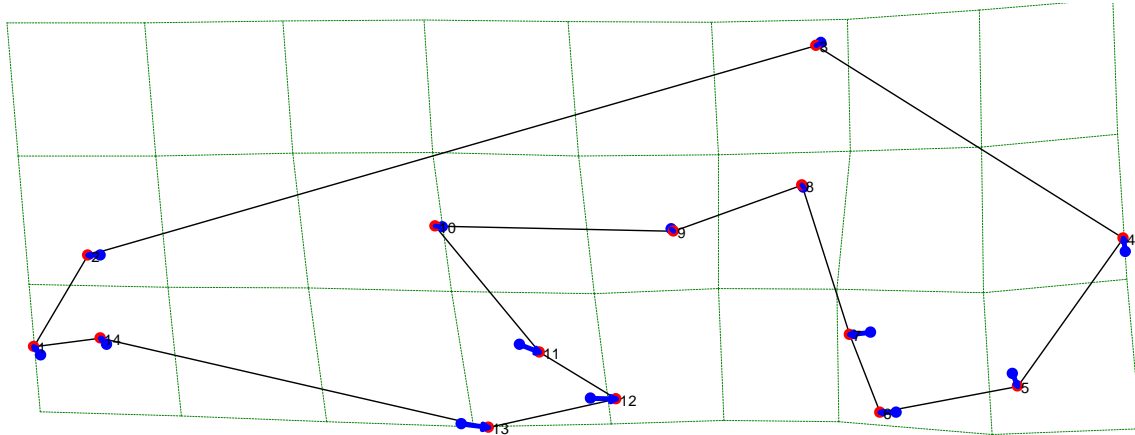
Figura 64. Estimación de la conformación de la vista lateral total para el ancestro de las especies afrotropicales e indomalayas del clado Vulpini y comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.



Para los nodos 5 y 6 se visualiza el desplazamiento de todos los puntos. En el landmark 1 se observa un desplazamiento hacia arriba y a la izquierda, en el punto 2 se presenta movimiento hacia la izquierda, con estos movimientos se visualiza un alargamiento y adelgazamiento del rostro del cráneo, características que se ratifican con el leve desplazamiento del punto 14 hacia arriba y a la izquierda. El landmark 3 se dirige hacia abajo haciendo menos abovedado el neurocráneo. En el punto 4 se nota un desplazamiento hacia arriba dando indicios de pequeño acortamiento hacia la parte de la sutura que une el occipital y parietal sobre la cresta nugal. En el punto 8 hay un desplazamiento hacia la izquierda esto podría representar una posible reducción de la región del neurocráneo. En el punto 5 se observa un desplazamiento hacia abajo.

Ahora, hablaremos de los landmarks que componen el arco zigomático, el landmark 6 se desplaza hacia la izquierda. El punto 7 se mueve hacia la izquierda. En el punto 9 hay un leve movimiento hacia arriba. Mientras que el punto 10 se desplaza hacia arriba y a la izquierda. Finalmente el punto 11 hace un movimiento hacia abajo y a la derecha, estos movimientos podrían referir un alargamiento y curvado el arco zigomático. Para los puntos 12 y 13 se observa un marcado movimiento hacia la izquierda que mostraría un incremento en la superficie molar.

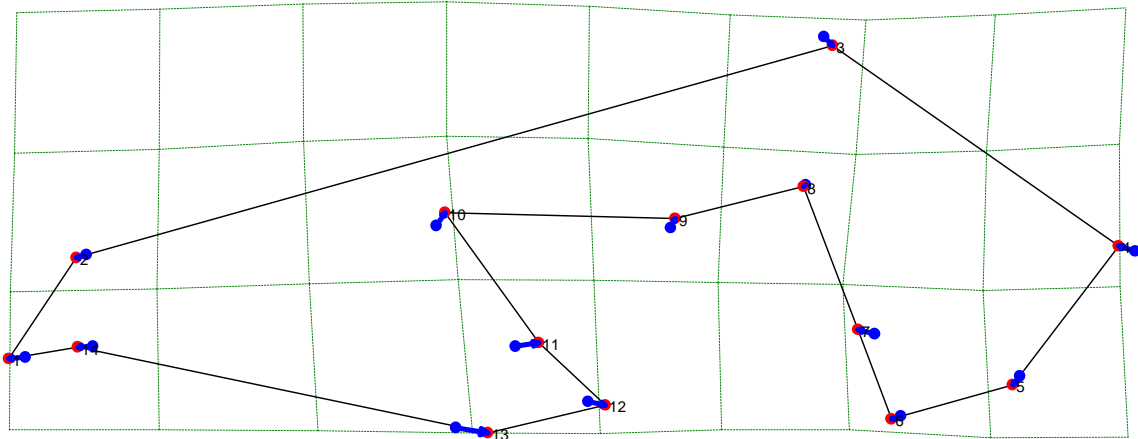
Figura 65. Estimación de la conformación de la vista lateral total para el ancestro de las especies *Vulpes rueppelli* (Vru) y *Vulpes zerda* (Vze), en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.



En el nodo 8 se presenta desplazamiento en todos los landmarks. En el landmark 1 se observa un desplazamiento hacia la izquierda. En el punto 2 se presenta movimiento hacia arriba, con estos movimientos se visualiza un alargamiento y adelgazamiento del rostro del cráneo, hipótesis que se ratifica con el desplazamiento del punto 14 hacia arriba y a la izquierda. En el landmark 3 se observa que se dirige hacia la izquierda haciendo menos abovedado el neurocráneo. En el punto 4 se nota un desplazamiento hacia arriba dando indicios de un pequeño acortamiento hacia la parte de la sutura que une el occipital y parietal sobre la cresta nuchal. En el punto 8 hay un leve desplazamiento hacia arriba esto podría representar una reducción de la fosa temporal. El punto 5 se observa un desplazamiento hacia abajo.

Ahora hablaremos de los landmarks que componen el arco zigomático, el landmark 6 se desplaza hacia la izquierda, el punto 7 se mueve hacia la izquierda, en el punto 9 hay un leve movimiento hacia abajo, mientras que el punto 10 se desplaza hacia la izquierda. Finalmente el punto 11 hace un movimiento hacia abajo y a la derecha, estos movimientos podrían referir un alargamiento y adelgazamiento del arco zigomático. Para los puntos 12 y 13 se observa un marcado movimiento hacia la izquierda que correspondería a un incremento en la superficie molar.

Figura 66. Estimación de la conformación de la vista lateral total para el ancestro de las especies holárticas del clado Vulpini y comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.



El nodo 9 se presenta desplazamiento en todos los landmarks. En el landmark 1 se observa un desplazamiento hacia la izquierda, en el punto 2 se presenta movimiento hacia abajo y a la izquierda, con estos movimientos se visualiza un alargamiento y adelgazamiento del rostro del cráneo, hipótesis que se ratifica con el desplazamiento del punto 14 hacia la izquierda. En el landmark 3 se observa que se dirige hacia abajo y a la derecha haciendo un poco más abovedado el neurocráneo, en el punto 4 se nota un desplazamiento hacia arriba y a la izquierda dando indicios del acortamiento hacia la parte de la sutura que une el occipital y parietal sobre la cresta nugal. En el punto 8 hay un pequeño movimiento hacia abajo esto podría representar una pequeña reducción de la fosa temporal, en el punto 5 se observa un desplazamiento hacia abajo.

Ahora hablaremos de los landmarks que componen el arco zigomático, el landmark 6 se desplaza hacia abajo y a la izquierda, el punto 7 se mueve hacia arriba y a la izquierda, en el punto 9 hay un movimiento hacia arriba, mientras que el punto 10 se desplaza hacia arriba y a la derecha. Finalmente el punto 11 hace un movimiento hacia la derecha, estos movimientos podrían referir un acortamiento, curvado y engrosamiento del arco zigomático. Para los puntos 12 y 13 se observan un movimiento hacia la derecha en mayor proporción en el punto 13 lo que correspondería a un incremento en la superficie dental pero más influenciado por un mayor incremento en el tamaño del cuarto premolar o diente carnasial.

Figura 67. Estimación de la conformación de la vista lateral total para el ancestro de las especies del clado Canini y comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.

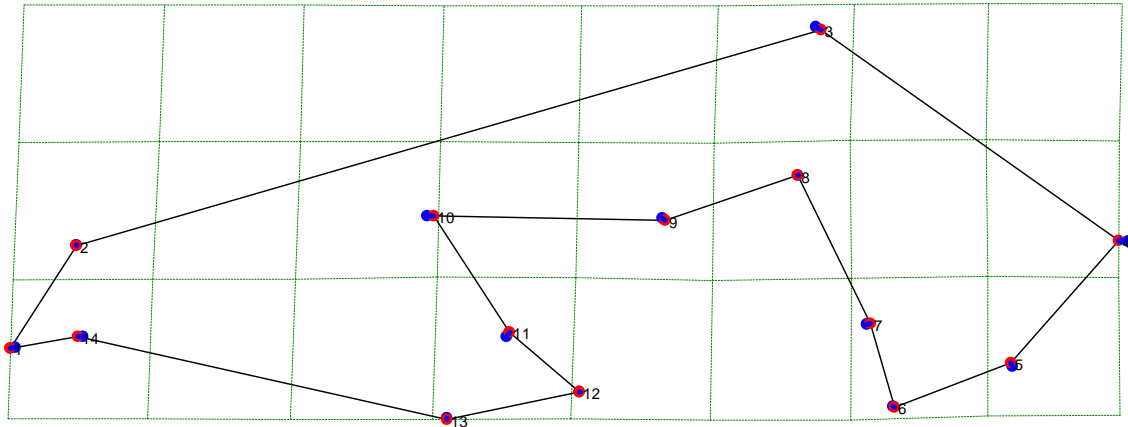
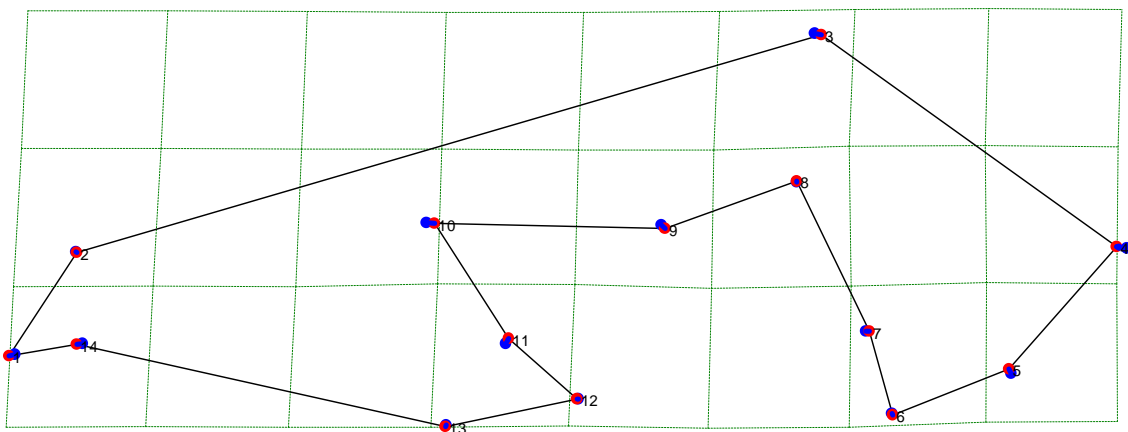


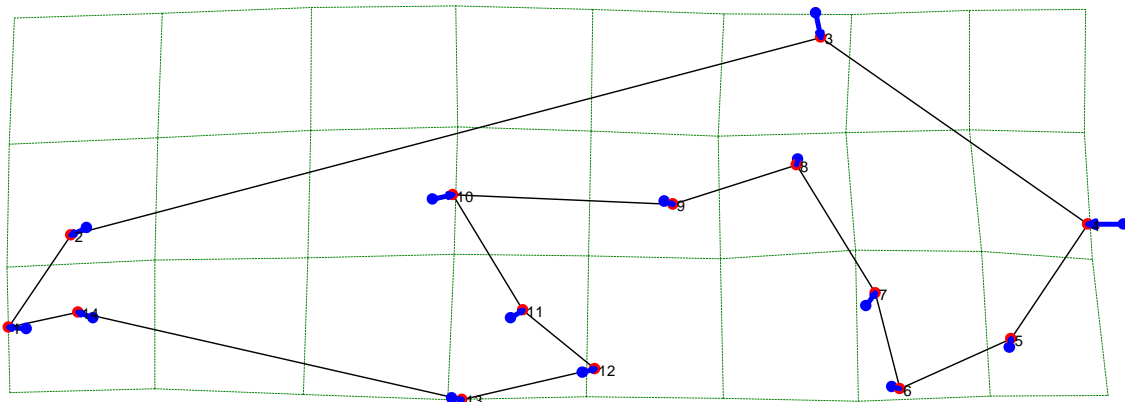
Figura 68. Estimación de la conformación de la vista lateral total para el ancestro de las especies de cánidos suramericanos y comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.



Para los nodos del 13 y 14 se observa desplazamiento en todos los puntos. En el landmark 1 se observa un desplazamiento hacia la izquierda, en el punto 2 no se presenta movimiento, con estos movimientos se visualiza un alargamiento del rostro del cráneo, hipótesis que se ratifica con el desplazamiento del punto 14 hacia la izquierda. En el landmark 3 se observa que se presenta un muy corto movimiento hacia abajo y a la derecha haciendo más bajo y comprimido el neurocráneo. En el punto 4 se nota un desplazamiento hacia arriba y a la izquierda dando indicios del acortamiento hacia la parte de la sutura que une el occipital y parietal sobre la cresta nugal. En el punto 8 hay un pequeño movimiento hacia arriba esto podría disminuir la fosa másetérica, en el punto 5 se observa un desplazamiento hacia arriba.

Ahora hablaremos de los landmarks que componen el arco zigomático, el landmark 6 no se desplaza, el punto 7 se mueve hacia la derecha, en el punto 9 hay un movimiento hacia abajo, mientras que el punto 10 se desplaza hacia la derecha. Finalmente el punto 11 hace un movimiento hacia arriba y a la derecha, estos movimientos podrían referir un acortamiento, curvado y adelgazamiento del arco zigomático. Para los puntos 12 y 13 no se observan movimientos en el dentario en la hilera de dientes.

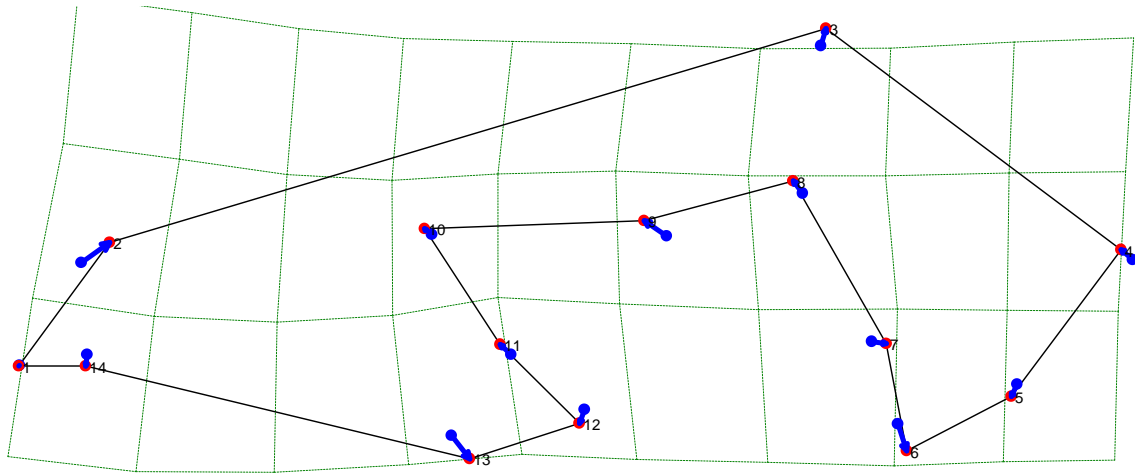
Figura 69. Estimación de la conformación de la vista lateral total para el ancestro del clado de los lobos y comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.



En el nodo 22 se observa desplazamiento en todos los puntos. En el landmark 1 se observa un desplazamiento hacia la izquierda, en el punto 2 se observa un movimiento hacia abajo y a la izquierda, con estos movimientos se visualiza un alargamiento y adelgazamiento más pronunciado del rostro del cráneo que las conformaciones anteriores, hipótesis que se ratifica con el desplazamiento del punto 14 hacia la izquierda. En el landmark 3 se observa que se presenta un movimiento muy pronunciado hacia abajo comprimiendo fuertemente el neurocráneo. En el punto 4 se nota un desplazamiento marcado a la izquierda indicando un fuerte acortamiento hacia la parte de la sutura que une el occipital y parietal sobre la cresta nuchal. En el punto 8 hay un pequeño movimiento hacia abajo esto muestra una fuerte disminución de la fosa temporal, en el punto 5 se observa un desplazamiento hacia arriba.

Ahora en relación a los landmarks que componen el arco zigomático, el landmark 6 se desplaza hacia la derecha. El punto 7 se mueve hacia arriba y a la derecha, en el punto 9 hay un movimiento hacia abajo, mientras que el punto 10 se desplaza hacia la derecha. Finalmente el punto 11 hace un movimiento hacia arriba y a la derecha, estos movimientos podrían referir un alargamiento y adelgazamiento del arco zigomático. Para los puntos 12 y 13 se observan movimientos hacia la derecha incrementando la hilera de dientes.

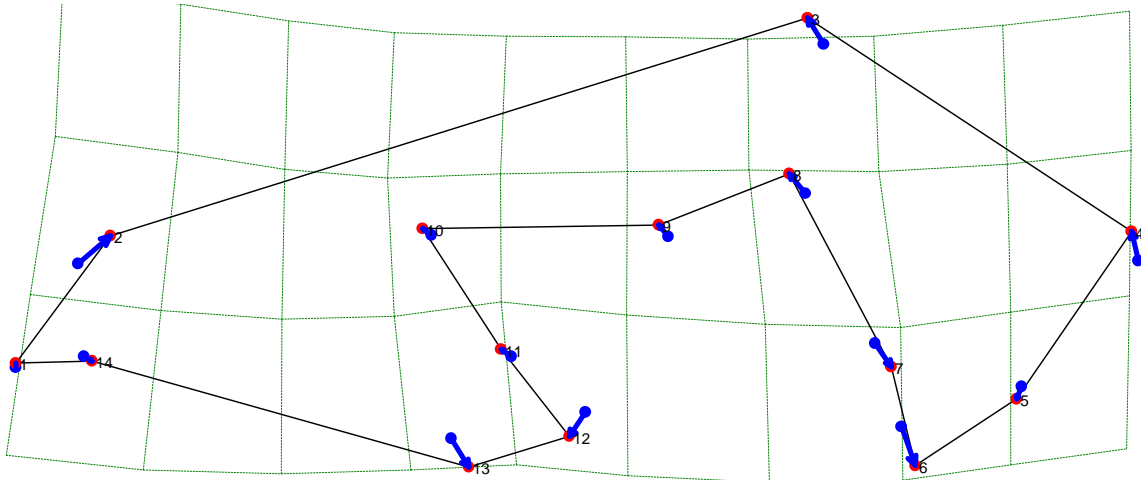
Figura 70. Estimación de la conformación de la vista lateral total para el ancestro de las especies *Lycaon pictus* (Lpi), *Cuon alpinus* (Cal) y *Speothos venaticus* (Sve) en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.



En el nodo 25 se advierte desplazamiento en la mayoría de los puntos. En el landmark 1 no se observa desplazamiento con respecto al ancestro. En el punto 2 se observa un movimiento hacia arriba y a la derecha, en el punto 14 se observa un movimiento hacia abajo, en estos desplazamientos se observa un engrosamiento y marcada reducción del rostro del cráneo. En el landmark 3 se observa un mayor movimiento hacia arriba haciendo más abovedado el neurocráneo. En el punto 4 se nota un desplazamiento marcado hacia arriba y a la izquierda indicando un fuerte acortamiento hacia la parte de la sutura que une el occipital y parietal sobre la cresta nugal incrementando el tamaño de la bóveda craneal. En el punto 8 se observa el movimiento hacia arriba confirmando el aumento de la bóveda, en el punto 5 se observa un desplazamiento hacia abajo.

Ahora con referencia a los landmarks que componen el arco zigomático. El landmark 6 tiene un fuerte desplazamiento hacia abajo. El punto 7 se mueve hacia la derecha, en el punto 9 hay un fuerte movimiento hacia arriba y a la izquierda, mientras que el punto 10 se desplaza hacia arriba y a la izquierda. Finalmente el punto 11 hace un movimiento hacia arriba y a la izquierda. Estos movimientos podrían referirse a un aumento, curvado y engrosamiento del arco zigomático. En el punto 12 se observa un desplazamiento hacia abajo y a la izquierda. En el punto 13 se presenta un marcado movimiento hacia abajo y la derecha, lo que muestra una pérdida de la superficie molar o reducción de los molares.

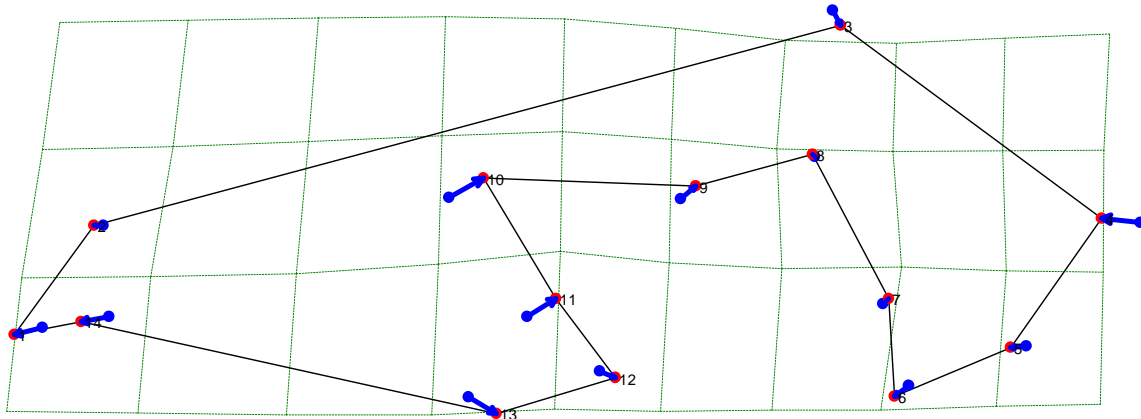
Figura 71. Estimación de la conformación de la vista lateral total para el ancestro de las especies *Lycaon pictus* (Lpi) y *Speothos venaticus* (Sve) en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.



En el nodo 26 se observa desplazamiento en la mayoría de los puntos, en el landmark 1 se observa un leve desplazamiento hacia arriba, en el punto 2 se observa un movimiento hacia arriba y a la derecha, en el punto 14 se observa un movimiento hacia abajo y a la izquierda, en estos desplazamientos se observa un engrosamiento y marcada reducción del rostro del cráneo. En el landmark 3 se observa un mayor movimiento hacia arriba haciendo más abovedado el neurocráneo, en el punto 4 se nota un desplazamiento marcado hacia arriba indicando un fuerte acortamiento hacia la parte de la sutura que une el occipital y parietal sobre la cresta nugal, incrementando el tamaño de la bóveda craneal. En el punto 8 se observa el movimiento hacia arriba confirmando el aumento de la bóveda, en el punto 5 se observa un desplazamiento hacia abajo.

Ahora hablaremos de los landmarks que componen el arco cigomático, el landmark 6 tiene un fuerte desplazamiento hacia abajo, el punto 7 se mueve hacia abajo, en el punto 9 hay un movimiento hacia arriba y a la izquierda, mientras que el punto 10 se desplaza hacia arriba y a la izquierda. Finalmente el punto 11 hace un movimiento hacia arriba y a la izquierda, estos movimientos podrían referir un agrandamiento, curvado y engrosamiento del arco cigomático. En el punto 12 se observa un fuerte desplazamiento hacia abajo y a la izquierda y en el punto 13 se presenta un marcado movimiento hacia abajo y la derecha, lo que muestra una pérdida de la superficie molar o reducción de los molares.

Figura 72. Estimación de la conformación de la vista Lateral total para el ancestro de las especies *Canis latrans* (Cla) y *Canis lupus* (Clu), en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.



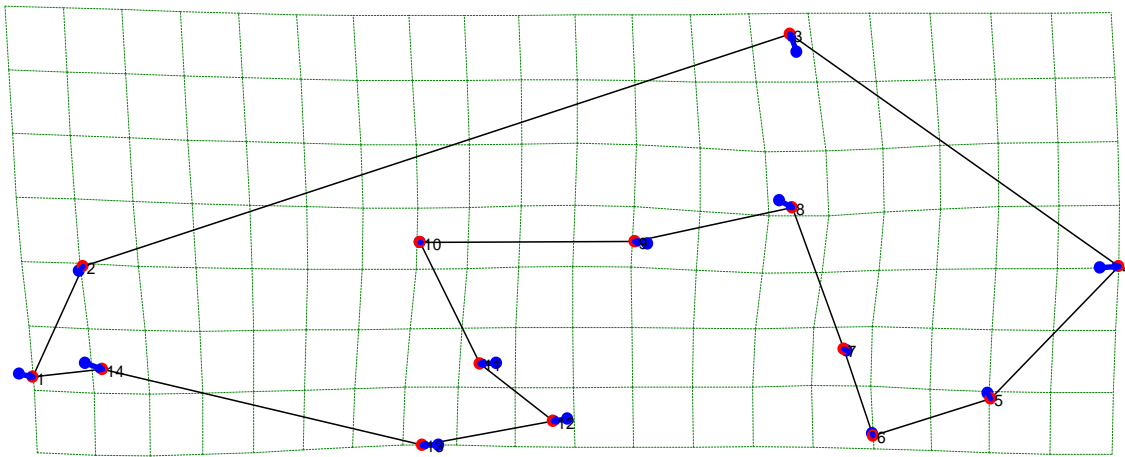
En el nodo 29 se visualiza desplazamiento en todos los puntos. En el landmark 1 se observa un desplazamiento hacia la izquierda, en el punto 2 se observa un movimiento hacia arriba y a la izquierda, en el punto 14 se observa un movimiento hacia la izquierda, en estos desplazamientos se observa un engrosamiento y alargamiento del rostro del cráneo. En el landmark 3 se observa un movimiento hacia abajo presentando una reducción en la bóveda del neurocráneo. En el punto 4 se nota un desplazamiento marcado hacia la izquierda indicando un fuerte acortamiento hacia la parte de la sutura que une el occipital y parietal sobre la cresta nugal reduciendo el tamaño de la bóveda craneal. En el punto 8 se observa un leve movimiento hacia arriba disminuyendo la fosa temporal y en el punto 5 se observa un desplazamiento hacia la izquierda.

Ahora con relación a los landmarks que componen el arco zigomático, el landmark 6 tiene un desplazamiento hacia abajo. El punto 7 se mueve hacia arriba y la derecha, mientras que los puntos 9, 10 y 11 presentan un marcado movimiento hacia arriba y a la derecha, estos movimientos podrían referir un agrandamiento, curvado y engrosamiento del arco zigomático. En el punto 12 se observa un fuerte desplazamiento hacia abajo y a la derecha y en el punto 13 se presenta un marcado movimiento hacia abajo y la derecha, lo que muestra un incremento en la superficie dental pero más por un mayor incremento en el tamaño del cuarto premolar o diente carnasial.

5.3.2.6. Comparación entre nodos reconstruidos para la vista lateral total

Para esta comparación se utilizaron 14 landmarks, para este análisis se tomaron algunos nodos y se compararon para ver cómo se establecen las conformaciones, cada una de las figuras que presenta este análisis hacen parte de los en la filogenia de la figura 9. Las figuras muestran para cada landmark dos puntos sobrepuestos, uno de color azul que indica el lugar de ubicación del landmark para el nodo que se toma como punto de referencia, mientras que el punto de color rojo es la ubicación del landmark para el nodo que se toma como punto de comparación.

Figura 73. Comparación de la conformación de la vista lateral total para la especie *Nyctereutes procyonoides* (Npr) frente al ancestro de la Subfamilia Caninae.

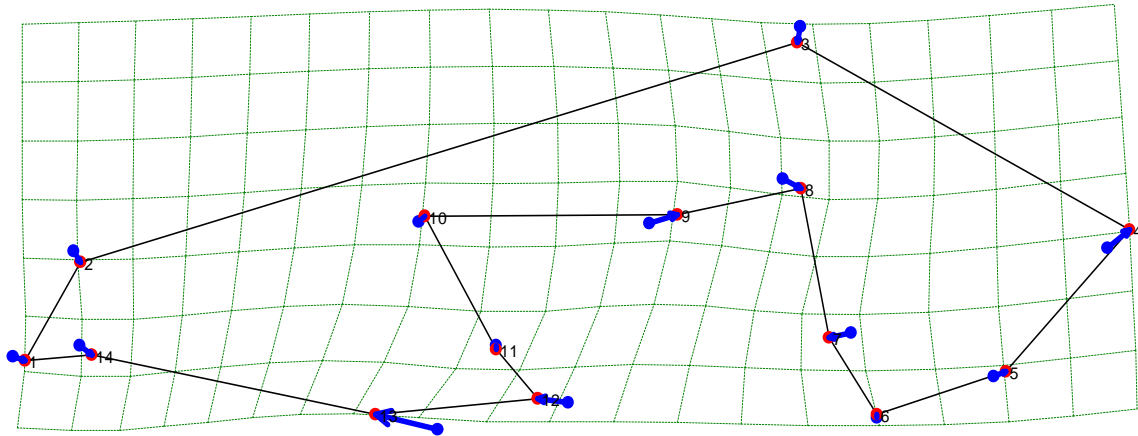


En la figura 73 el nodo 1 o ancestral (puntos azules) frente a *Nyctereutes procyonoides* Npr (puntos rojos). En el landmark 1 se observa un desplazamiento hacia la derecha, en el punto 2 se presenta movimiento hacia arriba y a la derecha, con estos movimientos se visualiza un acortamiento y engrosamiento del rostro del cráneo, hipótesis que se ratifica con el desplazamiento del punto 14 hacia abajo y a la derecha. En el landmark 3 se observa un mayor movimiento hacia arriba haciendo más abovedado el neurocráneo. En el punto 4 se observa un desplazamiento marcado hacia la derecha indicando una ampliación en la parte de la sutura que une el occipital y parietal sobre la cresta nugal incrementando el tamaño de la bóveda craneal. En el punto 8 hay un desplazamiento hacia abajo y a la izquierda esto podría representar una posible aumento en la fosa temporal, en el punto 5 se observa un leve desplazamiento hacia abajo.

Con referencia a de los landmarks que componen el arco zigomático, el punto 6 no presenta desplazamiento, el punto 7 se mueve hacia abajo y a la izquierda. En el punto 9 hay un movimiento hacia arriba, mientras que el punto 10 no se presenta ningún movimiento.

Finalmente el punto 11 hace un movimiento hacia la izquierda, estos movimientos podrían referir un engrosamiento y curvatura del arco zigomático. Para los puntos 12 y 13 se observan movimientos hacia la izquierda y abajo, que correspondería a una disminución en la superficie dental.

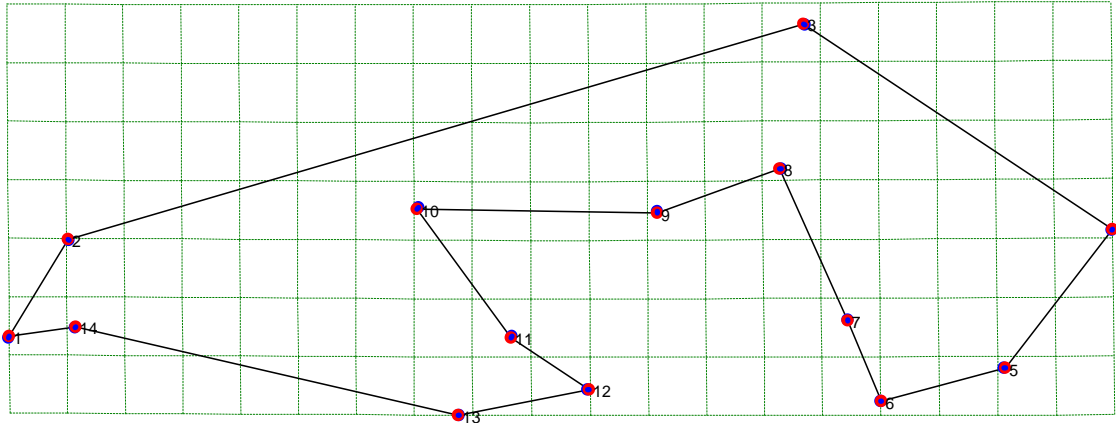
Figura 74. Comparación de la conformación de la vista lateral total para la especie *Otocyon megalotis* (Ome) frente al ancestro de la Subfamilia Caninae.



En la figura 74 el nodo 1 o ancestral (puntos azules) frente a *Otocyon megalotis* (Ome) (puntos rojos). En el landmark 1 se observa un desplazamiento hacia abajo y a la derecha, en el punto 2 se presenta movimiento hacia abajo y a la derecha, con estos movimientos se visualiza un acortamiento y engrosamiento del rostro del cráneo, hipótesis que se ratifica con el desplazamiento del punto 14 hacia abajo y a la derecha. En el landmark 3 se observa movimiento hacia abajo disminuyendo el tamaño del neurocráneo, en el punto 4 se nota un desplazamiento marcado hacia la derecha indicando una ampliación en la parte de la sutura que une el occipital y parietal sobre la cresta nucal incrementando el tamaño de la bóveda craneal. En el punto 8 hay un desplazamiento hacia abajo y a la izquierda esto podría representar una posible aumento en la fosa temporal, en el punto 5 se observa un leve desplazamiento hacia arriba y a la derecha.

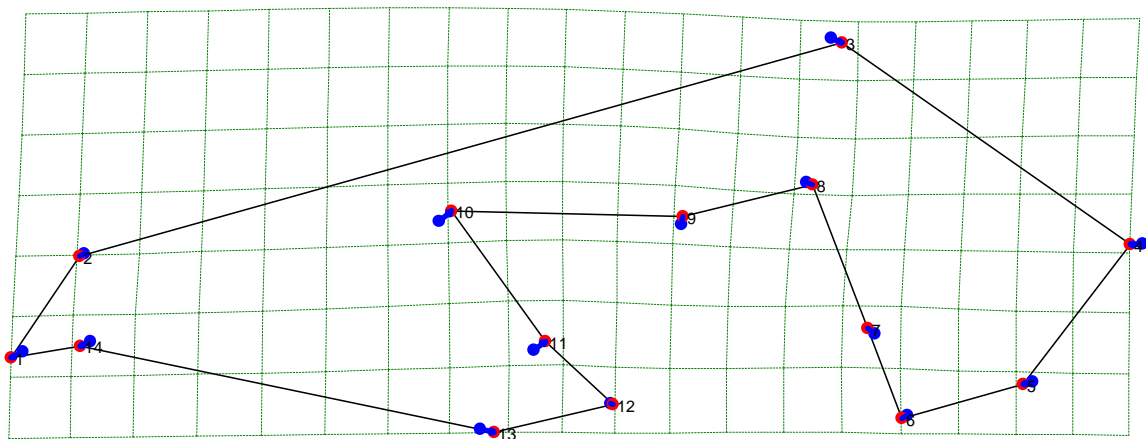
Ahora con relación a los landmarks que componen el arco zigomático, el punto 6 presenta desplazamiento hacia arriba, el punto 7 se mueve hacia abajo y a la izquierda. En el punto 9 hay un movimiento hacia arriba y a la derecha, mientras que el punto 10 presenta un leve movimiento hacia arriba y a la derecha. Finalmente el punto 11 hace un movimiento hacia abajo, estos movimientos podrían referir un engrosamiento y curvatura del arco zigomático. Para los puntos 12 y 13 se observan movimientos hacia la izquierda y arriba, que corresponderían a una disminución en la superficie dental.

Figura 75. Comparación de la conformación de la vista lateral total para el ancestro de la tribu Vulpini (nodo 5) frente al ancestro de los *Vulpes* afrotropicales e indomalayanos (nodo 6).



En la figura 75 el nodo 5 (puntos azules) frente al nodo 6 (puntos rojos), no presenta desplazamiento en los landmarks entre estos dos nodos reconstruidos, indicando la similitud de las conformaciones evaluadas.

Figura 76. Comparación de la conformación de la vista lateral total para el ancestro de la tribu Vulpini (nodo 5) frente al ancestro de los *Vulpes* holárticos (nodo 9).

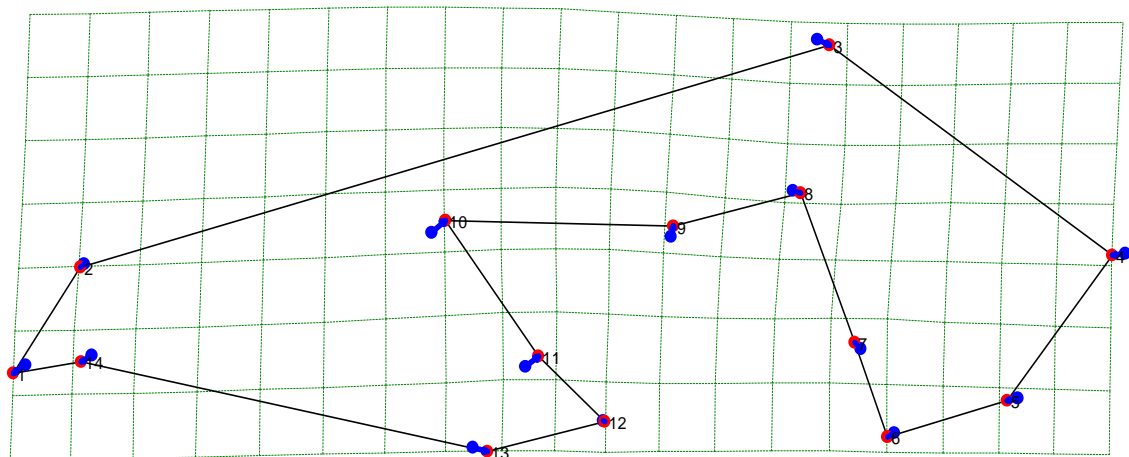


En la figura 76 el nodo 5 (puntos azules) frente al nodo 9 (puntos rojos). En el landmark 1 se observa un desplazamiento hacia abajo y a la izquierda, en el punto 2 se presenta movimiento hacia abajo y a la izquierda, con estos movimientos se visualiza un alargamiento del rostro del cráneo, hipótesis que se ratifica con el desplazamiento del punto 14 hacia abajo y a la izquierda. En el landmark 3 se observa movimiento hacia abajo y a la derecha disminuyendo el tamaño del neurocráneo. En el punto 4 se nota un desplazamiento hacia la izquierda indicando una reducción en la parte de la sutura que une el occipital y

parietal sobre la cresta nugal disminuyendo el tamaño de la bóveda craneal. En el punto 8 hay un desplazamiento hacia abajo y a la derecha esto podría representar una posible disminución en la fosa másetérica, en el punto 5 se observa un leve desplazamiento hacia abajo y a la izquierda.

Ahora en referencia a los landmarks que componen el arco zigomático, el punto 6 presenta desplazamiento hacia abajo, el punto 7 se mueve hacia arriba y a la izquierda. En el punto 9 hay un movimiento hacia arriba, mientras que el punto 10 presenta un movimiento hacia arriba y a la derecha. Finalmente el punto 11 hace un movimiento hacia arriba y a la derecha, estos movimientos podrían referir un mayor engrosamiento y mayor arqueamiento del arco zigomático. En el punto 12 se observa un leve movimiento hacia la derecha, finalmente el punto 13 presenta un movimiento hacia abajo y a la derecha que correspondería a una aumento en la superficie dental principalmente en el diente carnasial.

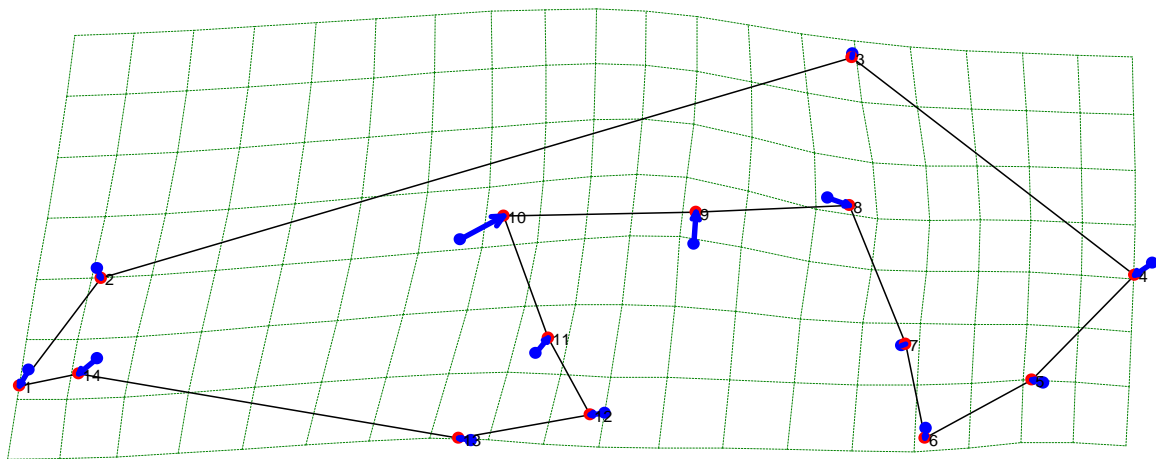
Figura 77. Comparación de la conformación de la vista lateral total para el ancestro de los *Vulpes* afrotropicales e indomalayanos (nodo 6) frente al ancestro de los *Vulpes* holárticos (nodo 9).



En la figura 77 el nodo 6 (puntos azules) frente al nodo 9 (puntos rojos), para los landmark 1, 2 y 14 se observa un leve desplazamiento hacia abajo y a la izquierda, movimientos que proyectan un alargamiento del rostro del cráneo. En el landmark 3 se observa movimiento hacia abajo y a la derecha disminuyendo el tamaño del neurocráneo. En el punto 4 se nota un desplazamiento hacia la izquierda indicando una reducción en la parte de la sutura que une el occipital y parietal sobre la cresta nugal, disminuyendo el tamaño de la bóveda craneal. En el punto 8 hay un desplazamiento hacia abajo y a la derecha esto podría representar una posible disminución en la fosa temporal, en el punto 5 se observa un leve desplazamiento hacia abajo y a la izquierda.

Ahora hablaremos de los landmarks que componen el arco zigomático, el punto 6 presenta desplazamiento hacia abajo, el punto 7 se mueve hacia arriba y a la izquierda, en el punto 9 hay un movimiento hacia arriba, mientras que el punto 10 presenta un movimiento hacia arriba y a la derecha. Finalmente el punto 11 hace un movimiento hacia arriba y a la derecha, estos movimientos podrían referir un mayor engrosamiento y mayor arqueamiento del arco zigomático. En el punto 12 se observa un leve movimiento hacia la derecha, finalmente el punto 13 presenta un movimiento hacia abajo y a la derecha que correspondería a una aumento en la superficie dental principalmente en el diente carnasial.

Figura 78. Comparación de la conformación de la vista lateral total para el ancestro de los cánidos suramericanos (nodo 14) frente a *Chrysocyon brachyurus* (Cbr).

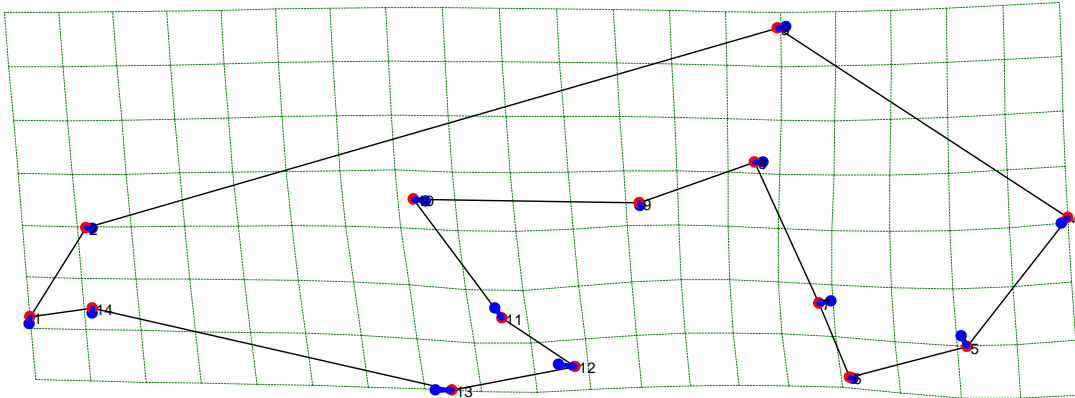


En la figura 78 el nodo 14 (puntos azules) frente a *Chrysocyon brachyurus* (Cbr) (puntos rojos). Para los landmark 1 y 14 se observa un leve desplazamiento hacia abajo y a la izquierda, en el punto 2 se presenta movimiento hacia abajo, con estos movimientos se visualiza un adelgazamiento y alargamiento del rostro del cráneo. En el landmark 3 se observa un leve movimiento hacia abajo que disminuye el tamaño del neurocráneo. En el punto 4 se nota un desplazamiento hacia abajo indicando un disminución en la parte de la sutura que une el occipital y parietal sobre la cresta nugal, esta configuración muestra un acortamiento de la estructura craneal y un arqueamiento de la bóveda craneal. En el punto 8 hay desplazamiento hacia abajo y a la derecha lo que podría representar una posible disminución en la fosa temporal, en el punto 5 se observa desplazamiento hacia la derecha.

Ahora en referencia a los landmarks que componen el arco zigomático, el punto 6 presenta desplazamiento hacia abajo, el punto 7 se mueve hacia arriba y a la derecha. En el punto 9 hay un marcado movimiento hacia arriba, mientras que el punto 10 presenta fuerte movimiento hacia arriba y a la derecha. Finalmente el punto 11 hace un movimiento hacia arriba y a la derecha, estos movimientos podrían referir un fuerte adelgazamiento y

arqueamiento del arco zigomático. En el punto 12 se observa un movimiento hacia la izquierda, finalmente el punto 13 presenta un movimiento hacia la izquierda que correspondería a una disminución en la superficie dental.

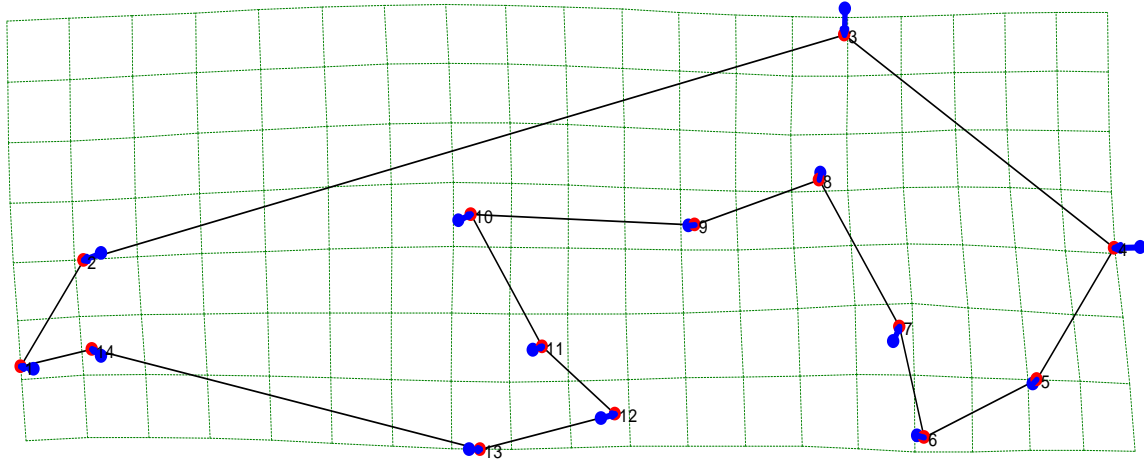
Figura 79. Comparación de la conformación de la vista lateral total para el ancestro de los cánidos suramericanos (nodo 14) frente al ancestro de los *Vulpes* afrotropicales e indomalayanos (nodo 6).



En la figura 79 el nodo 14 (puntos azules) frente al nodo 6 (puntos rojos). Para los landmark 1 y 14 se observa un leve desplazamiento hacia arriba, en el punto 2 se presenta movimiento hacia la izquierda, con estos movimientos se visualiza un leve engrosamiento y alargamiento del rostro del cráneo. En el landmark 3 se observa un leve movimiento hacia abajo y a la izquierda que disminuye el tamaño del neurocráneo. En el punto 4 se nota un desplazamiento hacia arriba y a la derecha indicando un aumento y alargamiento en la parte de la sutura que une el occipital y parietal sobre la cresta nugal. En el punto 8 hay pequeño desplazamiento hacia la izquierda lo que podría representar un posible alargamiento de la fosa temporal, en el punto 5 se observa desplazamiento hacia abajo.

Ahora acerca de los landmarks que componen el arco zigomático, el punto 6 presenta desplazamiento hacia la izquierda, el punto 7 se mueve hacia abajo y a la izquierda. En el punto 9 hay un leve movimiento hacia arriba, mientras que el punto 10 muestra un pequeño movimiento hacia la izquierda. Finalmente el punto 11 hace un movimiento hacia abajo, estos movimientos podrían referir un fuerte adelgazamiento y acortamiento del arco zigomático. Para los puntos 12 y 13 se observa un movimiento hacia la derecha que correspondería a un aumento en la superficie dental.

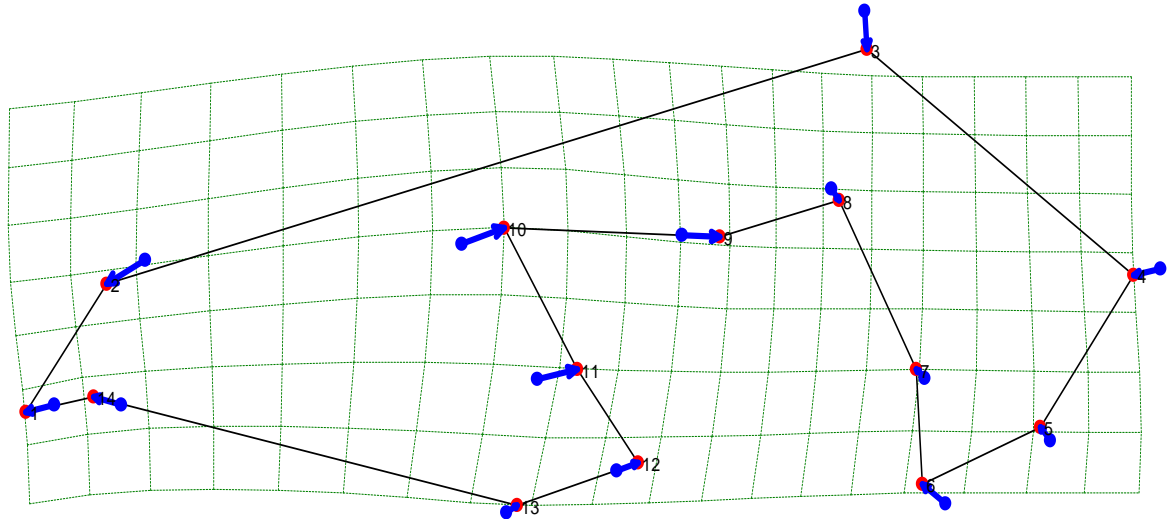
Figura 80. Comparación de la conformación de la vista lateral total para el ancestro de los cánidos suramericanos (nodo 14) frente al ancestro del clado de los lobos (nodo 22).



En la figura 80 el nodo 14 (puntos azules) frente al nodo 22 (puntos rojos). Para los landmarks 1 y 14 se observa un leve desplazamiento hacia arriba, en el punto 2 se presenta movimiento hacia la izquierda, con estos movimientos se visualiza un alargamiento del rostro del cráneo. En el landmark 3 se observa un leve movimiento hacia abajo que disminuye el tamaño del neurocráneo. En el punto 4 se nota un desplazamiento hacia la izquierda indicando una disminución en la parte de la sutura que une el occipital y parietal sobre la cresta nuchal. En el punto 8 hay pequeño desplazamiento hacia abajo, en el punto 5 se observa desplazamiento hacia la derecha.

Ahora hablaremos de los landmarks que componen el arco zigomático, el punto 6 presenta desplazamiento hacia la derecha, el punto 7 se mueve hacia arriba y a la derecha, en el punto 9 hay un leve movimiento hacia la derecha, mientras que el punto 10 presenta un pequeño movimiento hacia arriba y a la derecha. Finalmente el punto 11 hace un movimiento hacia la derecha, estos movimientos podrían referir un arqueamiento y adelgazamiento del arco zigomático. En el punto 12 y 13 se observa un movimiento hacia la derecha que correspondería a un aumento en la superficie dental.

Figura 81. Comparación de la conformación de la vista lateral total para el ancestro del clado de los lobos hipercarnívoros (nodo 25) frente al ancestro del *Canis latrans* (Cla) y *Canis lupus* (Clu).



En la figura 81 el nodo 25 (puntos azules) frente al nodo 29 (puntos rojos). En el landmark 1 se observa un desplazamiento hacia abajo y a la izquierda, en el punto 2 se presenta movimiento hacia abajo y a la izquierda, con estos movimientos se visualiza un alargamiento y adelgazamiento del rostro del cráneo, hipótesis que se ratifica con el desplazamiento del punto 14 hacia arriba y a la derecha. En el landmark 3 se observa un movimiento hacia abajo que disminuye el tamaño del neurocráneo. En el punto 4 se nota un desplazamiento hacia la izquierda indicando un acortamiento en la parte de la sutura que une el occipital y parietal sobre la cresta nuchal. En el punto 8 hay pequeño desplazamiento hacia abajo, en el punto 5 se observa desplazamiento hacia la arriba.

Ahora hablaremos de los landmarks que componen el arco zigomático, el punto 6 presenta desplazamiento hacia arriba y a la izquierda. El punto 7 se mueve hacia arriba, en el punto 9 hay un movimiento hacia la derecha, mientras que el punto 10 presenta un movimiento hacia arriba y a la derecha. Finalmente el punto 11 hace un movimiento hacia la derecha, estos movimientos podrían referir un arqueamiento y engrosamiento del arco zigomático. En los puntos 12 y 13 se observa un movimiento hacia la derecha que correspondería a un aumento en la superficie dental.

5.3.2.7. Análisis de los nodos reconstruidos para la vista Lateral generalizada

Cada una de las figuras de este análisis representa los nodos reconstruidos como se observa en la filogenia de la figura 9, desde el nodo 1 o ancestro común hasta el nodo 29. Para esta vista se utilizaron siete landmarks, en donde el nodo 1 es el ancestro común de los cánidos

actuales. Las figuras 82 a la 92 muestran para cada landmark dos puntos superpuestos, uno de color azul que me indica el lugar de ubicación del landmark para el ancestro común de los cánidos de la subfamilia Caninae o punto de referencia, mientras que el punto de color rojo es la ubicación del landmark del nuevo nodo reconstruido o punto de comparación, quien me muestra el desplazamiento del punto con respecto al ancestral.

Figura 82. Conformación para la vista lateral generalizada estimada para el ancestro de la subfamilia Caninae (Nodo1). Esta conformación es la base de comparación con los ancestros subsecuentes de la subfamilia Caninae.

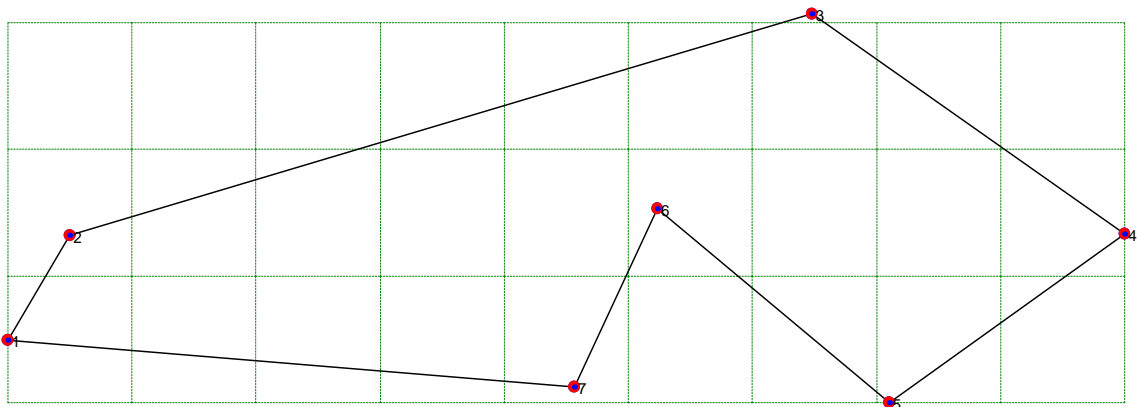


Figura 83. Estimación de la conformación para la vista lateral generalizada para el ancestro del clado Vulpini y comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.

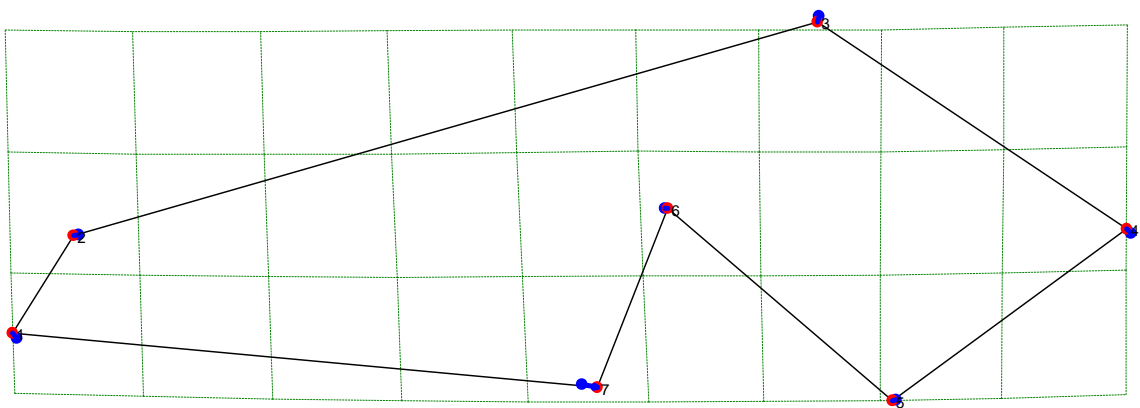
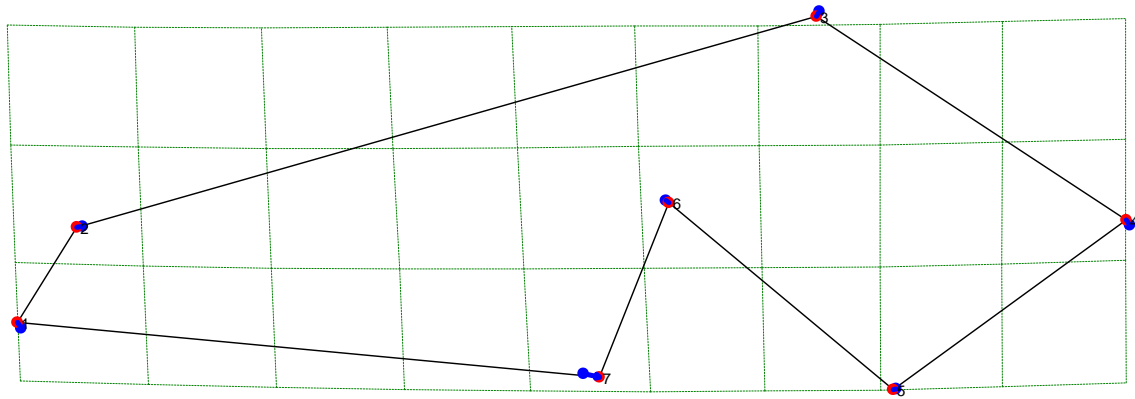
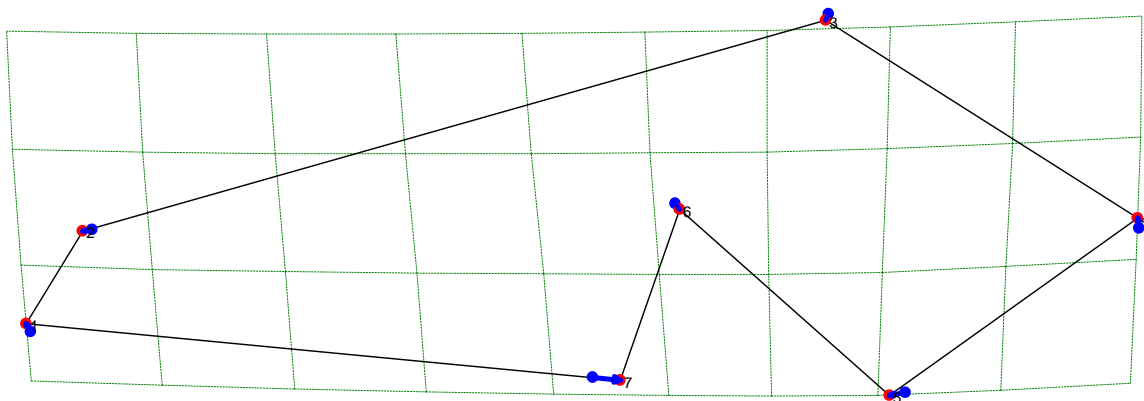


Figura 84. Estimación de la conformación para la vista lateral generalizada para el ancestro de las especies afrotropicales e indomalayas del clado Vulpini y comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.



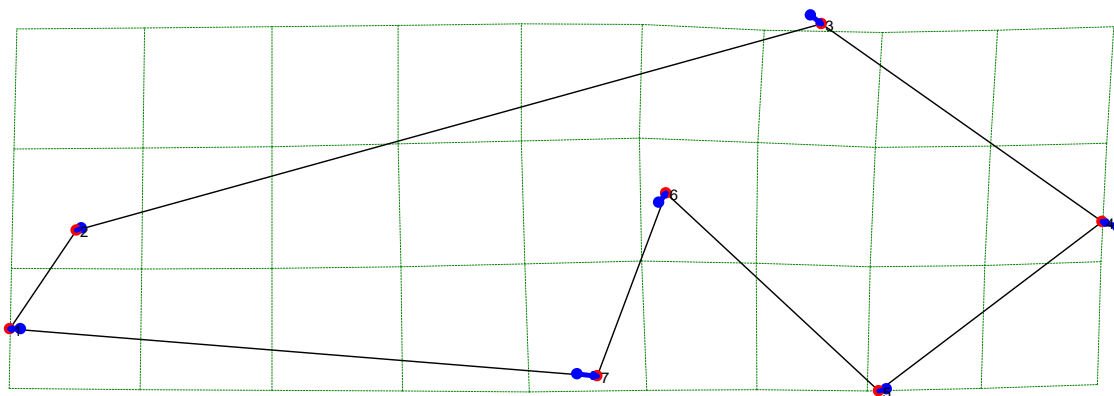
Para los nodos 5 y 6 se observa desplazamiento de todos los puntos. En el landmark 1 se observa un desplazamiento hacia arriba y a la izquierda. En el punto 2 se presenta movimiento hacia la izquierda, con estos movimientos se visualiza un alargamiento y adelgazamiento del rostro del cráneo. En el landmark 3 se observa que se dirige hacia abajo haciendo menos abovedado el neurocráneo. En el punto 4 se nota un desplazamiento hacia arriba, dando indicios de pequeño acortamiento hacia la parte de la sutura que une el occipital y parietal sobre la cresta nugal. El landmark 5 se desplaza hacia la izquierda, en el punto 6 hay un leve movimiento hacia abajo, estos movimientos podrían referir un acortamiento y adelgazamiento del arco zigomático. El punto 7 presenta un movimiento hacia la izquierda que correspondería a un incremento en la superficie molar.

Figura 85. Estimación de la conformación para la vista lateral generalizada para el ancestro de las especies *Vulpes rueppelli* (Vru) y *Vulpes zerda* (Vze) en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.



En el nodo 8 se presenta desplazamiento en todos los landmarks. En el landmark 1 se observa un desplazamiento hacia arriba y a la izquierda. En el punto 2 se presenta movimiento hacia la izquierda, mostrando rasgos de alargamiento y adelgazamiento del rostro del cráneo. En el landmark 3 se observa que se dirige hacia abajo haciendo menos abovedado el neurocráneo. En el punto 4 se nota un desplazamiento hacia arriba dando indicios de pequeño acortamiento hacia la parte de la sutura que une el occipital y parietal sobre la cresta nugal. El landmark 5 se desplaza hacia la izquierda, en el punto 6 hay un leve movimiento hacia abajo, estos movimientos podrían referir un acortamiento y adelgazamiento del arco zigomático. El punto 7 presenta un fuerte movimiento hacia la izquierda que correspondería a un incremento en la superficie molar.

Figura 86. Estimación de la conformación para la vista lateral generalizada para el ancestro de las especies holárticas del clado Vulpini y comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.



Para el nodo 9 se observa desplazamiento en todos los landmarks. En el landmark 1 se observa un desplazamiento hacia la izquierda. En el punto 2 se presenta movimiento hacia abajo y a la izquierda, con estos movimientos se visualiza un alargamiento y adelgazamiento del rostro del cráneo. En el landmark 3 se observa que se dirige hacia abajo y a la derecha haciendo un poco más abovedado el neurocráneo. En el punto 4 se nota un desplazamiento hacia arriba y a la izquierda dando indicios del acortamiento hacia la parte de la sutura que une el occipital y parietal sobre la cresta nugal. El landmark 5 se desplaza hacia abajo y a la izquierda, en el punto 6 hay un movimiento hacia arriba y la derecha, estos movimientos podrían referir un acortamiento, curvado y engrosamiento del arco zigomático. El punto 7 presenta un fuerte movimiento hacia la izquierda que correspondería a un incremento en la superficie molar.

Figura 87. Estimación de la conformación para la vista lateral generalizada para el ancestro de las especies del clado Canini y comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.

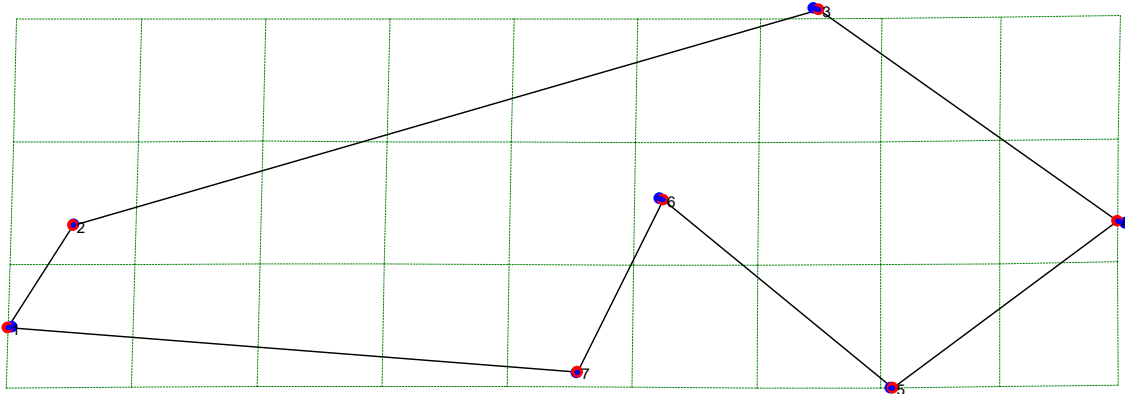
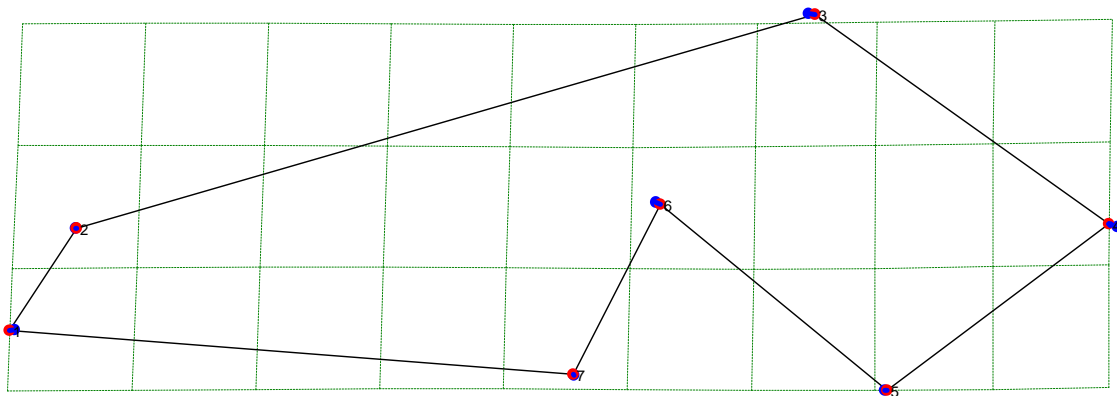
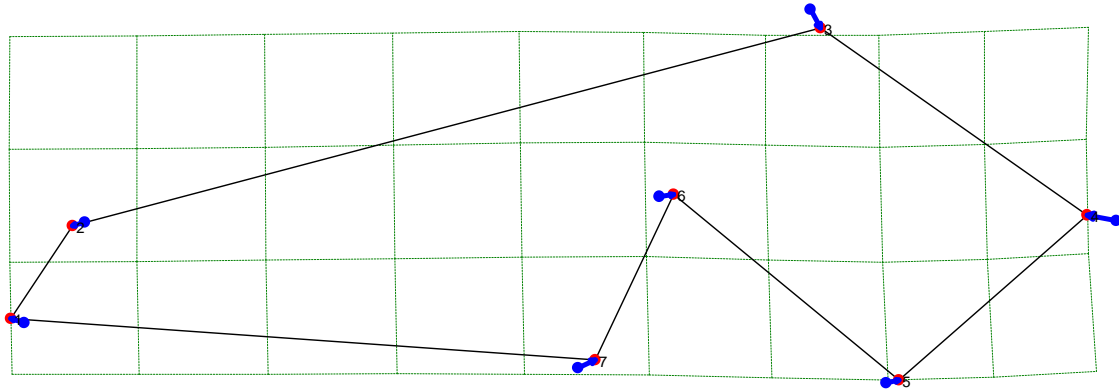


Figura 88. Estimación de la conformación para la vista lateral generalizada para el ancestro de las especies de cánidos suramericanos y comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.



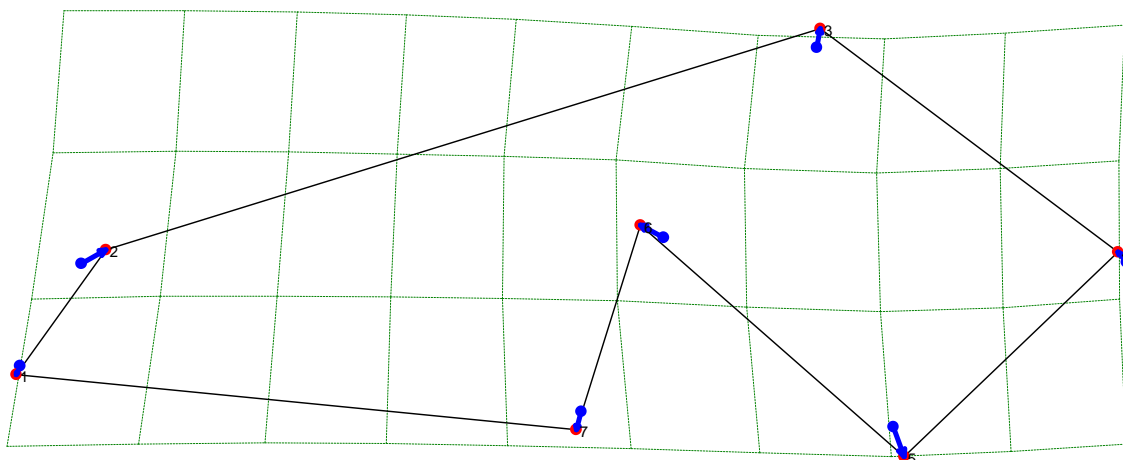
Para los nodos del 13 y 14 se puede observar desplazamiento en la mayoría de puntos. En el landmark 1 se observa un desplazamiento hacia la izquierda. En el punto 2 no se presenta movimiento. En el landmark 3 se observa que se presenta un corto movimiento hacia abajo y a la derecha haciendo más comprimido el neurocráneo. En el punto 4 se nota un desplazamiento hacia arriba y a la izquierda dando indicios del acortamiento hacia la parte de la sutura que une el occipital y parietal sobre la cresta nugal. El landmark 5 no se desplaza, en el punto 6 hay un movimiento hacia abajo, estos movimientos podrían referir un acortamiento del arco zigomático, mientras que el punto 7 no se presenta movimiento, conservando la superficie molar similar al ancestro.

Figura 89. Estimación de la conformación para la vista lateral generalizada para el ancestro del clado de los lobos y comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.



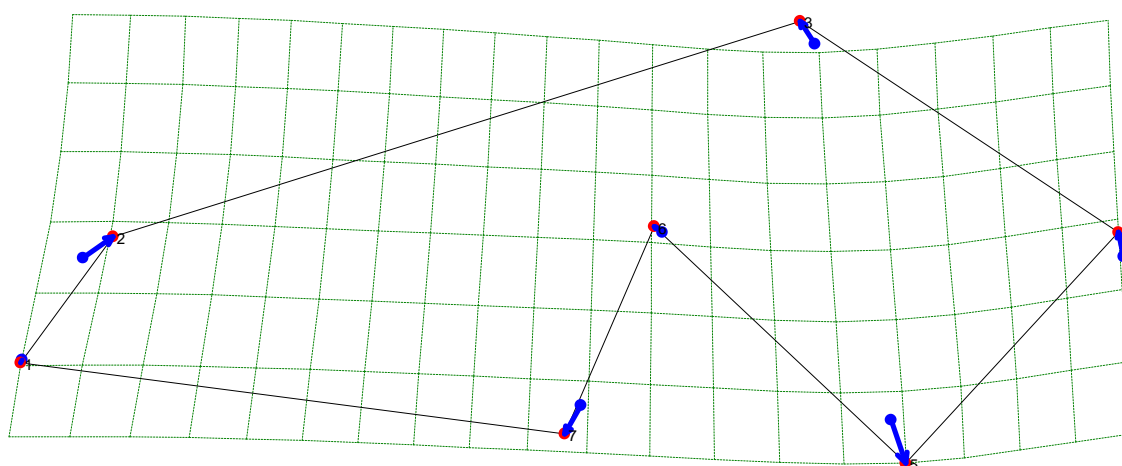
En el nodo 22 se visualiza desplazamiento en todos los puntos. En el landmark 1 se observa un desplazamiento hacia arriba y a la izquierda. En el punto 2 se observa un movimiento hacia abajo y a la izquierda, con estos movimientos se visualiza un alargamiento y adelgazamiento más pronunciado del rostro del cráneo que las conformaciones anteriores. En el landmark 3 se observa que se presenta un movimiento muy pronunciado hacia abajo comprimiendo fuertemente el neurocráneo. En el punto 4 se nota un desplazamiento marcado a la izquierda indicando un fuerte acortamiento hacia la parte de la sutura que une el occipital y parietal sobre la cresta nugal. El landmark 5 se desplaza hacia la derecha, en el punto 6 hay un movimiento hacia la derecha estos movimientos podrían referir un alargamiento y adelgazamiento del arco zigomático, en el punto 7 se observa movimiento hacia la derecha incrementando la hilera de dientes.

Figura 90. Estimación de la conformación para la vista lateral generalizada para el ancestro de las especies *Lycaon pictus* (Lpi), *Cuon alpinus* (Cal) y *Speothos venaticus* (Sve) en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.



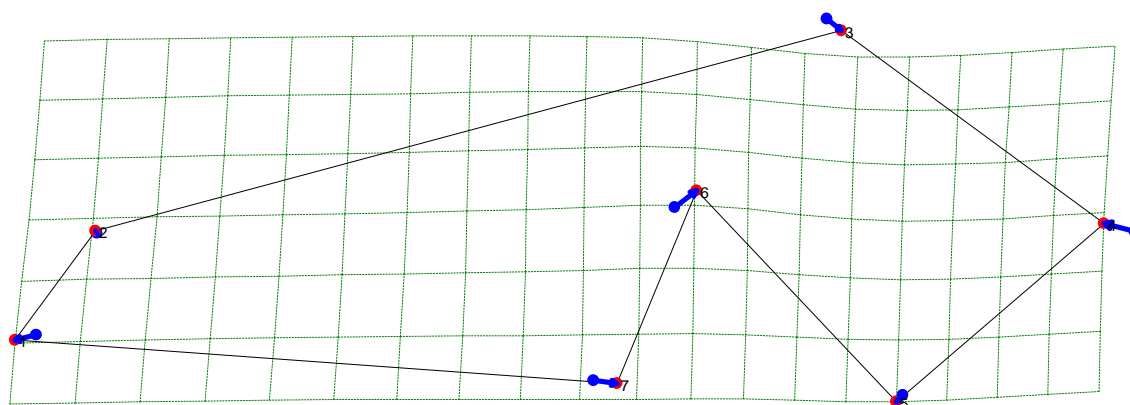
En el nodo 25 se produce desplazamiento en la mayoría de los puntos. En el landmark 1 se observa desplazamiento hacia abajo, en el punto 2 se observa un movimiento hacia arriba y a la derecha, en estos desplazamientos se observa un fuerte engrosamiento y marcada reducción del rostro del cráneo. En el landmark 3 se observa un mayor movimiento hacia arriba haciendo más abovedado el neurocráneo. En el punto 4 se nota un desplazamiento marcado hacia arriba y a la izquierda indicando un fuerte acortamiento hacia la parte de la sutura que une el occipital y parietal sobre la cresta nugal incrementando el tamaño de la bóveda craneal. El landmark 5 tiene un fuerte desplazamiento hacia abajo, en el punto 6 hay un fuerte movimiento hacia arriba y a la izquierda, estos movimientos podrían referir un agrandamiento, curvado y engrosamiento del arco zigomático. En el punto 7 se presenta un marcado movimiento hacia abajo y a la izquierda lo que muestra una pérdida de la superficie molar o reducción de los molares.

Figura 91. Estimación de la conformación para la vista lateral generalizada para el ancestro de las especies *Lycaon pictus* (Lpi) y *Speothos venaticus* (Sve) en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.



En el nodo 26 se observa desplazamiento en la mayoría de los puntos. En el landmark 1 se observa un leve desplazamiento hacia abajo. En el punto 2 se observa fuerte un movimiento hacia arriba y a la derecha, lo que indica un engrosamiento y reducción del rostro del cráneo. En el landmark 3 se observa un mayor movimiento hacia arriba haciendo más abovedado el neurocráneo. En el punto 4 se nota un desplazamiento marcado hacia arriba indicando un fuerte acortamiento hacia la parte de la sutura que une el occipital y parietal sobre la cresta nugal incrementando el tamaño de la bóveda craneal. El landmark 5 tiene un fuerte desplazamiento hacia abajo. En el punto 6 hay un movimiento hacia arriba y a la izquierda, estos movimientos podrían referir un agrandamiento y engrosamiento del arco zigomático. En el punto 7 se presenta un marcado movimiento hacia abajo y a la izquierda lo que muestra una pérdida de la superficie molar o reducción de los molares.

Figura 92. Estimación de la conformación para la vista lateral generalizada para el ancestro de las especies *Canis latrans* (Cla) y *Canis lupus* (Clu) en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.

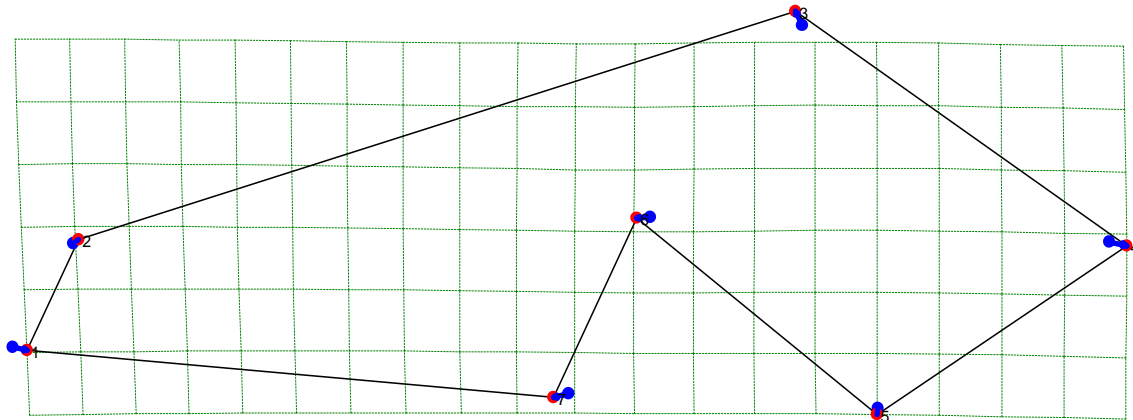


En el nodo 29 se visualiza desplazamiento en todos los puntos. En el landmark 1 se observa un desplazamiento hacia la izquierda. En el punto 2 se observa un leve movimiento hacia arriba y a la izquierda lo que muestra un engrosamiento y alargamiento del rostro del cráneo. En el landmark 3 se observa un movimiento hacia abajo presentando una reducción en la bóveda del neurocráneo. En el punto 4 se nota un desplazamiento marcado hacia la izquierda indicando un fuerte acortamiento hacia la parte de la sutura que une el occipital y parietal sobre la cresta nucal reduciendo el tamaño de la bóveda craneal, mientras que el punto 6 presenta un marcado movimiento hacia arriba y a la derecha, estos movimientos podrían referir un agrandamiento y curvado del arco zigomático. En el punto 7 se presenta un marcado movimiento hacia la derecha lo que muestra un incremento en la superficie dental.

5.3.2.8. Comparación entre nodos reconstruidos para la vista lateral generalizada

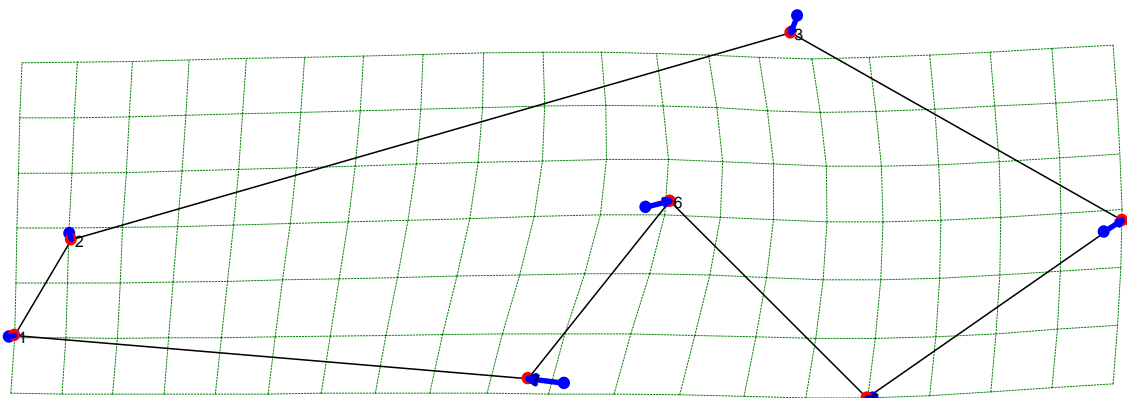
Para esta comparación se utilizaron 7 landmarks, para este análisis se tomaron algunos nodos y se compararon para ver cómo se establecen las conformaciones, cada una de las figuras que presenta este análisis hacen parte de los en la filogenia de la figura 9. Las figuras muestran para cada landmark dos puntos sobrepuestos, uno de color azul que me indica el lugar de ubicación del landmark para el nodo que se toma como punto de referencia, mientras que el punto de color rojo es la ubicación del landmark para el nodo que se toma como punto de comparación.

Figura 93. Comparación de la conformación para la vista lateral generalizada para la especie *Nyctereutes procyonoides* (Npr) frente al ancestro de la Subfamilia Caninae.



En la figura 93 el nodo 1 o ancestral (puntos azules) frente a *Nyctereutes procyonoides* (Npr), (puntos rojos). En el landmark 1 se observa un desplazamiento hacia la derecha. En el punto 2 se presenta movimiento hacia arriba y a la derecha, con estos movimientos se visualiza un acortamiento y engrosamiento del rostro del cráneo. En el landmark 3 se observa un mayor movimiento hacia arriba haciendo más abovedado el neurocráneo. En el punto 4 se nota un desplazamiento marcado hacia la derecha indicando una ampliación en la parte de la sutura que une el occipital y parietal sobre la cresta nugal incrementando el tamaño de la bóveda craneal. El punto 5 presenta un leve desplazamiento hacia abajo, en el punto 6 hay un movimiento hacia la izquierda. En el punto 7 se observan movimientos hacia la izquierda, estos movimientos podrían referir un agrandamiento del arco zigomático y una disminución en la superficie dental.

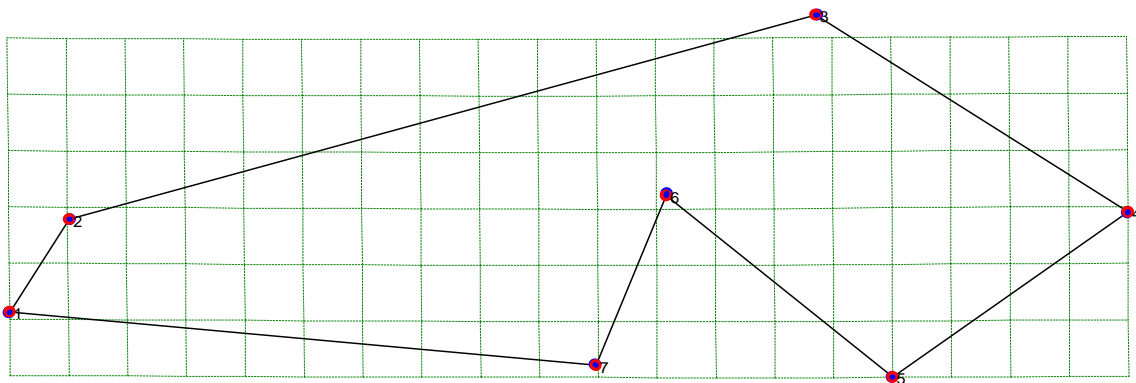
Figura 94. Comparación de la conformación para la vista lateral generalizada para la especie *Otocyon megalotis* (Ome) frente al ancestro de la Subfamilia Caninae.



En la figura 94 el nodo 1 o ancestral (puntos azules) frente a *Otocyon megalotis* (Ome) (puntos rojos). En el landmark 1 se observa un desplazamiento hacia arriba y a la derecha.

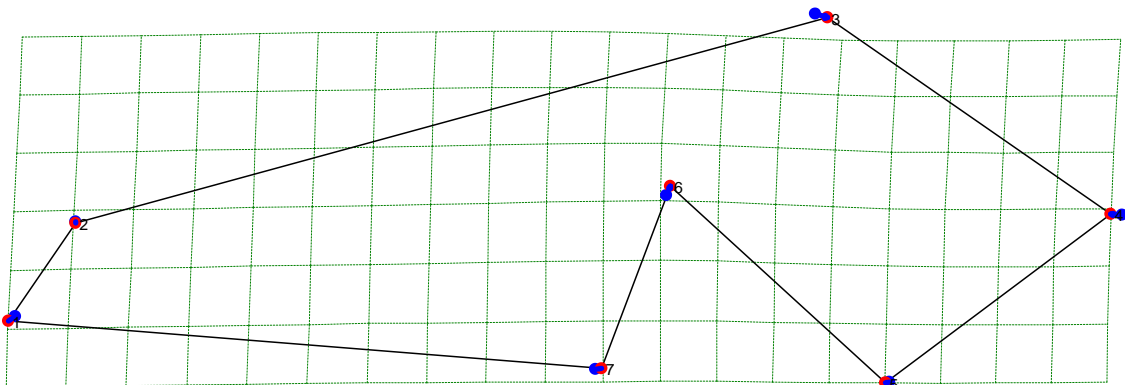
En el punto 2 se presenta movimiento hacia abajo, con estos movimientos se proyecta un acortamiento y engrosamiento del rostro del cráneo. Para el landmark 3 se observa movimiento hacia abajo disminuyendo el tamaño del neurocráneo. En el punto 4 se nota un desplazamiento marcado hacia la derecha indicando una ampliación en la parte de la sutura que une el occipital y parietal sobre la cresta nucal incrementando el tamaño de la bóveda craneal. El punto 5 presenta desplazamiento hacia la derecha. En el punto 6 hay un movimiento hacia arriba y a la derecha. En el punto 7 se observan movimientos hacia la izquierda y arriba, que correspondería a una disminución en la superficie dental.

Figura 95. Comparación de la conformación para la vista lateral generalizada para el ancestro de la tribu Vulpini (nodo 5) frente al ancestro de los *Vulpes* afrotrópicos e indomalayos (nodo 6).



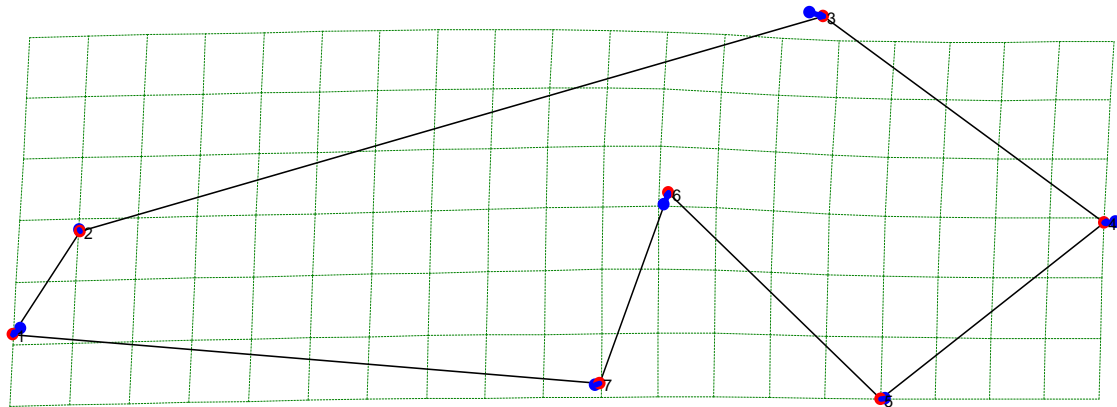
En la figura 95 el nodo 5 (puntos azules) frente al nodo 6 (puntos rojos), no presenta desplazamiento en los landmarks de entre estos dos nodos reconstruidos, indicando la similitud las conformaciones evaluadas evaluados.

Figura 96. Comparación de la conformación para la vista lateral generalizada para el ancestro de la tribu Vulpini (nodo 5) frente al ancestro de los *Vulpes* holárticos (nodo 9).



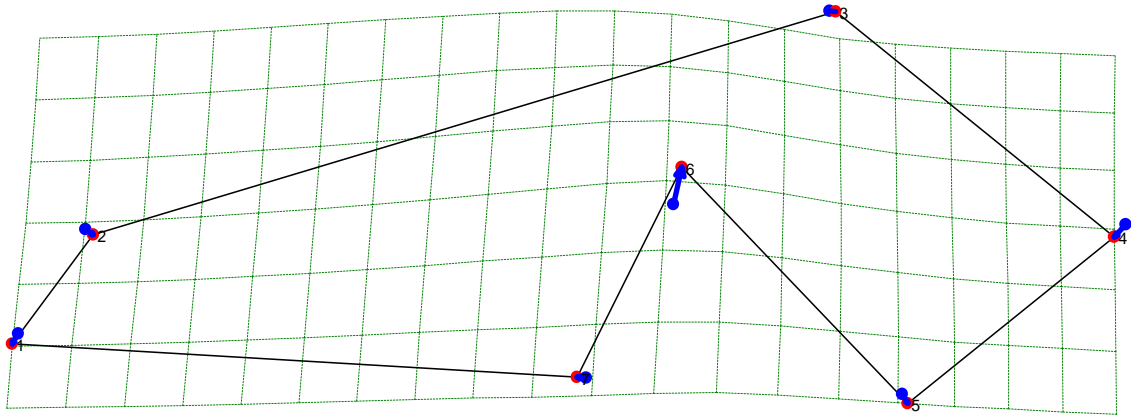
En la figura 96 el nodo 5 (puntos azules) frente al nodo 9 (puntos rojos). En el landmark 1 se observa un desplazamiento hacia abajo y a la izquierda. En el punto 2 no se presenta movimiento lo que muestra que el rostro tiende a ampliarse. En el landmark 3 se observa movimiento hacia abajo y a la derecha disminuyendo el tamaño del neurocráneo. En el punto 4 se nota un desplazamiento hacia la izquierda indicando una reducción en la parte de la sutura que une el occipital y parietal sobre la cresta nugal disminuyendo el tamaño de la bóveda craneal. El punto 5 presenta desplazamiento hacia abajo, en el punto 6 hay un movimiento hacia arriba, estos movimientos podrían referir un arqueamiento del arco zigomático. En el punto 7 se observa un leve movimiento hacia la derecha que correspondería a una aumento en la superficie dental.

Figura 97. Comparación de la conformación para la vista lateral generalizada para el ancestro de los *Vulpes* afrotropicales e indomalayos (nodo 6) frente al ancestro de los *Vulpes* holárticos (nodo 9).



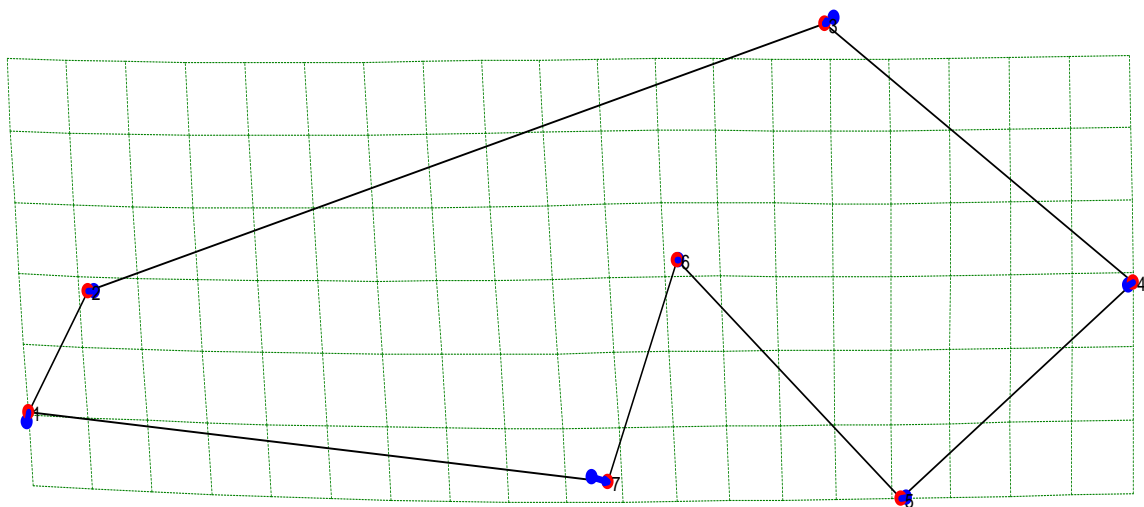
En la figura 97 el nodo 6 (puntos azules) frente al nodo 9 (puntos rojos), para el landmark 1 se observa un leve desplazamiento hacia abajo y a la izquierda, mientras que el punto 2 no tiene movimiento. En el landmark 3 se observa movimiento hacia abajo y a la derecha disminuyendo el tamaño del neurocráneo. En el punto 4 se nota un desplazamiento hacia la izquierda indicando una reducción en la parte de la sutura que une el occipital y parietal sobre la cresta nugal disminuyendo el tamaño de la bóveda craneal. El punto 5 presenta un leve desplazamiento hacia abajo. En el punto 6 hay un movimiento hacia arriba, estos movimientos podrían referir un arqueamiento del arco zigomático. En el punto 7 se observa un leve movimiento hacia la derecha lo que correspondería a una aumento en la superficie dental.

Figura 98. Comparación de la conformación para la vista lateral generalizada para el ancestro de los cánidos suramericanos (nodo 14) frente a *Chrysocyon brachyurus* (Cbr).



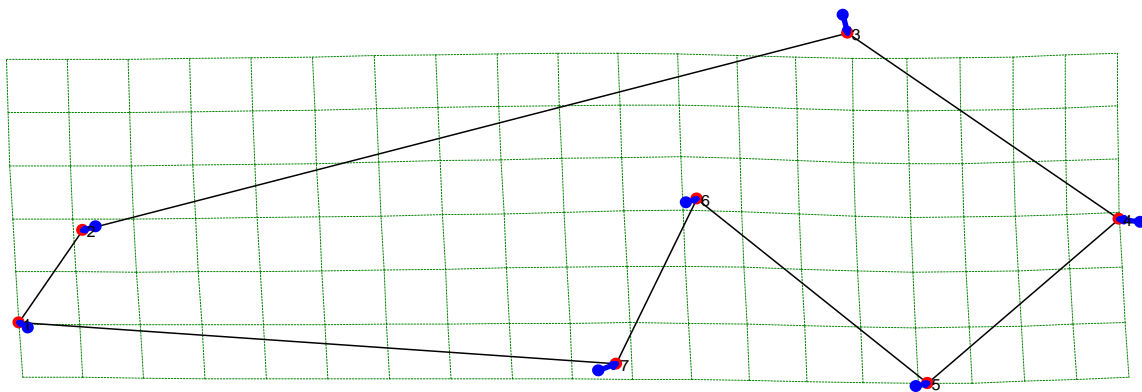
En la figura 98 el nodo 14 (puntos azules) frente a *Chrysocyon brachyurus* (Cbr) (puntos rojos), para el landmark 1 se observa un leve desplazamiento hacia abajo y a la izquierda. En el punto 2 se presenta movimiento hacia abajo, con estos movimientos se observa un adelgazamiento y alargamiento del rostro del cráneo. En el landmark 3 se nota un leve movimiento hacia abajo y a la derecha que disminuye el tamaño del neurocráneo. En el punto 4 se observa un desplazamiento hacia abajo indicando una disminución en la parte de la sutura que une el occipital y parietal sobre la cresta nuchal. El punto 5 presenta desplazamiento hacia abajo. En el punto 6 hay un marcado movimiento hacia arriba, mientras que en el punto 7 se observa un movimiento hacia la izquierda que correspondería a una disminución en la superficie dental.

Figura 99. Comparación de la conformación para la vista lateral generalizada para el ancestro de los cánidos suramericanos (nodo 14) frente al ancestro de los *Vulpes* afrotrópicos e indomalayos (nodo 6).



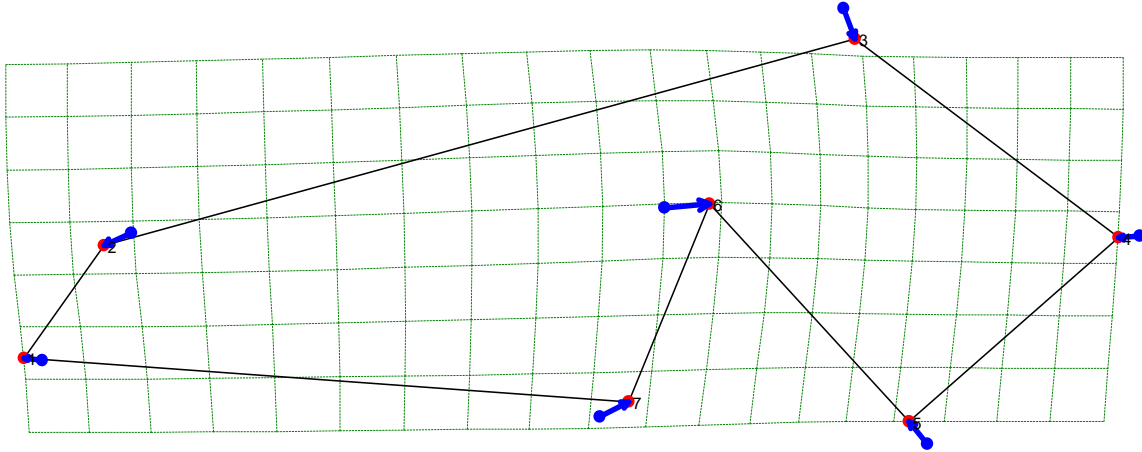
En la figura 99 el nodo 14 (puntos azules) frente al nodo 6 (puntos rojos). En el landmark 1 se observa un leve desplazamiento hacia arriba. En el punto 2 se presenta movimiento hacia la izquierda, movimientos que proyectan un leve engrosamiento y alargamiento del rostro del cráneo. En el landmark 3 se observa un leve movimiento hacia abajo y a la izquierda que disminuye el tamaño del neurocráneo. En el punto 4 se nota un desplazamiento hacia arriba y a la derecha indicando un aumento y alargamiento en la parte de la sutura que une el occipital y parietal sobre la cresta nugal. El punto 5 presenta desplazamiento hacia la izquierda, en el punto 6 no hay movimiento. En el punto 7 se observa un movimiento hacia la derecha que correspondería a un aumento en la superficie dental.

Figura 100. Comparación de la conformación para la vista lateral generalizada para el ancestro de los cánidos suramericanos (nodo 14) frente al ancestro del clado de los lobos (nodo 22).



En la figura 100 el nodo 14 (puntos azules) frente al nodo 22 (puntos rojos). En el landmark 1 se observa un leve desplazamiento hacia arriba. En el punto 2 se presenta movimiento hacia la izquierda, movimientos que proyectan un alargamiento del rostro del cráneo. En el landmark 3 se observa un leve movimiento hacia abajo que disminuye el tamaño del neurocráneo. En el punto 4 se nota un desplazamiento hacia la izquierda indicando una disminución en la parte de la sutura que une el occipital y parietal sobre la cresta nugal. El punto 5 presenta desplazamiento hacia la derecha. En el punto 6 hay un leve movimiento hacia la derecha, movimientos que podrían referirse a un adelgazamiento del arco zigomático. En el punto 7 se observa un movimiento hacia la derecha que correspondería a un aumento en la superficie dental.

Figura 101. Comparación de la conformación para la vista lateral generalizada para el ancestro del clado de los lobos hipercarnívoros (nodo 25) frente al ancestro del *Canis latrans* (Cla) y *Canis lupus* (Clu).



En la figura 101 el nodo 25 (puntos azules) frente al nodo 29 (puntos rojos). En el landmark 1 se observa un desplazamiento hacia la izquierda. En el punto 2 se presenta movimiento hacia abajo y a la izquierda, con estos movimientos se visualiza un alargamiento y adelgazamiento del rostro del cráneo. En el landmark 3 se observa un movimiento hacia abajo que disminuye el tamaño del neurocráneo. En el punto 4 se nota un desplazamiento hacia la izquierda indicando un acortamiento en la parte de la sutura que une el occipital y parietal sobre la cresta nugal. El punto 5 presenta desplazamiento hacia arriba y a la izquierda, en el punto 6 hay un movimiento hacia la derecha, estos movimientos podrían referir un engrosamiento del arco zigomático. En el punto 7 se observa un movimiento hacia la derecha que correspondería a un aumento en la superficie dental.

5.3.2.9. Análisis de los nodos reconstruidos para la vista Lateral parcial 1

Cada una de las figuras de este análisis representa los nodos reconstruidos como se observa en la filogenia de la figura 9, desde el nodo 1 o ancestro común hasta el nodo 29. Para esta vista se utilizaron seis landmarks, en donde el nodo 1 es el ancestro común de los cánidos actuales. Las figuras 102 a la 112 muestran para cada landmark dos puntos superpuestos, uno de color azul que me indica el lugar de ubicación del landmark para el ancestro común de los cánidos de la subfamilia Caninae o punto de referencia, mientras que el punto de color rojo es la ubicación del landmark del nuevo nodo reconstruido o punto de comparación, quien muestra el desplazamiento del punto con respecto al ancestral.

Figura 102. Conformación para la vista Lateral parcial 1 estimada para el ancestro de la subfamilia Caninae (Nodo1). Esta conformación es la base de comparación con los ancestros subsecuentes de la subfamilia Caninae.

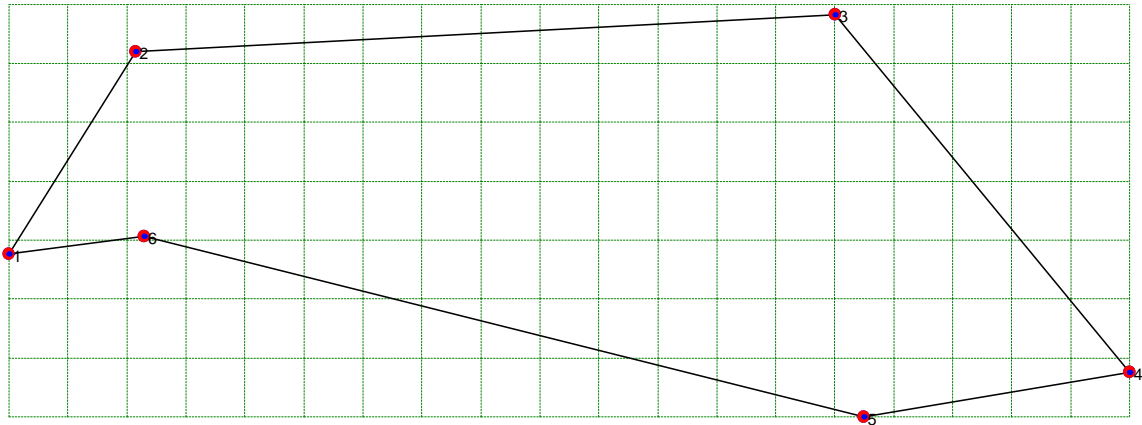


Figura 103. Estimación de la conformación para la vista Lateral parcial 1 para el ancestro del clado Vulpini y comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.

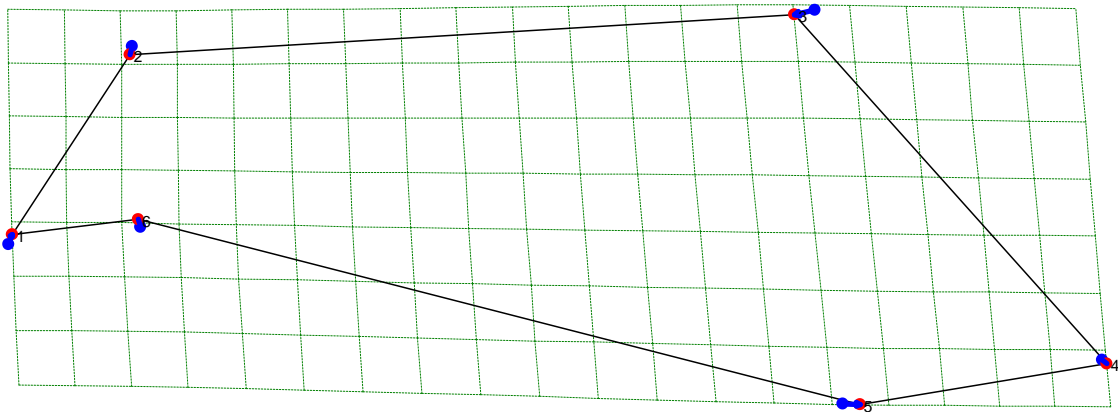
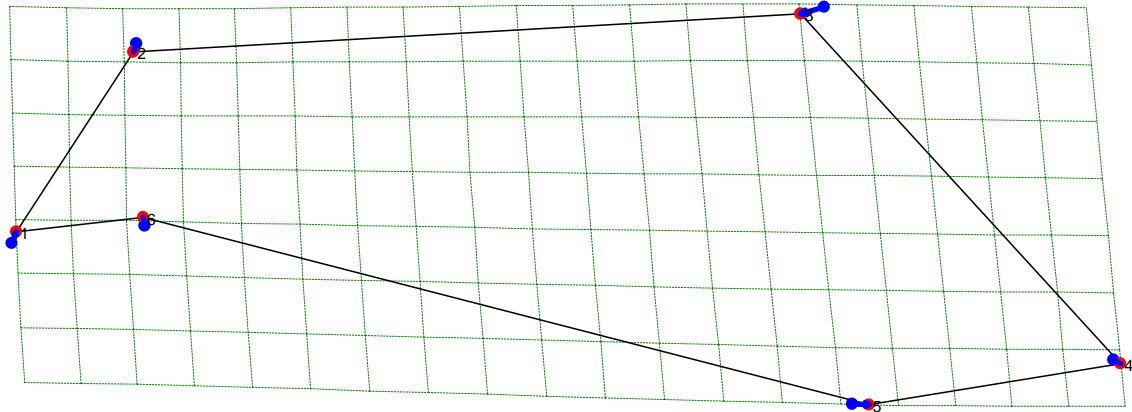
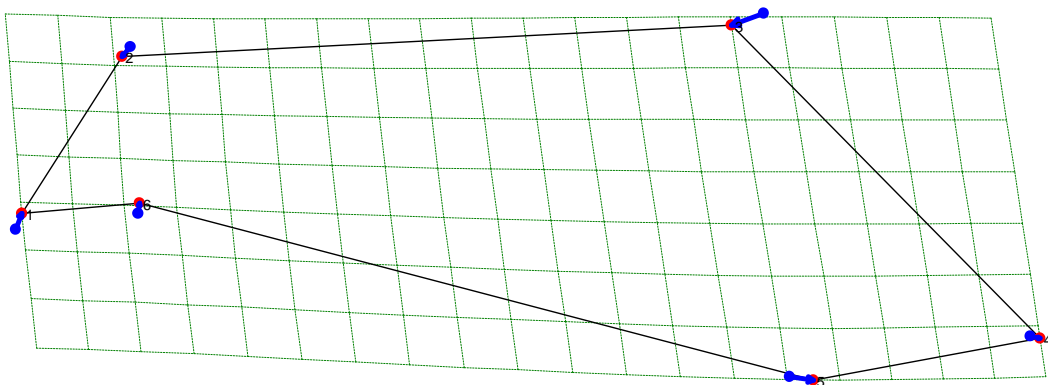


Figura 104. Estimación de la conformación para la vista Lateral parcial 1 para el ancestro de las especies afrotropicales e indomalayas del clado Vulpini y comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.



Para los nodos 5 y 6 se observa desplazamiento de todos los puntos. En el landmark 1 se observa un desplazamiento hacia arriba y a la derecha que se incrementa progresivamente desde el nodo 5. En el punto 2 se observa un movimiento hacia abajo y a la izquierda proyectándose un alargamiento y adelgazamiento del rostro del cráneo, resultados que se ratifican con el leve desplazamiento del punto 6 hacia arriba y con el landmark 3 que se desplaza hacia abajo y a la izquierda incrementándose progresivamente desde el nodo 5. Para los puntos 4 y 5 se observan un marcado movimiento hacia la derecha que correspondería a un incremento en la superficie molar.

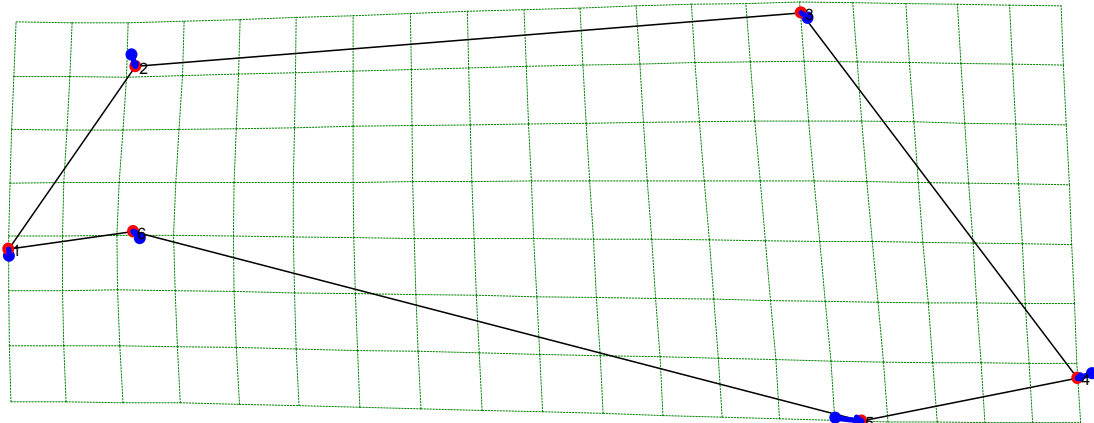
Figura 105. Estimación de la conformación para la vista Lateral parcial 1 para el ancestro de las especies *Vulpes rueppelli* (Vru) y *Vulpes zerda* (Vze) en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.



En el nodo 8 se visualiza desplazamiento en todos los landmarks. En el landmark 1 se observa un desplazamiento hacia arriba. En el punto 2 se presenta movimiento hacia abajo, movimientos que denotan un alargamiento y adelgazamiento del rostro del cráneo, hipótesis

que se ratifica con el desplazamiento del punto 6 hacia arriba y con el landmark 3 que se desplaza hacia abajo y a la izquierda. Para los puntos 4 y 5 se observa un marcado movimiento hacia la derecha que correspondería a un incremento en la superficie molar.

Figura 106. Estimación de la conformación para la vista Lateral parcial 1 para el ancestro de las especies holárticas del clado Vulpini y comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.



Para el nodo del 9 se observa desplazamiento en todos los landmarks. En el landmark 1 se observa desplazamiento hacia arriba y a la izquierda. En el punto 2 se presenta movimiento hacia abajo y a la derecha, estos movimientos proyectan un alargamiento y adelgazamiento del rostro del cráneo, hipótesis que se ratifica con el desplazamiento del punto 6 hacia arriba y a la izquierda. El landmark 3 presenta un leve desplazamiento hacia arriba, en el punto 4 se presenta un movimiento hacia la derecha mientras que, en el punto 5 se observa un desplazamiento hacia la derecha, lo que correspondería a un incremento en la superficie dental pero más por un mayor incremento en el tamaño del cuarto premolar o diente carnasial.

Figura 107. Estimación de la conformación para la vista Lateral parcial 1 para el ancestro de las especies del clado Canini y comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.

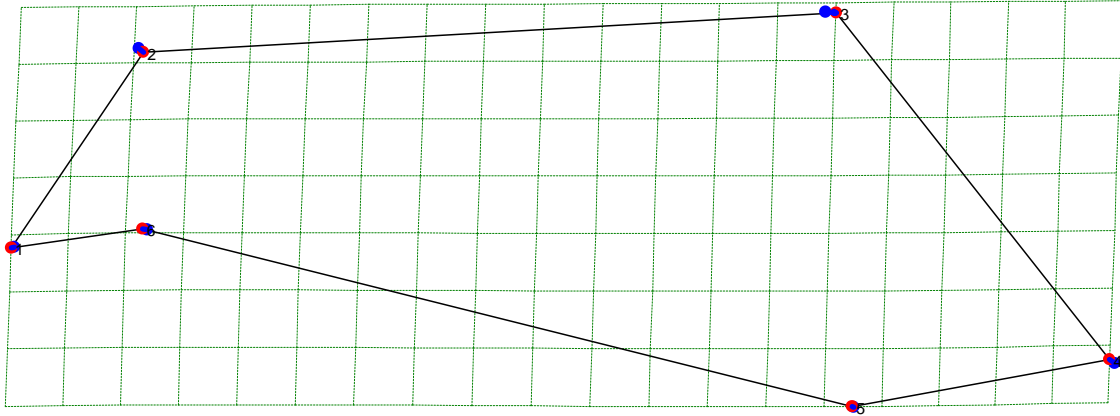
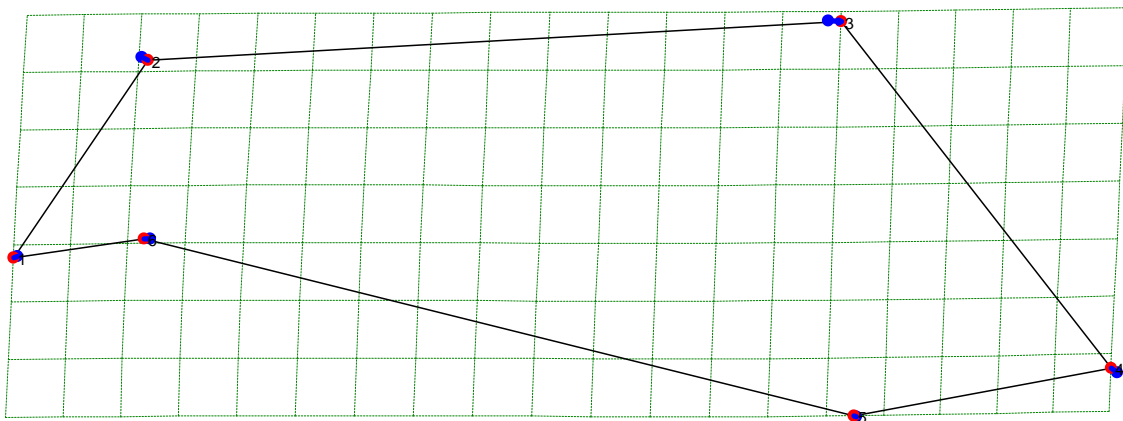
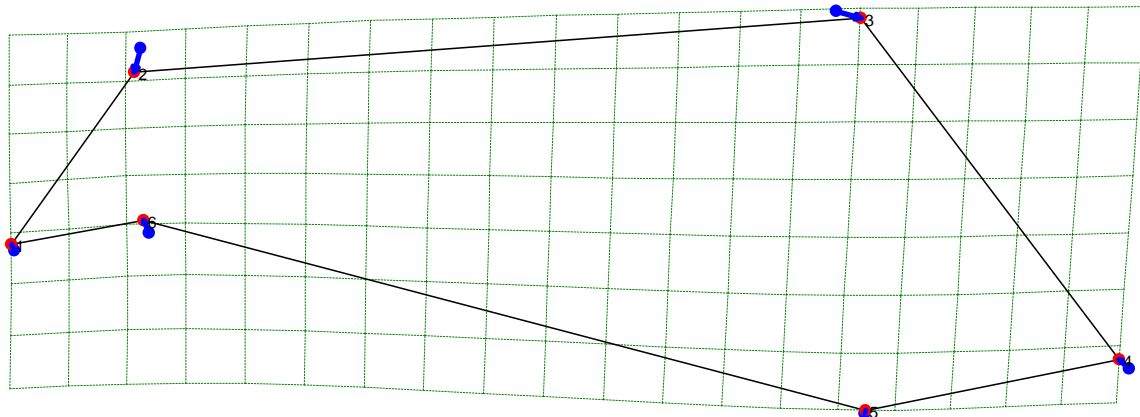


Figura 108. Estimación de la conformación para la vista Lateral parcial 1 para el ancestro de las especies de cánidos suramericanos y comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.



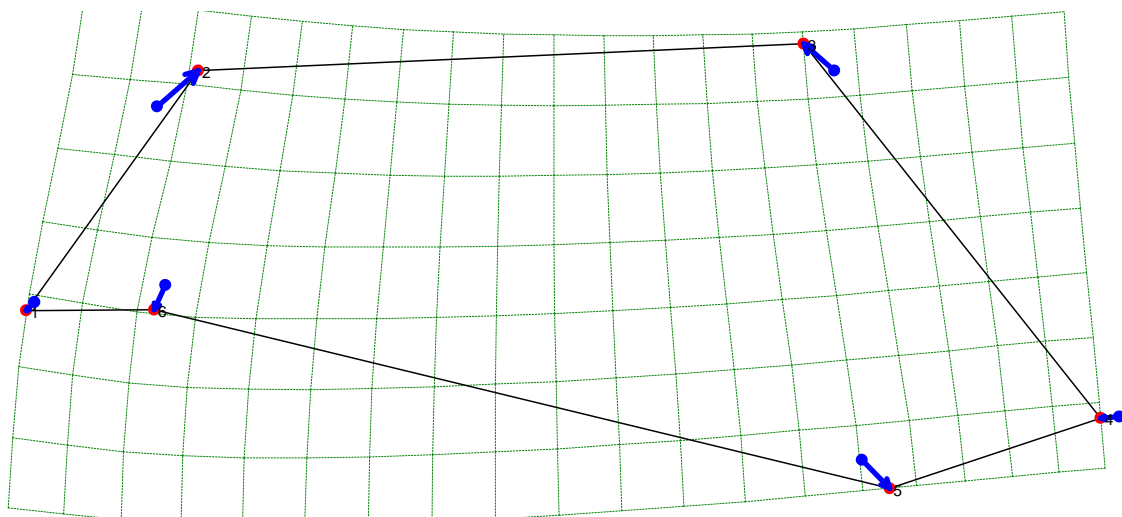
Para los nodos 13 y 14 se observa desplazamiento en todos los puntos. En el landmark 1 se observa un desplazamiento hacia la izquierda. En el punto 2 se presenta movimiento hacia abajo y a la derecha, movimientos que proyectan un alargamiento y adelgazamiento del rostro del cráneo. Esta hipótesis se ratifica con el desplazamiento del punto 6 hacia la izquierda. El landmark 3 se desplaza hacia la derecha; en el punto 4 se observa un movimiento hacia arriba y a la derecha mientras que el punto 5 no presenta desplazamiento.

Figura 109. Estimación de la conformación para la vista Lateral parcial 1 para el ancestro del clado de los lobos y comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.



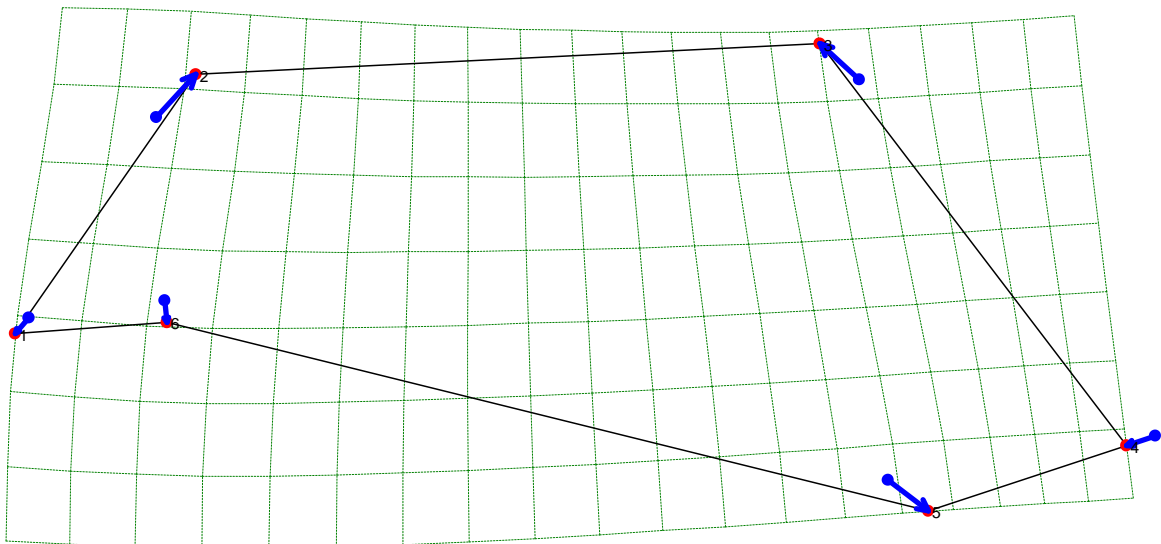
Para el nodo 22 se puede observar desplazamiento en todos los puntos. En el landmark 1 se observa un desplazamiento hacia arriba y a la izquierda. En el punto 2 se observa un fuerte movimiento hacia abajo, con estos movimientos se visualiza un alargamiento y adelgazamiento más pronunciado del rostro en el cráneo que las conformaciones anteriores, hipótesis que se ratifica con el desplazamiento del punto 6 hacia arriba y el landmark 3 que se presenta un movimiento pronunciado hacia abajo y a la derecha. En el punto 4 vemos un desplazamiento hacia arriba, mientras que el punto 5 tiene un leve desplazamiento hacia arriba.

Figura 110. Estimación de la conformación para la vista Lateral parcial 1 para el ancestro de las especies *Lycaon pictus* (Lpi), *Cuon alpinus* (Cal) y *Speothos venaticus* (Sve) en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.



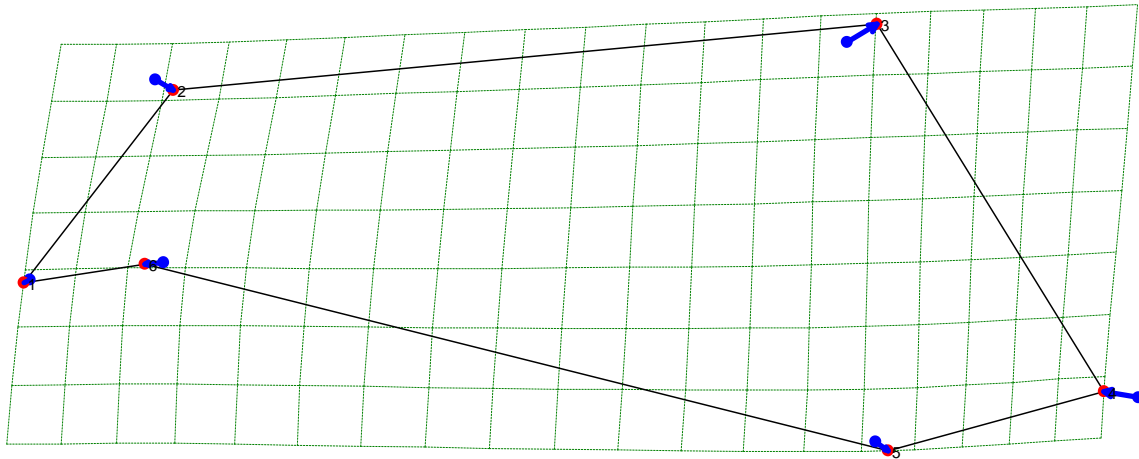
En el nodo 25 se observa desplazamiento en todos los puntos. En el landmark 1 se observa desplazamiento hacia abajo y a la izquierda. En el punto 2 se observa un fuerte desplazamiento hacia arriba y a la derecha. En el punto 6 se observa un movimiento hacia abajo, en estos desplazamientos se observa un engrosamiento y marcada reducción del rostro en el cráneo. El punto 3 se desplaza fuertemente hacia arriba y a la izquierda ampliando la región del rostro que se encuentra sobre el diente carnasial. En el punto 4 se observa un desplazamiento hacia abajo y a la izquierda. En el punto 5 se presenta un marcado movimiento hacia abajo y la derecha, lo que muestra una pérdida de la superficie molar o reducción de los molares y ampliación de la dentadura premolar influenciada por el diente carnasial.

Figura 111. Estimación de la conformación para la vista Lateral parcial 1 para el ancestro de las especies *Lycaon pictus* (Lpi) y *Speothos venaticus* (Sve) en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.



En el nodo 26 se visualiza desplazamiento en todos los puntos. En el landmark 1 se observa desplazamiento hacia abajo y a la izquierda. En el punto 2 se observa un fuerte desplazamiento hacia arriba y a la derecha, en el punto 6 se observa un movimiento hacia abajo, en estos desplazamientos se observa un engrosamiento y marcada reducción del rostro en el cráneo. El punto 3 se desplaza fuertemente hacia arriba y a la izquierda ampliando la región del rostro que se encuentra sobre el diente carnasial. En el punto 4 se observa un mayor desplazamiento hacia abajo y a la izquierda que en el nodo anterior. En el punto 5 se presenta un marcado movimiento hacia abajo y la derecha, lo que muestra una pérdida de la superficie molar o reducción de los molares y ampliación de la dentadura premolar influenciada por el diente carnasial.

Figura 112. Estimación de la conformación para la vista Lateral parcial 1 para el ancestro de las especies *Canis latrans* (Cla) y *Canis lupus* (Clu) en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.

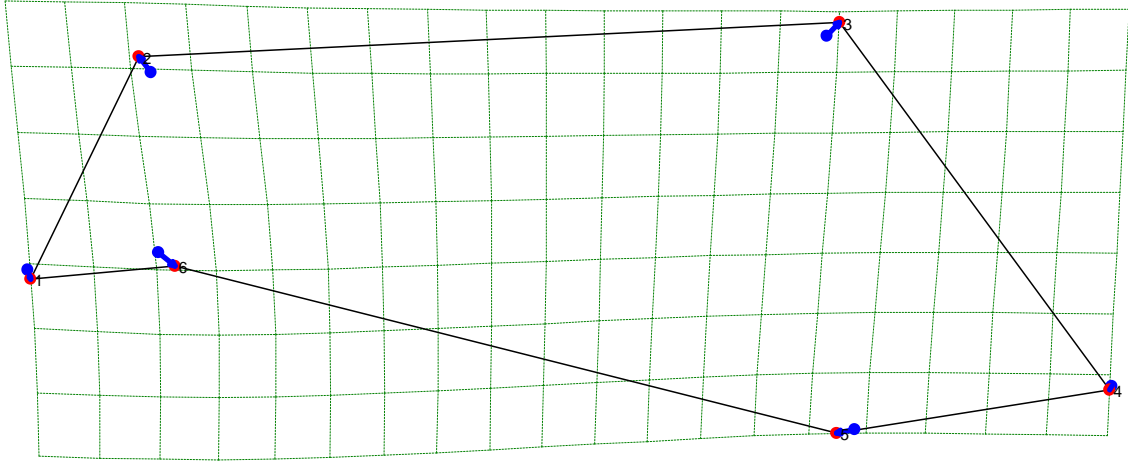


Para el nodo 29 se nota desplazamiento en todos los puntos. En el landmark 1 se observa un desplazamiento hacia la izquierda. En el punto 2 se observa un movimiento hacia abajo y a la derecha. En el punto 6 se observa un movimiento hacia la izquierda, en estos desplazamientos se observa un adelgazamiento y alargamiento del rostro en el cráneo. El punto 3 se desplaza fuertemente hacia arriba y a la derecha ampliando la región del rostro que se encuentra sobre el diente carnasial. En el punto 4 se observa un desplazamiento hacia la izquierda y en el punto 5 se presenta un marcado movimiento hacia abajo y la derecha, lo que muestra una pérdida de la superficie molar o reducción de los molares y ampliación de la dentadura premolar influenciada por el diente carnasial.

5.3.2.10. Comparación entre nodos reconstruidos para la vista lateral parcial 1

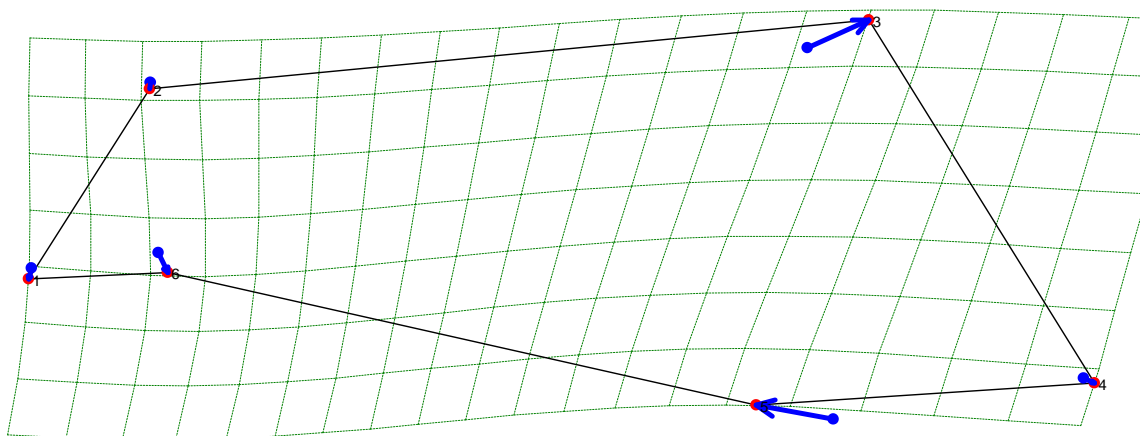
Para esta comparación se utilizaron 6 landmarks, para este análisis se tomaron algunos nodos y se compararon para ver cómo se establecen las conformaciones, cada una de las figuras que presenta este análisis hacen parte de los en la filogenia de la figura 9. Las figuras muestran para cada landmark dos puntos, uno de color azul que indica la ubicación del landmark para el nodo, que se toma como punto de referencia, mientras que el punto de color rojo es la ubicación del landmark para el nodo, que se toma como punto de comparación.

Figura 113. Comparación de la conformación para la vista Lateral parcial 1 para la especie *Nyctereutes procyonoides* (Npr) frente al ancestro de la Subfamilia Caninae.



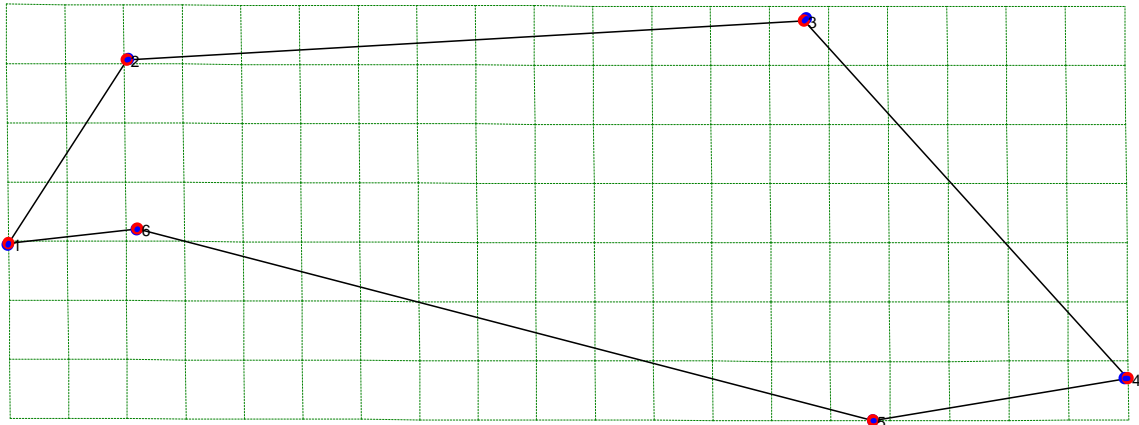
En la figura 113 el nodo 1 o ancestral (puntos azules) frente a *Nyctereutes procyonoides* (Npr) (puntos rojos). En el landmark 1 se observa un desplazamiento hacia abajo. En el punto 2 se presenta movimiento hacia arriba y a la izquierda, con estos movimientos se visualiza un engrosamiento del rostro del cráneo. Esta hipótesis que se ratifica con el desplazamiento del punto 6 hacia abajo y a la derecha, mientras que el punto 3 presenta un movimiento hacia arriba y a la derecha haciendo más ancho el rostro. Finalmente en los puntos 4 y 5 se observan movimientos hacia la izquierda y abajo, que corresponderían a una disminución en la superficie dental.

Figura 114. Comparación de la conformación para la vista Lateral parcial 1 para la especie *Otocyon megalotis* (Ome) frente al ancestro de la Subfamilia Caninae.



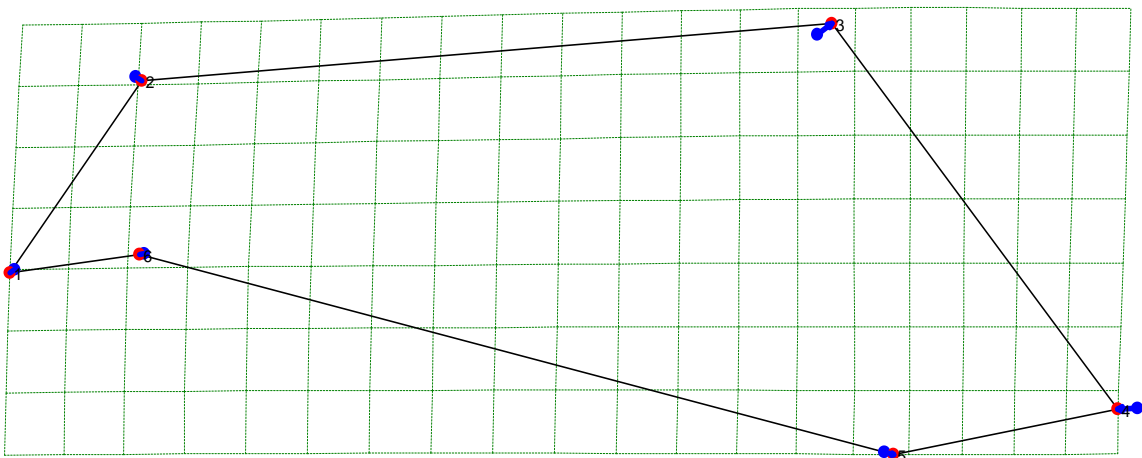
En la figura 114 el nodo 1 o ancestral (puntos azules) frente a *Otocyon megalotis* (Ome) (puntos rojos), para los puntos 1 y 2 se observa un desplazamiento hacia abajo, el punto 6 muestra un movimiento hacia abajo y a la derecha lo que nos indica que el rostro se hace más ancho y se alarga. El punto 3 presenta un movimiento hacia arriba y a la derecha. El punto 4 muestra un movimiento hacia abajo y a la derecha lo que indica una ampliación de la región molar, mientras que el punto 5 muestra un desplazamiento hacia la izquierda y hacia arriba indicando una reducción en la dentadura premolar.

Figura 115. Comparación de la conformación para la vista Lateral parcial 1 para el ancestro de la tribu Vulpini (nodo 5) frente al ancestro de los *Vulpes* afrotropicales e *indomalayos* (nodo 6).



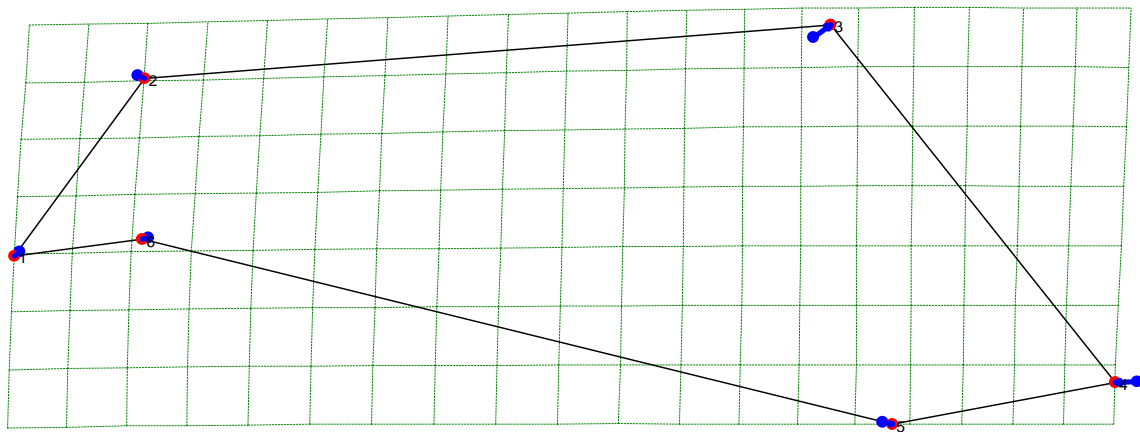
En la figura 115 el nodo 5 (puntos azules) frente al nodo 6 (puntos rojos), no presenta desplazamiento en los landmarks de entre estos dos nodos reconstruidos, indicando similitud en las conformaciones evaluadas.

Figura 116. Comparación de la conformación para la vista Lateral parcial 1 para el ancestro de la tribu Vulpini (nodo 5) frente al ancestro de los *Vulpes* holárticos (nodo 9).



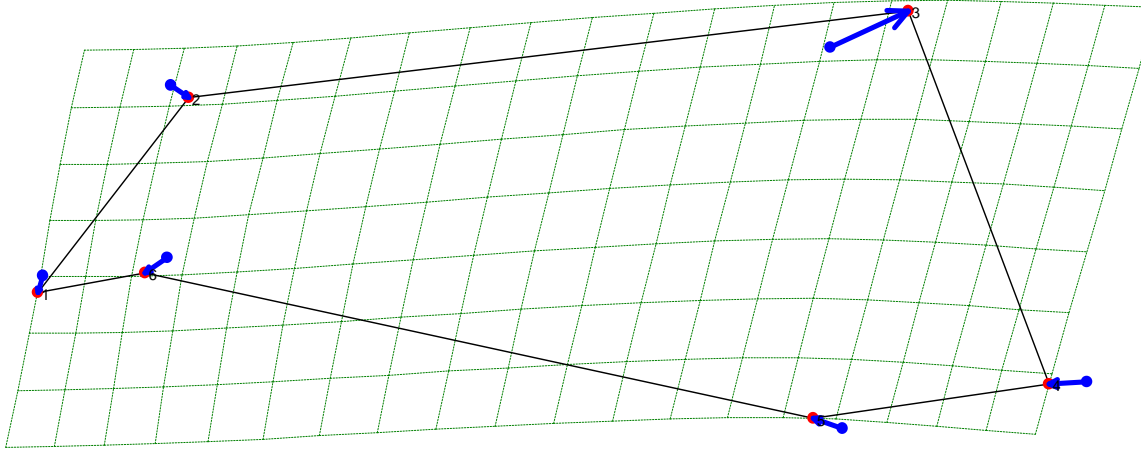
En la figura 116 el nodo 5 (puntos azules) frente al nodo 9 (puntos rojos). Para los landmarks 1 y 6 se observa un desplazamiento hacia abajo y a la izquierda, mientras que el punto 2 presenta movimiento hacia abajo y a la derecha. Lo que muestra un rostro más largo pero a su vez más delgado, mientras que el punto 3 presenta un movimiento hacia arriba y a la derecha mostrando un engrosamiento del rostro. En el punto 4 se observa un movimiento hacia la izquierda, mientras que el punto 5 presenta un movimiento hacia abajo y a la derecha que correspondería a una disminución de la región molar.

Figura 117. Comparación de la conformación para la vista Lateral parcial 1 para el ancestro de los *Vulpes* afrotrópicas e indomalayos (nodo 6) frente al ancestro de los *Vulpes* holárticos (nodo 9).



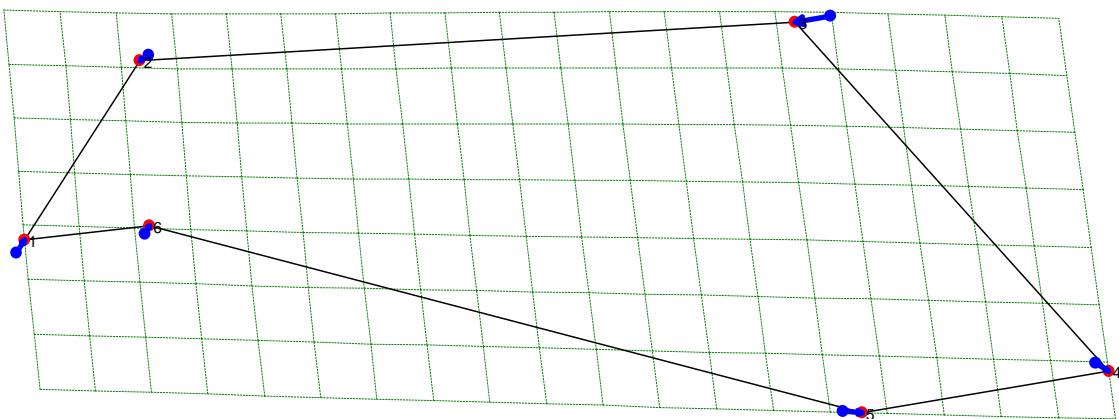
En la figura 117 el nodo 6 (puntos azules) frente al nodo 9 (puntos rojos). Para los landmarks 1 y 6 se observa un desplazamiento hacia abajo y a la izquierda, mientras que el punto 2 presenta movimiento hacia abajo y a la derecha, lo que nos muestra un rostro más largo pero a su vez más delgado, mientras que. El punto 3 presenta un movimiento hacia arriba y a la derecha mostrando un engrosamiento del rostro. En el punto 4 se observa un movimiento hacia la izquierda, mientras que, el punto 5 presenta un movimiento hacia abajo y a la derecha que correspondería a una disminución de la región molar.

Figura 118. Comparación de la conformación para la vista Lateral parcial 1 para el ancestro de los cánidos suramericanos (nodo 14) frente a *Chrysocyon brachyurus* (Cbr).



En la figura 118 el nodo 14 (puntos azules) frente a *Chrysocyon brachyurus* (Cbr) (puntos rojos). Para los landmark 1 y 6 se observa un leve desplazamiento hacia abajo y a la izquierda. En el punto 2 se presenta movimiento hacia abajo y a la derecha, con estos movimientos se visualiza un rostro más largo y delgado, mientras que, el punto 3 presenta fuerte movimiento hacia arriba y a la derecha movimientos que establecen un rostro más largo. Los puntos 4 y 5 se observa un movimiento hacia la izquierda que correspondería a una disminución en la superficie dental.

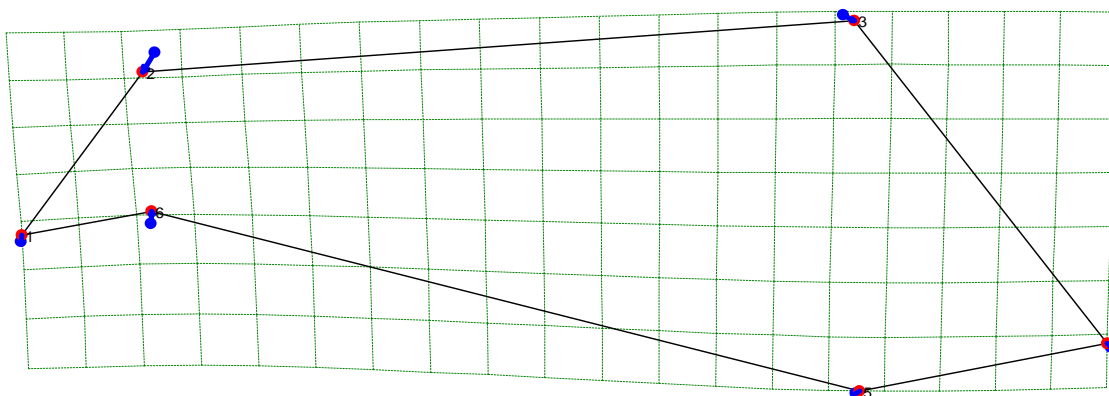
Figura 119. Comparación de la conformación para la vista Lateral parcial 1 para el ancestro de los cánidos suramericanos (nodo 14) frente al ancestro de los *Vulpes* afrotrópicas e indomalayos (nodo 6).



En la figura 119 el nodo 14 (puntos azules) frente al nodo 6 (puntos rojos). Para los landmark 1 y 6 se observa un leve desplazamiento hacia arriba, mientras que el punto 2 se presenta movimiento hacia abajo y a la izquierda lo que indica un rostro más delgado. En el

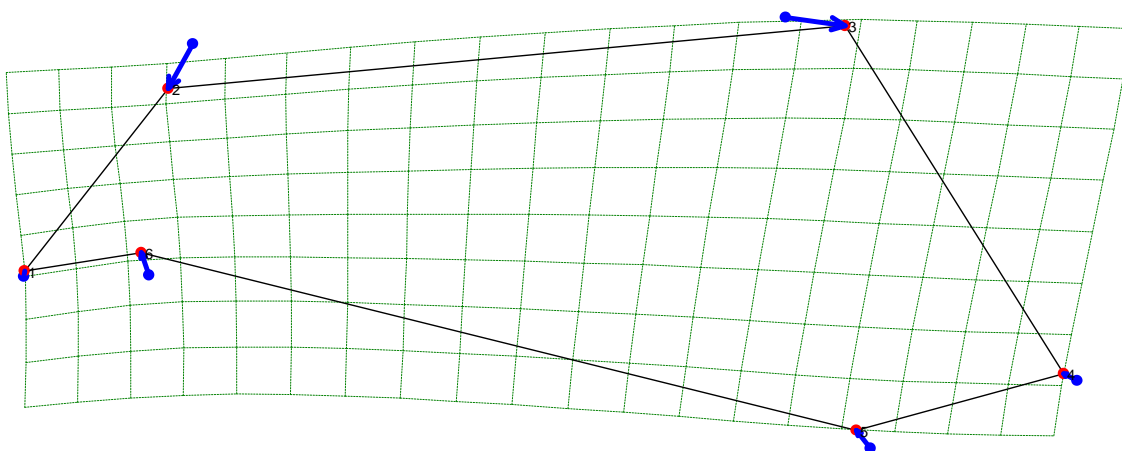
landmark 3 hay un movimiento hacia abajo y a la izquierda lo que se refiere a un rostro más delgado. Los puntos 4 y 5 se observa un movimiento hacia la derecha que correspondería a un aumento en la superficie dental.

Figura 120. Comparación de la conformación para la vista Lateral parcial 1 para el ancestro de los cánidos suramericanos (nodo 14) frente al ancestro del clado de los lobos (nodo 22).



En la figura 120 el nodo 14 (puntos azules) frente al nodo 22 (puntos rojos). Para los landmark 1 y 6 se observa un leve desplazamiento hacia arriba, mientras que el punto 2 se presenta movimiento hacia abajo y a la izquierda lo que indica un rostro más delgado. El punto 3 presenta un pequeño movimiento hacia abajo y a la derecha lo que muestra un rostro un poco más largo y delgado. Los puntos 4 y 5 se observa un movimiento hacia la derecha que correspondería a un aumento en la superficie dental.

Figura 121. Comparación de la conformación para la vista Lateral parcial 1 para el ancestro del clado de los lobos hipercarnívoros (nodo 25) frente al ancestro del *Canis latrans* (Cla) y *Canis lupus* (Clu).



En la figura 121 el nodo 25 (puntos azules) frente al nodo 29 (puntos rojos). En los landmark 1 y 6 se observa un leve desplazamiento hacia arriba, mientras que el punto 2 se presenta un marcado movimiento hacia abajo y a la izquierda lo que indica un rostro más delgado y más corto, mientras que el punto 3 presenta un pequeño movimiento hacia abajo y a la derecha lo que muestra hacia la parte más posterior un rostro más largo y delgado. Los puntos 4 y 5 se observa un movimiento hacia la izquierda que correspondería a una disminución en la superficie dental.

5.3.2.11. Análisis de los nodos reconstruidos para la vista Lateral parcial 2

Cada una de las figuras de este análisis representa los nodos reconstruidos como se observa en la filogenia de la figura 9, desde el nodo 1 o ancestro común hasta el nodo 29. Para esta vista se utilizaron seis landmarks, en donde el nodo 1 es el ancestro común de los cánidos actuales. Las figuras muestran para cada landmark dos puntos sobrepuestos, uno de color azul que me indica el lugar de ubicación del landmark para el ancestro común de los cánidos de la subfamilia Caninae o punto de referencia, mientras que el punto de color rojo es la ubicación del landmark del nuevo nodo reconstruido o punto de comparación, quien me muestra el desplazamiento del punto con respecto al ancestral

Figura 122. Conformación para la vista Lateral parcial 2 estimada para el ancestro de la subfamilia Caninae (Nodo1). Esta conformación es la base de comparación con los ancestros de las especies actuales de la subfamilia Caninae.

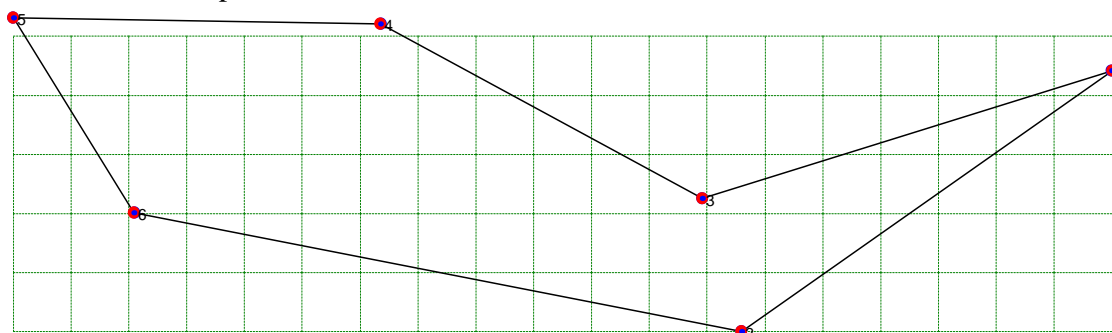


Figura 123. Estimación de la conformación para la vista Lateral parcial 2 para el ancestro del clado Vulpini y comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.

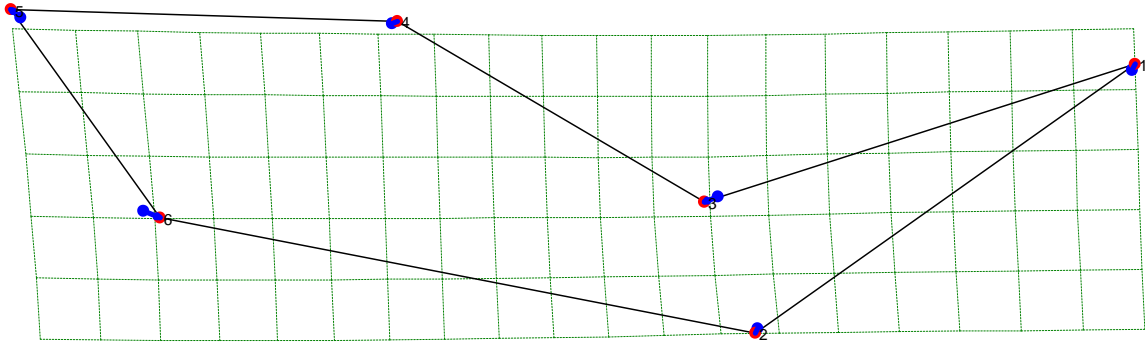
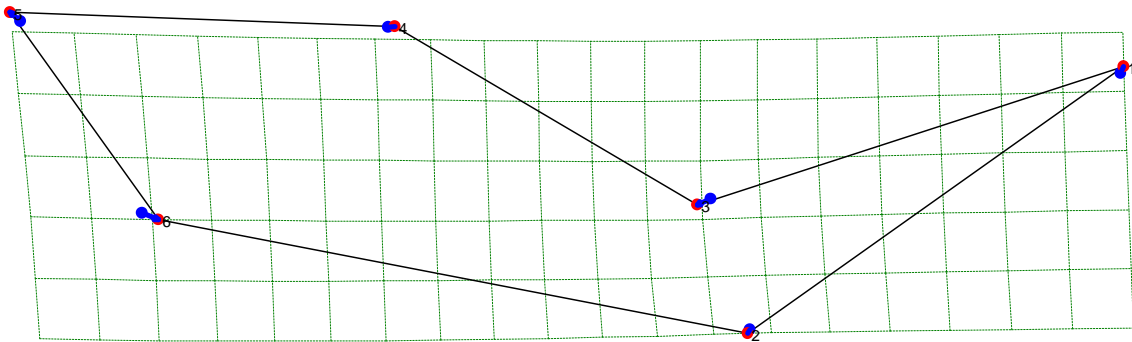
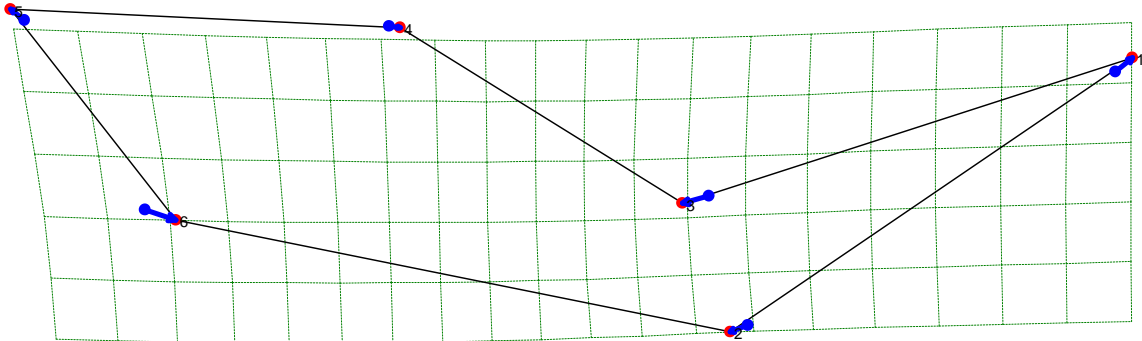


Figura 124. Estimación de la conformación para la vista Lateral parcial 2 para el ancestro de las especies afrotropicales e indomalayas del clado Vulpini y comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.



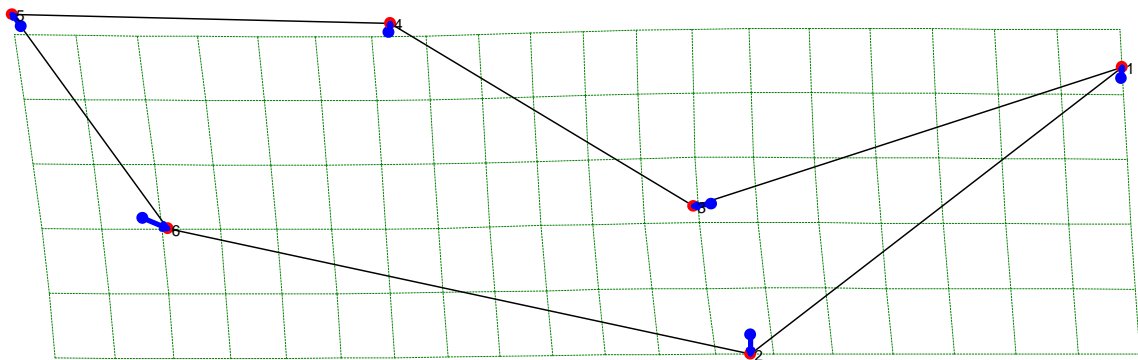
Para los nodos 5 y 6 se observa desplazamiento de todos los puntos. En el landmark 1 se observa un desplazamiento hacia arriba dando indicios de pequeño acortamiento hacia la parte de la sutura que une el occipital y parietal sobre la cresta nugal. El landmark 2 se desplaza hacia abajo y a la izquierda. El punto 3 se mueve hacia la izquierda. En el punto 4 hay un leve movimiento hacia la derecha, mientras que el punto 5 se desplaza hacia arriba y a la izquierda. Finalmente el punto 6 hace un movimiento hacia abajo y a la derecha, estos movimientos podrían referir un alargamiento y curvado del arco zigomático.

Figura 125. Estimación de la conformación para la vista Lateral parcial 2 para el ancestro de las especies *Vulpes rueppelli* (Vru) y *Vulpes zerda* (Vze) en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.



En el nodo 8 se observa desplazamiento en todos los landmarks. En el landmark 1 se observa un desplazamiento hacia arriba dando indicios de pequeño acortamiento hacia la parte de la sutura que une el occipital y parietal sobre la cresta nugal. El landmark 2 se desplaza hacia abajo y a la izquierda. El punto 3 se mueve hacia abajo y a la izquierda, en el punto 4 hay un leve movimiento hacia la derecha, mientras que el punto 5 se desplaza hacia arriba y a la izquierda. Finalmente el punto 6 hace un movimiento hacia abajo y a la derecha, estos movimientos podrían referir un alargamiento y adelgazamiento del arco zigomático.

Figura 126. Estimación de la conformación para la vista Lateral parcial 2 para el ancestro de las especies holárticas del clado Vulpini y comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.



En el nodo 9 se observa desplazamiento en todos los landmarks. En el landmark 1 se observa un desplazamiento hacia arriba y a la izquierda dando indicios del acortamiento hacia la parte de la sutura que une el occipital y parietal sobre la cresta nugal. El landmark 2 se desplaza hacia abajo, el punto 3 se mueve hacia arriba y a la izquierda. En el punto 4 hay un movimiento hacia arriba, mientras que el punto 5 se desplaza hacia arriba y a la

izquierda. Finalmente el punto 6 hace un movimiento hacia la derecha, estos movimientos podrían referir un acortamiento, curvado y engrosamiento del arco zigomático.

Figura 127. Estimación de la conformación para la vista Lateral parcial 2 para el ancestro de las especies del clado Canini y comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.

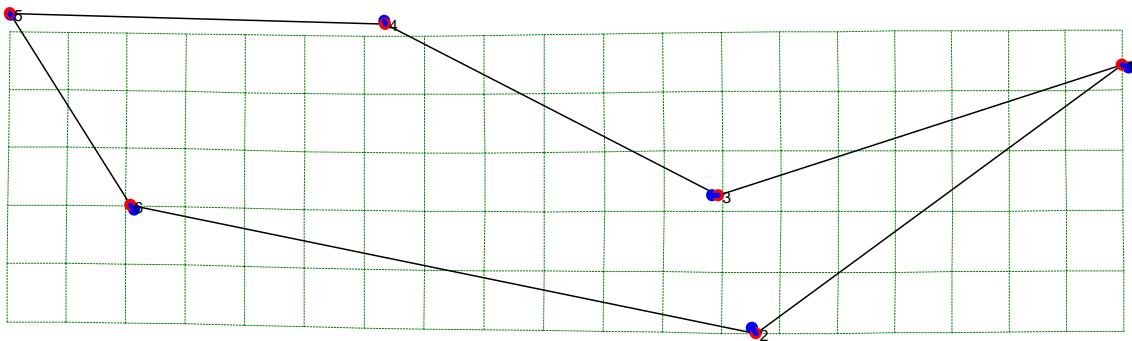
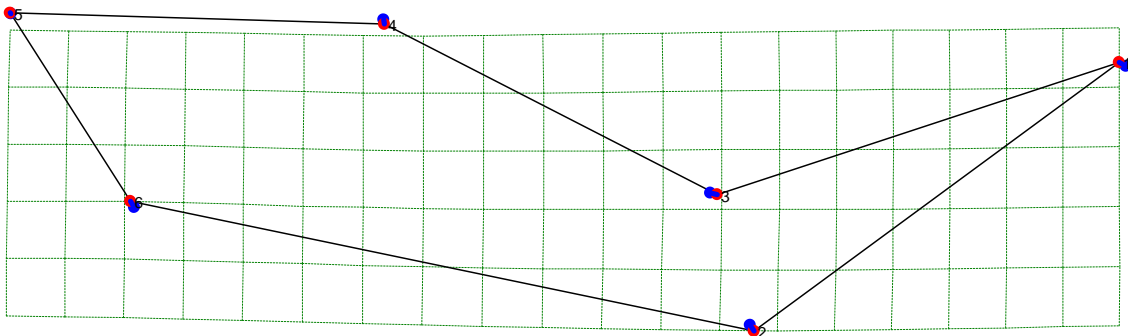
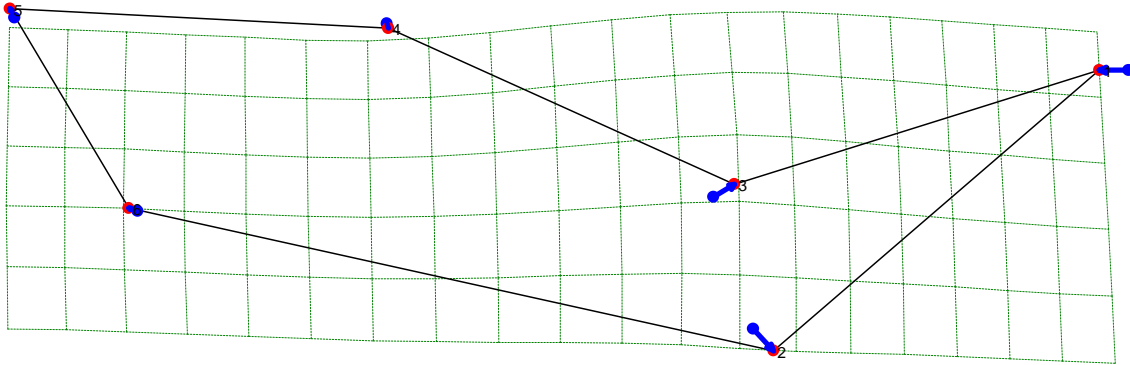


Figura 128. Estimación de la conformación para la vista Lateral parcial 2 para el ancestro de las especies de cánidos suramericanos y comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.



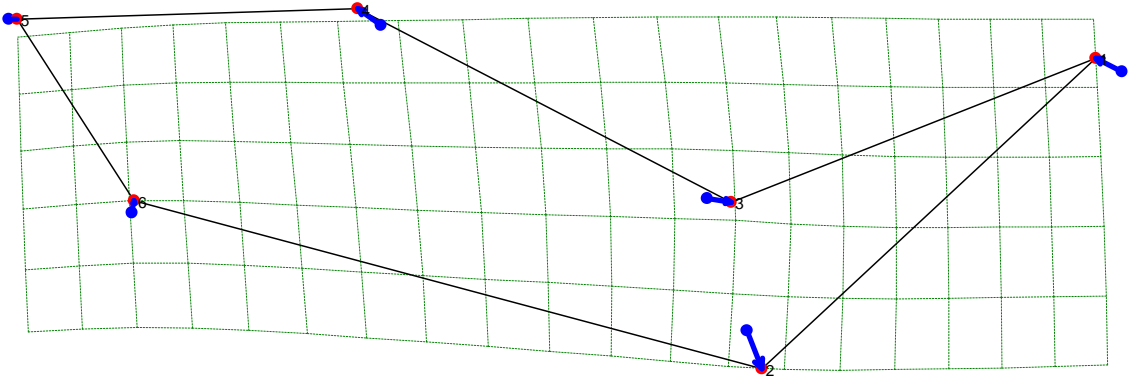
Para los nodos del 13 y 14 se visualiza desplazamiento en todos los puntos. En el landmark 1 se observa un desplazamiento hacia arriba y a la izquierda dando indicios del acortamiento hacia la parte de la sutura que une el occipital y parietal sobre la cresta nugal. El landmark 2 presenta leve desplazamiento. El punto 3 se mueve hacia la derecha, en el punto 4 hay un movimiento hacia abajo, mientras que el punto 5 se desplaza hacia la derecha. Finalmente el punto 6 hace un movimiento hacia arriba y a la derecha, estos movimientos podrían referir un acortamiento, curvado y adelgazamiento del arco zigomático.

Figura 129. Estimación de la conformación para la vista Lateral parcial 2 para el ancestro del clado de los lobos y comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.



En el nodo 22 se observa desplazamiento en todos los puntos. En el landmark 1 se observa un desplazamiento marcado a la izquierda indicando un fuerte acortamiento hacia la parte de la sutura que une el occipital y parietal sobre la cresta nugal. El landmark 2 se desplaza hacia la derecha, el punto 3 se mueve hacia arriba y a la derecha. En el punto 4 hay un movimiento hacia abajo, mientras que el punto 5 se desplaza hacia arriba y a la derecha. Finalmente el punto 6 hace un movimiento hacia arriba y a la izquierda, estos movimientos podrían referir un alargamiento y adelgazamiento del arco zigomático.

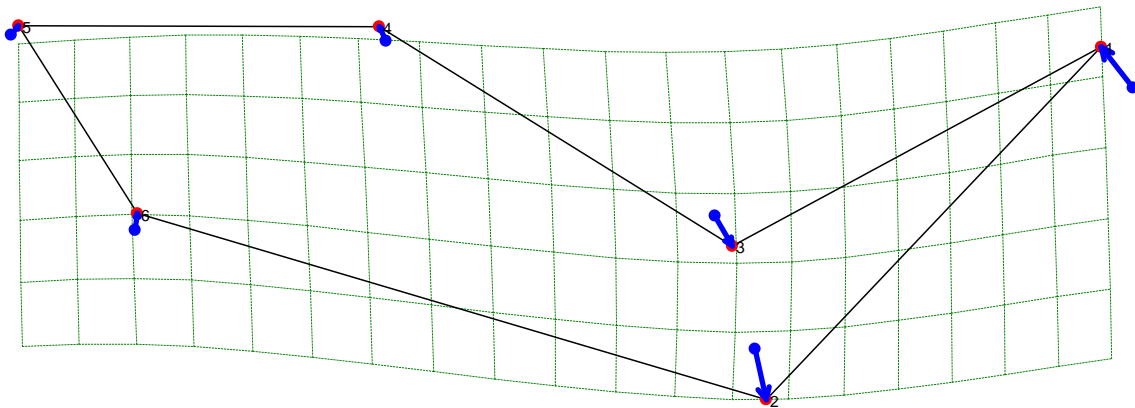
Figura 130. Estimación de la conformación para la vista Lateral parcial 2 para el ancestro de las especies *Lycaon pictus* (Lpi), *Cuon alpinus* (Cal) y *Speothos venaticus* (Sve) en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.



En el nodo 25 se detalla el desplazamiento en la mayoría de los puntos. En el landmark 1 se observa un desplazamiento marcado hacia arriba y a la izquierda indicando un fuerte acortamiento hacia la parte de la sutura que une el occipital y parietal sobre la cresta nugal. El landmark 2 tiene un fuerte desplazamiento hacia abajo, el punto 3 se mueve hacia la derecha. En el punto 4 hay un fuerte movimiento hacia arriba y a la izquierda, mientras que el punto 5 se desplaza hacia la derecha. Finalmente el punto 6 hace un movimiento hacia

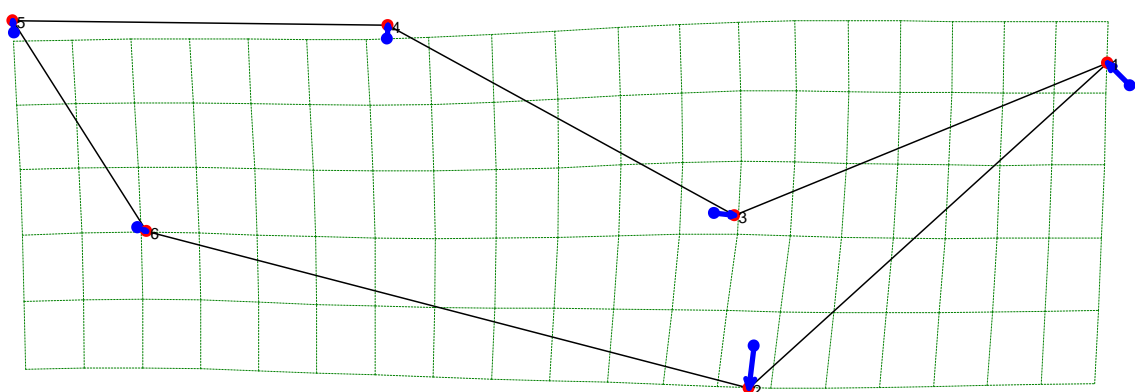
arriba, estos movimientos podrían referir un agrandamiento, curvado y engrosamiento del arco zigomático.

Figura 131. Estimación de la conformación para la vista Lateral parcial 2 para el ancestro de las especies *Lycaon pictus* (Lpi) y *Speothos venaticus* (Sve) en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.



En el nodo 26 se visualiza desplazamiento en la mayoría de los puntos. En el landmark 1 se observa un desplazamiento hacia arriba indicando un fuerte acortamiento en la parte de la sutura que une el occipital y el parietal sobre la cresta nugal. Los landmarks 2 y 3 tienen un desplazamiento hacia abajo. En el punto 4 hay un movimiento hacia arriba y a la izquierda, mientras que el punto 5 se desplaza hacia arriba y a la derecha. Finalmente el punto 6 hace un movimiento hacia arriba. El conjunto de movimientos podrían referirse al agrandamiento, curvado y engrosamiento del arco zigomático.

Figura 132. Estimación de la conformación para la vista Lateral parcial 2 para el ancestro de las especies Cla y Clu y comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.



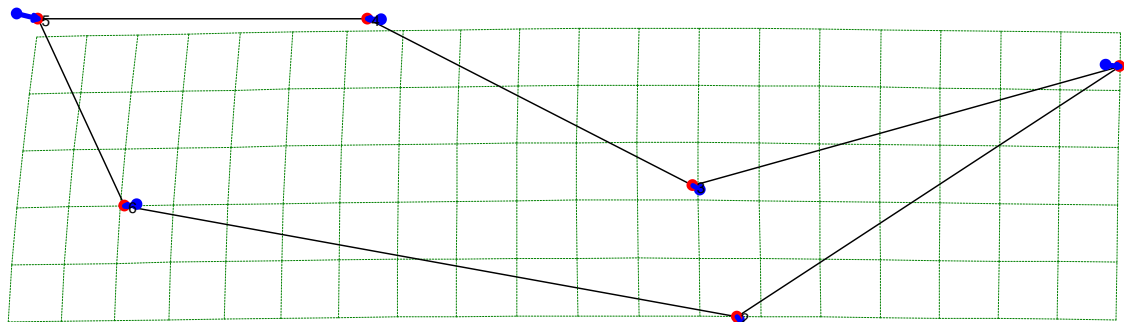
En el nodo 29 se observa desplazamiento en todos los puntos. En el landmark 1 se observa un desplazamiento marcado hacia la izquierda indicando un fuerte acortamiento hacia la parte de la sutura que une el occipital y parietal sobre la cresta nugal. El landmark 2 tiene un fuerte desplazamiento hacia abajo, el punto 3 se mueve hacia arriba y la derecha, landmark 4 hacia arriba y a la izquierda, y landmark 5 hacia arriba y a la izquierda.

mientras que los puntos 4, 5 presentan un marcado movimiento hacia arriba y a la derecha. El punto 6 se desplaza hacia la derecha, estos movimientos podrían referir un agrandamiento, curvado y engrosamiento del arco zigomático.

5.3.2.12. Comparación entre nodos reconstruidos para la vista lateral parcial 2

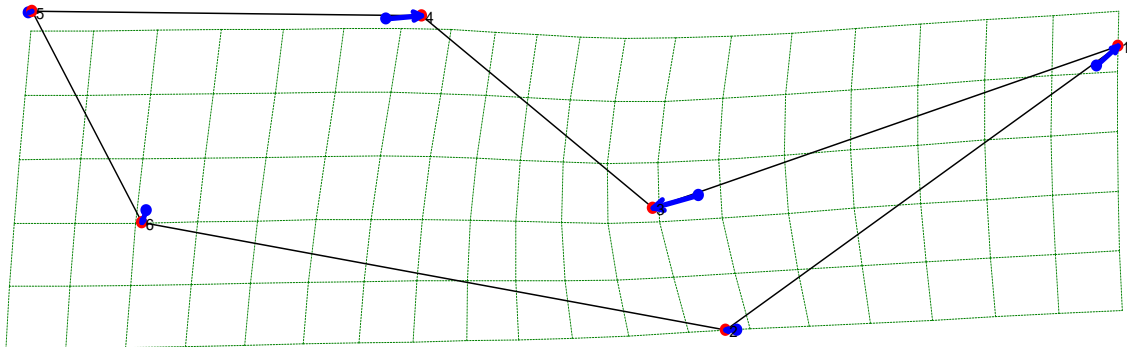
Para esta comparación se utilizaron 6 landmarks, para este análisis se tomaron algunos nodos y se compararon para ver cómo se establecen las conformaciones, cada una de las figuras que presenta este análisis hacen parte de los en la filogenia de la figura 9. Las figuras muestran para cada landmark dos puntos superpuestos, uno de color azul que me indica el lugar de ubicación del landmark para el nodo que se toma como punto de referencia, mientras que el punto de color rojo es la ubicación del landmark para el nodo que se toma como punto de comparación.

Figura 133. Comparación de la conformación para la vista Lateral parcial 2 para la especie *Nyctereutes procyonoides* (Npr) frente al ancestro de la Subfamilia Caninae.



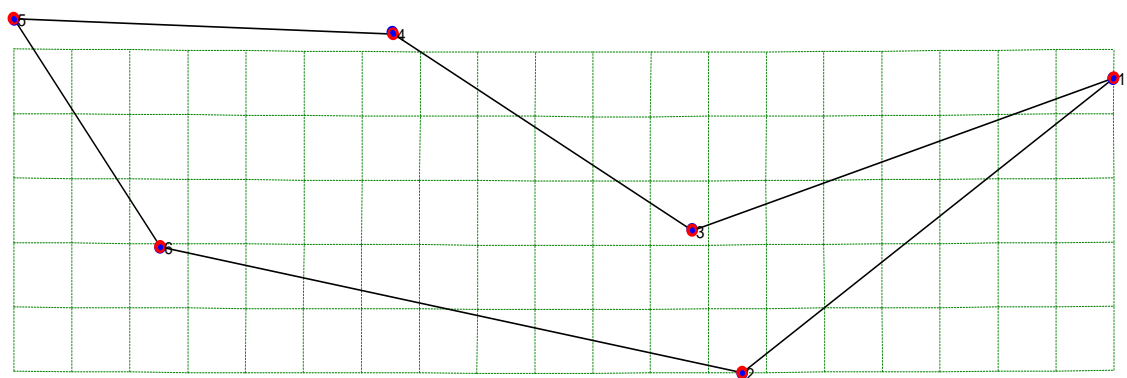
En la figura 133 el nodo 1 o ancestral (puntos azules) frente a *Nyctereutes procyonoides* (Npr) (puntos rojos). En el punto 1 se observa un desplazamiento marcado hacia la derecha indicando una ampliación en la parte de la sutura que une el occipital y parietal sobre la cresta nugal. Ahora hablaremos de los landmarks que componen el arco zigomático. El punto 2 presenta un leve desplazamiento hacia arriba, el punto 3 se mueve hacia arriba y a la izquierda. En el punto 4 hay un movimiento hacia la izquierda, mientras que en el punto 5 se presenta desplazamiento hacia la derecha. Finalmente el punto 6 hace un movimiento hacia la izquierda, estos movimientos podrían referirse a un arco zigomático más grueso y curvo.

Figura 134. Comparación de la conformación para la vista Lateral parcial 2 para la especie *Otocyon megalotis* (Ome) frente al ancestro de la Subfamilia Caninae.



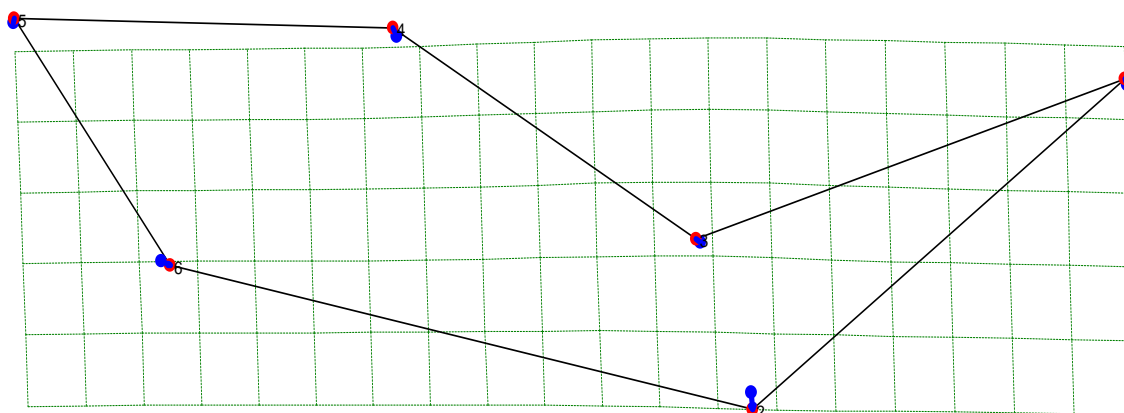
En la figura 134 el nodo 1 o ancestral (puntos azules) frente a *Otocyon megalotis* (Ome) (puntos rojos). En el punto 1 se observa un desplazamiento marcado hacia la derecha indicando una ampliación en la parte de la sutura que une el occipital y parietal sobre la cresta nucal. El punto 2 presenta desplazamiento hacia la izquierda, el punto 3 se mueve hacia abajo y a la izquierda. En el punto 4 hay un movimiento hacia la derecha, mientras que el punto 5 presenta un leve movimiento hacia arriba y a la derecha. Finalmente el punto 6 hace un movimiento hacia abajo, estos movimientos podrían referirse a un arco zigomático más corto, grueso y curvo.

Figura 135. Comparación de la conformación para la vista Lateral parcial 2 para el ancestro de la tribu Vulpini (nodo 5) frente al ancestro de los *Vulpes* afrotropicales e indomalayos (nodo 6).



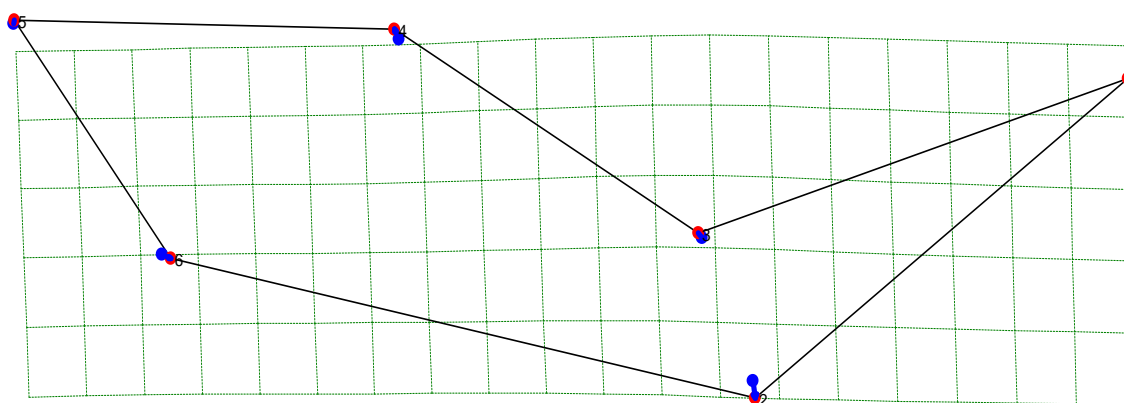
En la figura 135 el nodo 5 (puntos azules) frente al nodo 6 (puntos rojos), no se observan desplazamientos que impliquen cambios marcados entre las configuraciones indicando la similitud de las conformaciones evaluadas.

Figura 136. Comparación de la conformación para la vista Lateral parcial 2 para el ancestro de la tribu Vulpini (nodo 5) frente al ancestro de los *Vulpes* holárticos (nodo 9).



En la figura 136 el nodo 5 (puntos azules) frente al nodo 9 (puntos rojos). En el punto 4 se observa un desplazamiento hacia arriba indicando un incremento en la región de la sutura que une el occipital y parietal sobre la cresta nugal. El punto 2 presenta desplazamiento hacia abajo. El punto 3 se mueve hacia arriba y a la izquierda, en el punto 4 hay un movimiento hacia arriba, mientras que el punto 5 presenta un movimiento hacia arriba y a la derecha. Finalmente el punto 6 hace un movimiento hacia abajo y a la derecha, estos movimientos podrían referir a un mayor arqueamiento del arco zigomático.

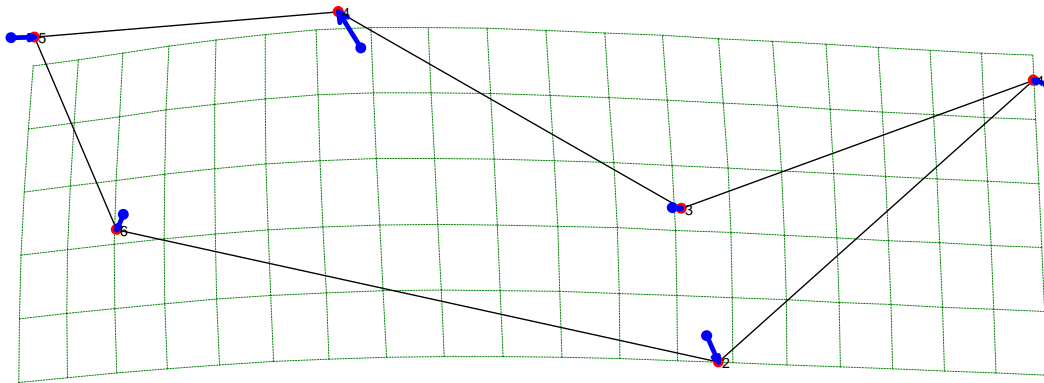
Figura 137. Comparación de la conformación para la vista Lateral parcial 2 para el ancestro de los *Vulpes* afrotrópicas e indomalayos (nodo 6) frente al ancestro de los *Vulpes* holárticos (nodo 9).



En la figura 137 el nodo 6 (puntos azules) frente al nodo 9 (puntos rojos). El punto 1 se observa un desplazamiento hacia arriba indicando un aumento en la parte de la sutura que une el occipital y parietal sobre la cresta nugal. El punto 2 presenta desplazamiento hacia abajo. El punto 3 se mueve hacia arriba y a la izquierda. En el punto 4 hay un movimiento

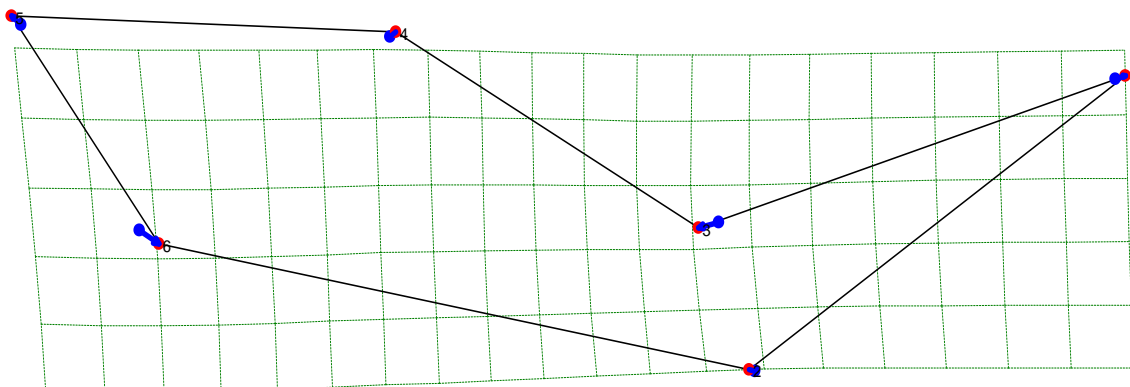
hacia arriba, mientras que el punto 5 presenta un movimiento hacia arriba y a la derecha. Finalmente el punto 6 hace un movimiento hacia abajo y a la derecha, estos movimientos podrían referir a un mayor arqueamiento del arco zigomático.

Figura 138. Comparación de la conformación para la vista Lateral parcial 2 para el ancestro de los cánidos suramericanos (nodo 14) frente a *Chrysocyon brachyurus* (Cbr).



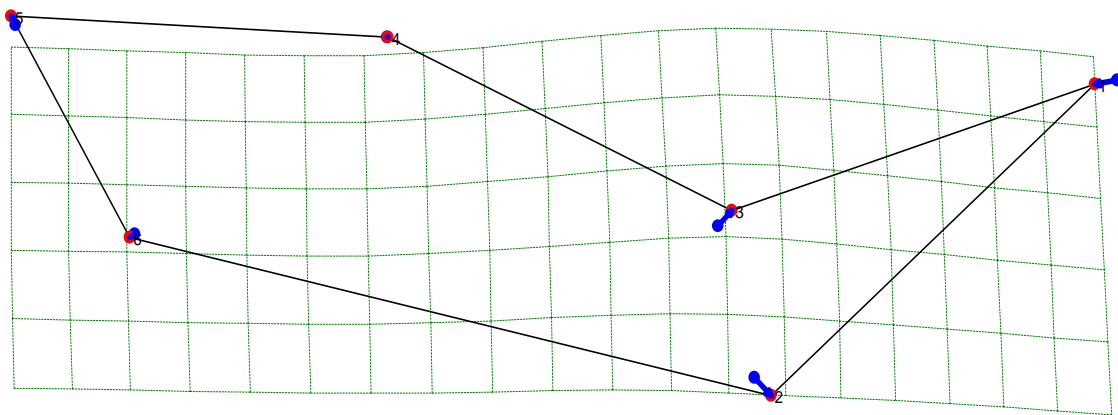
En la figura 138 el nodo 14 (puntos azules) frente a *Chrysocyon brachyurus* (Cbr) (puntos rojos). En el punto 1 vemos un desplazamiento hacia la izquierda indicando una disminución en la parte de la sutura que une el occipital y parietal sobre la cresta nugal. El punto 2 presenta desplazamiento hacia abajo. El punto 3 se mueve hacia arriba y a la derecha. En el punto 4 hay un marcado movimiento hacia arriba, mientras que el punto 5 presenta fuerte movimiento hacia la derecha. Finalmente el punto 6 hace un movimiento hacia abajo y a la izquierda, estos movimientos podrían referir un arco zigomático más largo y arqueado.

Figura 139. Comparación de la conformación para la vista Lateral parcial 2 para el ancestro de los cánidos suramericanos (nodo 14) frente al ancestro de los *Vulpes* afrotropicales e *indomalayos* (nodo 6).



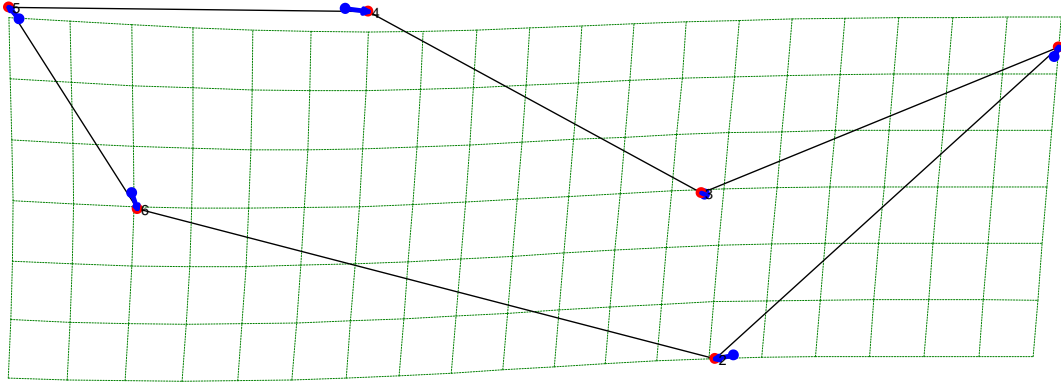
En la figura 139 el nodo 14 (puntos azules) frente al nodo 6 (puntos rojos). En el punto 1 se observa un desplazamiento hacia arriba y a la derecha indicando un aumento en la parte de la sutura que une el occipital y el parietal sobre la cresta nugal. El punto 2 presenta un desplazamiento hacia la izquierda. El punto 3 se mueve hacia abajo y a la izquierda. En el punto 4 hay un leve movimiento hacia arriba, mientras que el punto 5 presenta un pequeño movimiento hacia arriba y a la izquierda. Finalmente el punto 6 hace un movimiento hacia abajo, estos movimientos podrían referirse a un arco zigomático más arqueado.

Figura 140. Comparación de la conformación para la vista Lateral parcial 2 para el ancestro de los cánidos suramericanos (nodo 14) frente al ancestro del clado de los lobos (nodo 22).



En la figura 140 el nodo 14 (puntos azules) frente al nodo 22 (puntos rojos). En el punto 1 se observa un desplazamiento hacia abajo y a la izquierda indicando una disminución en la parte de la sutura que une el occipital y el parietal sobre la cresta nugal. El punto 2 presenta desplazamiento hacia abajo y a la derecha. El punto 3 se mueve hacia arriba y a la derecha. En el punto 4 no hay movimiento, mientras que el punto 5 presenta un pequeño movimiento hacia arriba y a la derecha. Finalmente el punto 6 hace un movimiento hacia abajo y a la izquierda, estos movimientos podrían referir a un arco zigomático más largo y delgado.

Figura 141. Comparación de la conformación para la vista Lateral parcial 2 para el ancestro del clado de los lobos hipercarnívoros (nodo 25) frente al ancestro del *Canis latrans* (Cla) y *Canis lupus* (Clu).



En la figura 141 el nodo 25 (puntos azules) frente al nodo 29 (puntos rojos). En el punto 1 se observa un desplazamiento hacia arriba y a la derecha indicando un aumento en la parte de la sutura que une el occipital y parietal sobre la cresta nuchal. El punto 2 presenta desplazamiento hacia abajo y a la izquierda, el punto 3 se mueve hacia arriba. En el punto 4 hay un movimiento hacia la derecha, mientras que el punto 5 presenta un movimiento hacia arriba y a la izquierda. Finalmente el punto 6 hace un movimiento hacia abajo y a la derecha, estos movimientos podrían referir un arco zigomático más arqueado y grueso.

6. DISCUSIÓN

6.1. Inferencia de aspectos ecológicos de los ancestros de la subfamilia Caninae basados en la reconstrucción de su conformación craneal.

Las conformaciones craneales estimadas para los ancestros de la subfamilia Caninae muestran semejanza estructural con las conformaciones de especies actuales en todos los cuatro gremios alimentarios: omnivoría, carnivoría, insectivoría e hipercarnivoría. Los resultados de los análisis de componentes principales, clasificación de individuos desconocidos y análisis discriminante son semejantes y complementarios. Estos indican que existe una relación estrecha entre la conformación del cráneo y el comportamiento alimentario, que además de responder a una asociación no aleatoria entre estructura y función, podría reflejar relaciones de tipo filogenético. Los resultados indican que el ancestro común de la subfamilia Caninae presentaba una conformación craneal característica de especies con hábitos omnívoros. Esto concuerda con las características anatómicas observadas en las especies del género *Leptocyon*, el más antiguo conocido para la subfamilia Caninae y que se encuentra en sedimentos de Norte América que datan de hace 34 M.a. Estas especies se caracterizan por tener un tamaño reducido y por presentar rasgos pocos especializados en su morfología que incluyen un rostro delgado, mandíbula inferior alargada y en consecuencia premolares estrechos y delgados (Tedford 1978; Tedford *et al.* 1995; Wang y Tedford 2007; Wang *et al.* 2004b, Wang *et al.* 2004a). Estos rasgos sugieren hábitos omnívoros que, según los resultados de este trabajo, perseveran durante la mayor parte de la historia evolutiva de la subfamilia.

Los cánidos actuales presentan un patrón dental que no difiere en forma significativa de *Leptocyon*, excepto en el tamaño de los dientes (Wang y Tedford 2007; Wang *et al.* 2004b; Wang *et al.* 2004a), en especial los cánidos omnívoros (*Nyctereutes procyonoides* (Npr), *Urocyon cinereoargenteus* (Uci), *Vulpes bengalensis* (Vbe), *Vulpes chama* (Vch), *Vulpes pallida* (Vpa), *Chrysocyon brachyurus* (Cbr), *Atelocynus microtis* (Ami), *Cerdocyon thous* (Cth), *Pseudalopex sechurae* (Pse), *Pseudalopex vetulus* (Pve), *Pseudalopex fulvipes* (Pfu), *Pseudalopex gymnocercus* (Pgy), *Pseudalopex culpaeus* (Pcu) y *Pseudalopex griseus* (Pgr), *Canis adustus* (Cad)). Como lo muestran los resultados de este trabajo, y en concordancia con trabajos previos (Van Valkenburgh y Koepfli 1993; Muñoz Durán y Fuentes 2012; Fuentes 2011), las especies de cánidos omnívoros se caracterizan por presentar hocicos largos, diastemás largos, premolares pequeños y dispuestos sobre la región anterior del dentario, arcos zigomáticos levemente ensanchados y mandíbulas moderadamente robustas. Dadas estas características, las especies omnívoras presentan cráneos más alargados y menos robustos, lo que resulta en la reducción de las ventajas mecánicas para la producción de fuerza durante la mordida y mayor velocidad de oclusión mandibular. Estas características resultan ventajosas para depredadores que se

alimentan de vertebrados pequeños y de locomoción rápida. Es de resaltar que la fuerza que deben producir y sostener no es muy alta debido a que los cráneos no suelen estar sobre o subdesarrollados con respecto a las fuerzas que deben soportar (Slater *et al.* 2009; Muñoz Durán y Fuentes 2012; Fuentes 2011).

En consonancia con trabajos previos (Wang y Tedford 2007; Maier 2001), los resultados también indican que las especies con conformaciones craneales más robustas asociadas con la carnivoría y la hipercarnivoría, así como aquellas características craneales más frágiles de especies insectívoras, han derivado más recientemente de formas pequeñas y generalizadas.

Los análisis de componentes principales en general mostraron que las 6 regiones craneales analizadas permitieron agrupar los nodos reconstruidos con relación a los hábitos alimentarios. La estimación de las conformaciones ancestrales para la mandíbula, el palatal y las regiones laterales del cráneo, muestran una asociación con aspectos funcionales. Los ancestros con conformaciones craneales afines a hábitos alimentarios omnívoros, carnívoros e insectívoros tienden a estar en regiones cercanas en el morfoespacio y agruparse en el centro del mismo. En contraste, los ancestros con conformaciones afines a hábitos hipercarnívoros ocupan regiones distantes en el morfoespacio. Esta distribución de las conformaciones indica que los requerimientos estructurales para el desarrollo de hábitos carnívoros e insectívoros no son muy diferentes a los de la omnivoría, mientras que los hábitos hipercarnívoros requieren de modificaciones marcadas de la estructura omnívora. Esto se relaciona con mayores demandas en términos de resistencia al estrés mecánico e incremento en las fuerzas de mordida que sobre el cráneo se ejercen durante la sujeción y procesamiento de presas vertebradas grandes (Van Valkenburgh 1991; Van Valkenburgh *et al.* 2003; Figueirido *et al.* 2010).

La cercanía en el espacio morfogeométrico de las configuraciones ancestrales que corresponden a hábitos carnívoros y omnívoros puede ser interpretada de dos maneras complementarias. Por un lado, la carnivoría aparece hacia nodos relativamente recientes en la filogenia de los cánidos modernos y en todos los casos derivan de ancestros con hábitos omnívoros. Así, las semejanzas en estas dos conformaciones pueden deberse a un componente netamente filogenético y al hecho de que la carnivoría es una innovación reciente. Por otro lado, las conformaciones de especies carnívoras representan cráneos moderadamente más robustos, con hocicos y arcos zigomáticos ensanchados y mandíbulas más profundas en comparación con las especies omnívoras. Estas leves diferencias en la conformación pueden estar relacionadas con esfuerzos moderadamente más altos en términos del estrés mecánico que deben soportar las especies carnívoras durante el procesamiento de presas, que con mayor frecuencia incluyen vertebrados de tamaño pequeño a mediano (Slater *et al.* 2009; Muñoz Durán y Fuentes 2012; Fuentes 2011).

Los ancestros reconstruidos que exhiben cráneos cortos y compactos, arcos zigomáticos y hocicos marcadamente ensanchados, rostros altos, y dentarios profundos con diastemas reducidos se agrupan junto con las especies actuales de hábitos hipercarnívoros. Las especies hipercarnívoras actuales además presentan una reducción en la dentadura postcarnasial, premolares que se aglutinan en la conformación anterior media del dentario, y carnasiales con talón cortante con bordes largos y filosos (Wang y Tedford 2007; Wang *et al.* 2004a; Muñoz Durán y Fuentes 2012; Fuentes 2011). Sin embargo se observa que las adaptaciones hipercarnívoras de los géneros *Lycaon*, *Cuon* y *Speothos* son diferentes a las desarrolladas por *Canis lupus* (Clu) (Muñoz Durán y Fuentes 2012). En los primeros taxones los rasgos morfológicos incluyen un talón cortante, resistencia al doblamiento del dentario a nivel del tercero y el cuarto premolar, diastema relativamente corto, rostros y cráneos más anchos y músculos temporales más voluminosos. En contraste, *Canis lupus* (Clu) exhibe una superficie de maceración reducida, un cuarto premolar estrecho y largo, segundo y tercer incisivos superiores más grandes y una cuchilla cortante más larga en el primer molar inferior, lo que redundaría en una menor resistencia al estrés mecánico comparado con los demás cánidos sociales e hipercarnívoros (Muñoz Durán 2011; Fuentes 2011).

Estas diferencias en las conformaciones de las cuatro especies de hipercarnívoros actuales es quizás la razón por la cual los análisis de reconstrucción de conformaciones ancestrales muestran que *Lycaon*, *Cuon* y *Speothos* descienden de un ancestro común con conformación típicamente hipercarnívora, mientras que *Canis lupus* (Clu) deriva de un ancestro con conformación craneal características de especies carnívoras. En cánidos la hipercarnivoría está asociada a convivencia en grupos sociales. Esta asociación también pudo ser característica de linajes dentro del clado hermano de los cánidos actuales, la subfamilia Borophaginae. La información sobre las propiedades biomecánicas de los cráneos de este grupo, así como la frecuencia y distribución de los restos de los Borophaginae indican que con regularidad cazaban presas más grande que ellos mismos y que probablemente lo hacían de manera cooperativa (Van Valkenburgh *et al.* 2003). Todo lo anterior sugiere que es probable que los ancestros de los cánidos actuales con conformación hipercarnívora pudieran vivir en grupos sociales.

Coincidente con las tesis de Van Valkenburgh 1999, 1995 y Van Valkenburgh y Wayne, 1994, los resultados de este trabajo indican que los cánidos más ancestrales dentro de la subfamilia presentaron una conformación correspondiente a hábitos omnívoros de las cuales derivaron recientemente linajes con conformaciones especializadas para cortar carne, consumir insectos y frutos como resultado presumiblemente de la competencia por el alimento entre linajes simpátricos. Por otra parte la reconstrucción de estados ancestrales indica que los cánidos que emigraron de Norte América y colonizaron Asia, Europa, África y Sur América debieron ser omnívoros. Esto está en acuerdo con expectativas relacionadas con las ventajas que una estrategia generalista y oportunista como la omnivoría puede

brindar para la colonización de nuevos ambientes y la expansión del rango de distribución geográfica. Estas ventajas se relacionan con la habilidad de utilizar los recursos disponibles en un hábitat y la evasión de interacciones fuertes, de competencia con especies de carnívoros residentes en los nuevos hábitats. Una vez los cánidos se establecen en una nueva región geográfica posiblemente tienen la oportunidad de radiar y dar lugar a linajes más especializados. La aparición de linajes especializados de cánidos podría ser el resultado de interacciones de competencia intragremial, lo que además puede conllevar a desplazamiento activo de nicho, o a la extinción y remplazo de taxa. La colonización de Sur América puede ser, por ejemplo, un reflejo de diversificación en condiciones de abundante disponibilidad de recursos y escasa competencia intragremial. Dependiendo de la hipótesis filogenética, es posible que esta colonización pudiera haberse debido a la inmigración de un linaje oportunista (Wayne *et al.* 1997), o de manera independiente por dos linajes, uno omnívoro y otro hipercarnívoro (Tedford *et al.* 1995; Muñoz Durán 2011; Muñoz Durán y Fuentes 2012). En cualquiera de estas dos hipótesis el linaje omnívoro dio lugar al grupo más diverso de cánidos que incluye las especies en los géneros *Pseudalopex*, *Atelocynus*, *Chrysocyon* y *Cerdocyon*. Todas estas especies retienen el tipo de dieta omnívora de su ancestro, lo que parece ser posible dada la escasa superposición en sus distribuciones geográficas lo que reduce las interacciones de competencia y la exploración de nuevos nichos.

Causa curiosidad que siendo la hipercarnivoría una estrategia asociada con la vida en grupo, y por tanto eficiente en términos de competencia con carnívoros simpátricos, no evolucionó más temprano en la historia evolutiva de los Caninae. El hecho de que los cánidos modernos sean la única subfamilia sobreviviente, y que las subfamilias *Hesperocyoninae* y *Borophaginae* que mostraron una alta diversidad de especies de gran tamaño y especializadas se extinguiesen, permite hipotetizar, que los ancestros de los cánidos modernos presentaron ventajas, que les permitieron sobrevivir en las condiciones en que se desarrollaron las comunidades ancestrales de mamíferos. Es probable que los hábitos generalistas de los ancestros de los cánidos modernos les permitieran soportar menores presiones de competencia intragremial (Van Valkenburg 1999; Muñoz Durán 2002). Por otro lado, su tamaño corporal pequeño asociado con historias de vida más rápidas también debió resultar en tasas de reproducción y generación de variabilidad más altas que las de especies de mayor tamaño. Estos dos factores conjuntos pudieron establecer que los ancestros de la subfamilia Caninae pudiesen verse menos afectados por procesos de extinción local (Van Valkenburg 1999; Muñoz Durán 2002). Así que es posible que los rasgos morfológicos asociados a la hipercarnivoría sólo pudieran ser favorecidos en las etapas tardías de la evolución de la subfamilia Caninae, cuando la mayoría de las especies competidoras de las subfamilias *Hesperocyoninae* y *Borophaginae*, y de otros grupos de carnívoros, ya estuvieran extintas.

6.2. Conformación craneal ancestral y propiedades biomecánicas.

En esta parte entraremos a definir la reconstrucción de la conformación ancestral craneal de la subfamilia Caninae y los ancestros que se desprenden de ésta en la filogenia propuesta por Fuentes 2011, con base en aspectos biomecánicos de momentos y palancas aplicados a las estructuras que conforman el cráneo y la mandíbula con el fin de establecer características biológicas de las conformaciones reconstruidas.

En los vertebrados, los músculos generan fuerzas y los elementos esqueléticos aplican dichas fuerzas. En el cráneo la mandíbula y el paladar experimentan presiones relacionadas con diferentes tipos de dietas. La fuerza y velocidad de mordida se relacionan con la distancia entre la articulación mandibular (proceso condilar del dentario y fosa glenoidea del escamoso) y los puntos de mordida a nivel de las muelas carnasiales y los caninos (Palancas de resistencia, L_o). Las propiedades mecánicas de la mordida también están afectadas por la distancia entre el proceso condilar y el extremo superior del proceso coronoide que representa la palanca de producción de fuerza (L_i) (Kardong y Salido 2007; Figura 142).

Una fuerza que actúa a una distancia del punto de apoyo produce un momento de fuerza y cuando se utiliza la palanca para realizar un trabajo, se genera un momento de entrada y un momento de salida. Ahora, si es necesario producir más fuerza, se acorta el brazo de salida de la palanca y se alarga el de entrada, pero si se trata de la generación de velocidad, sería lo contrario de la generación de fuerza. Se debe tener en cuenta que la velocidad se obtiene a expensas de la fuerza del momento de salida. Considerando esto, la mecánica de las palancas significa que la fuerza y la velocidad son opuestas, un brazo largo de palanca favorece la velocidad, mientras que uno corto incrementa la fuerza (Kardong y Salido 2007).

Como el modelo de palanca fue aplicado a la mandíbula, independiente de lo deseable que sea producir velocidad y fuerza en el diseño de la mandíbula, la simple mecánica de esta no lo permite, por eso es que siempre se debe llegar a un compromiso entre la velocidad y fuerza para el diseño de la mandíbula. Se graficarán los momentos de fuerza y velocidad para poder extrapolarlos a la mandíbula y así tener una idea más clara de la biomecánica (figura 142).

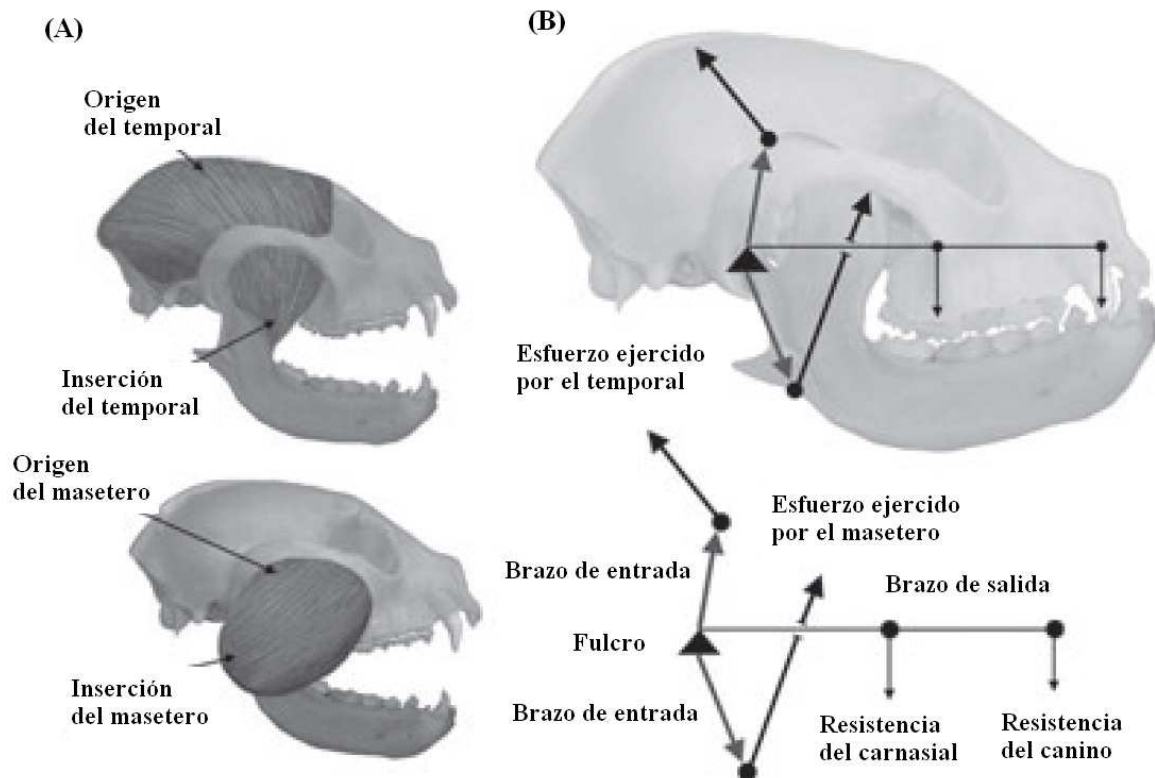


Figura 142. Modelado biomecánico de la función cráneo. (A) Áreas de origen e inserción de los músculos másticatorios principales (temporal y másetero). (B) Aparato másticatorio modelado como un sistema de palanca de tercera clase que muestra el esfuerzo combinado de los músculos temporales y máseteros como una función de los brazos de entrada (proceso coronoideo y proceso angular), que se aplica en un punto situado entre el punto de apoyo (cóndilo mandibular) y la resistencia ejercida en el carnasial y el canino (fuerza de salida) Tomado y modificado de Figueirido *et al.* 2010.

6.2.1. Vista dentario

Las conformaciones de los ancestros reconstruidos muestran una transición temporal que va desde hábitos alimentarios omnívoros, pasando por hábitos carnívoros, hasta dietas especialistas de insectivoría e hipercarnivoría. Esto muestra la flexibilidad de la mandíbula para responder a diferentes demandas mecánicas asociadas a diversos tipos de dieta.

Los resultados muestran que la conformación ancestral de hábitos omnívoros está caracterizada por una reducción de la superficie de la fosa másetéica, lo que indica un músculo másetero menos desarrollado y por lo tanto con una capacidad moderada para la

producción de fuerza. Por otro lado, las configuraciones omnívoras parecen ofrecer una mayor velocidad de oclusión mandibular debido a que presentan un alargamiento del brazo de resistencia Lo (del cóndilo mandibular al punto de resistencia entre el diente carnasial o primer molar inferior y al punto de resistencia del canino), a la vez que muestran un corto brazo de potencia Li (del cóndilo mandibular al proceso coronoide) (figura 25) (Kardong y Salido 2007; Van Valkenburgh 2007; Figueirido *et al.* 2010 y 2011; Friscia *et al.* 2006; Muñoz Durán y Fuentes 2012; Fuentes 2011). El aumento en la velocidad de oclusión se refleja también en el alargamiento de la región de inserción de los dientes premolares, el aumento en el área de maceración molar post-carnasial y la ampliación del diastema, lo que aumenta la distancia que hay entre el fulcro y el diente carnasial y a los caninos.

Las conformaciones omnívoras también exhiben ramás mandibulares menos profundas a nivel del diente carnasial y una sínfisis delgada, con lo que se reduce la resistencia del dentario a fuerzas de torsión. Esto refleja el compromiso en este tipo de conformación entre la producción de fuerza y la velocidad de mordida (Kardong y Salido 2007; Van Valkenburgh 2007; Figueirido *et al.* 2010 y 2011; Friscia *et al.* 2006; Muñoz Durán y Fuentes 2012; Fuentes 2011).

En comparación con las conformaciones omnívoras, la configuración ancestral de cánidos con hábitos carnívoros presenta rasgos que permiten la producción de mayores fuerzas de mordida. Esta conformación evolucionó dos veces de manera independiente en los cánidos modernos, una para el ancestro de los cánidos Vulpini Holárticos y otra para el ancestro del clado de los lobos (nodos 9 y 23). La diferencia entre estas dos conformaciones se relaciona con diferencias en el tamaño de la región de inserción del músculo másetero. En el linaje del ancestro de los cánidos Vulpini Holárticos esta región es algo más reducida, lo que conlleva a una disminución en la fuerza de oclusión en la mandíbula. Sin embargo, las dos conformaciones se caracterizan por una disminución en la distancia entre el cóndilo mandibular y los dientes carnasiales y caninos, lo que implica la aplicación de una mayor fuerza de mordida (reducción de Lo). Adicionalmente, se observa un incremento de la distancia entre el cóndilo mandibular y el proceso coronoideo (Li) lo que implica una mayor fuerza de mordida. En estas dos conformaciones el dentario se hace más profundo a nivel del diente carnasial y la sínfisis más desarrollada, el diastema mantiene su tamaño y se presenta un aumento del tamaño del canino, lo que redundaría en una mayor resistencia a las fuerzas de torsión durante la mordida con respecto al ancestro omnívoro (Kardong y Salido 2007; Van Valkenburgh 2007; Figueirido *et al.* 2010 y 2011; Friscia *et al.* 2006; Muñoz Durán y Fuentes 2012; Fuentes 2011).

La conformación relacionada con hábitos insectívoros derivó recientemente en el ancestro de las especies del clado Vulpini *Vulpes rueppelli* (Vru) y *Vulpes zerda* (Vze) (nodo 8, figura 25). Ésta se caracteriza por una reducción marcada del área de inserción del músculo másetero, un aumento en la región de la dentadura premolar y el área de maceración molar

de los dientes post-carnasiales, ampliación del diastema y una reducción de la distancia entre cóndilo mandibular y el proceso coronoideo (Li). El dentario también es poco profundo a nivel del diente carnasial y la sínfisis es delgada, (figura 25). Lo anterior indica que, comparada con la conformación observada en el ancestro de hábitos omnívoros, la conformación insectívora resulta en una menor fuerza de oclusión mandibular, menor resistencia a la torsión del dentario, pero una mayor velocidad de oclusión mandibular.

Los ancestros de los lobos hipercarnívoros *Lycaon pictus* (Lpi), *Cuon alpinus* (Cal) y *Speothos venaticus* (Sve), (nodos 25 y 26, figuras 30 y 31) muestran conformación caracterizada por una mayor área de inserción del músculo másetero, reducción en el área de los dientes postcarnasiales y del área de maceración molar, disminución extrema del diastema e incremento de la distancia entre el cóndilo mandibular y el proceso coronoideo. El dentario también se hace más corto y profundo a nivel del carnasial junto con la sínfisis que se encuentra bien desarrollada. Todo lo anterior redundaría en una mayor fuerza de mordida a nivel del carnasial y el canino, y un incremento en la resistencia a fuerzas de mayor torsión como las que se esperarían permitan la depredación sobre ungulados de gran tamaño.

6.2.2. Vista palatal

Las conformaciones de los ancestros reconstruidos no establecen diferencias conspicuas a excepción de las reconstrucciones con hábitos hipercarnívoros que son claramente distinguibles de los demás ancestros (nodos 25 y 26 figuras 69 y 70). Hay que tener en cuenta que el paladar como parte del cráneo representa el vínculo con una variedad de diferentes funciones físicas y sensoriales (alimentación, sentido del olfato y la visión), lo que genera restricciones en esta estructura. El paladar establece un compromiso entre las diferentes funciones mecánico-sensoriales lo que hace más difícil modificar esta región y lo que limita su plasticidad morfológica (Figueirido *et al.* 2009, 2010 y 2011). Lo que finalmente establece que, en el cráneo existen múltiples presiones selectivas además de la dieta, lo que generaría selección estabilizadora resistente a modificar conspicuamente la zona palatal en función de la dieta. Eso no quiere decir que la dieta no cambie, sino que este cambio puede no verse del todo reflejado en esta zona mientras que dicho cambio afectaría otras funciones.

Los resultados muestran que la configuración ancestral de hábitos omnívoros está caracterizada por un paladar delgado y la región más anterior del rostro alargada, lo que sugiere menor resistencia al estrés mecánico que se genera durante la sujeción y mordida de presas grandes e indica características alimenticias hacia hábitos más generalistas. Partiendo de esta configuración y haciendo referencia a las pequeñas variaciones que se observan en los demás ancestros, con excepción de los de hábitos hipercarnívoros, se podría sugerir que la gran mayoría de conformaciones presentaron hábitos con

características semejantes a los omnívoros (figuras 45 a 68 y 71 a 73) (Figueirido *et al.*. 2010 y 2011; Muñoz Durán y Fuentes 2012; Fuentes 2011).

Las conformaciones para los ancestros de hábitos hipercarnívoros, muestran un paladar más ancho y la región anterior del rostro se acorta haciéndola más amplia y robusta. Estas propiedades confieren mayor resistencia a estrés mecánico que se produce durante la sujeción y mordida de grandes vertebrados. La vista palatal resulta útil para discriminar entre hábitos alimentarios generalistas e hipercarnívoros en estudios sobre fósiles. Sin embargo, no resulta de utilidad para diferenciar entre especies con hábitos omnívoros, carnívoros e insectívoros (Figueirido *et al.*. 2010 y 2011; Muñoz Durán y Fuentes 2012; Fuentes 2011)

6.2.3. Vistas lateral total y lateral general

Las conformaciones de los ancestros para las vistas lateral total y general, presentan similitudes en sus reconstrucciones, por esto se considerará al análisis en conjunto para estas dos vistas.

Los análisis muestran que la conformación ancestral de hábitos omnívoros está caracterizada por la presencia de cráneos dolicocefalos, cráneos con un rostro largo, frente aplanada, la región de la cresta sagital desarrollada, permitiendo la inserción de un músculo temporal de tamaño mediano, un arco zigomático grande, delgado y arqueado y la presencia de dentadura generalizada con caninos delgados. Estas características constituyen un compromiso hacia el incremento de velocidad en la oclusión mandibular establecida por un músculo temporal mediano y un arco zigomático delgado. Estas estructuras les han permitido a estos linajes colonizar un amplio espectro de nichos, confiriéndoles mayor resistencia a procesos de extinción por cambios estocásticos en el ambiente (Van Valkenburgh 2007; Figueirido *et al.*. 2010 y 2011; Friscia *et al.*. 2006; Muñoz Durán y Fuentes 2012; Fuentes 2011).

En comparación con las conformaciones omnívoras, la configuración ancestral de los cánidos con dietas carnívoras presentó una configuración craneal mesocefálica, cráneos moderadamente reducidos con la frente curvada, la región de la cresta sagital se hace más corta y más amplia, permitiendo la ampliación de la región de inserción del músculo temporal y un arco zigomático más grande, curvado y más grueso. De igual forma se observa la reducción de la región en la dentadura post-carnasial a expensas del aumento en tamaño del carnasial, caninos más robustos e incisivos más rectos. Las anteriores características favorecen una ventaja mecánica hacia la generación de mayor fuerza en la oclusión mandibular, debido al mayor tamaño del músculo temporal y el arco zigomático más robusto, al igual que mayor resistencia al estrés mecánico generado por la ingesta de

alimentos de consistencia más dura (Van Valkenburgh 2007; Figueirido *et al.* 2010 y 2011; Friscia *et al.* 2006; Muñoz Durán y Fuentes 2012; Fuentes 2011).

Los ancestros para las especies de lobos con hábitos hipercarnívoros *Lycaon pictus* (Lpi), *Cuon alpinus* (Cal) y *Speothos venaticus* (Sve), permiten observar una configuración craneal braquicefálica, cráneos con rostros cortos, dentadura especializada para el corte de carne con un carnasial más grande, reducción del área dental post-carnasial y caninos más gruesos. De igual forma la frente se hace más abovedada, el área de la cresta occipital se amplía permitiendo la inserción de un músculo temporal de gran tamaño, que junto con un arco zigomático muy robusto, curvado y grande, le confieren mayor fuerza en la mordida y soporte a mayores fuerzas de tensión y estrés mecánico generado por los músculos oclusores. El diseño del cráneo también permite la absorción de las fuertes cargas generadas con la dentición anterior (premolares, colmillos y insicivos) y el diente carnasial cuando se alimentan de grandes vertebrados (Van Valkenburgh 2007; Figueirido *et al.* 2010 y 2011; Friscia *et al.* 2006; Muñoz Durán y Fuentes 2012; Fuentes 2011).

6.2.4. Vistas Lateral parcial uno (rostro) y Lateral parcial dos (arco zigomático)

La conformación ancestral para las configuraciones omnívoras presenta un rostro más delgado y alargado, con aumento en la región dental premolar y postcarnasial mientras que el canino mantiene su tamaño, confiriéndole hábitos alimentarios generalistas. Mientras que la conformación ancestral para dietas carnívoras se asemejan a un rostro más corto y robusto (mesocefálico). La región de dientes premolares se aumentó posiblemente por el incremento en el tamaño del diente carnasial, a expensas de la disminución del área de los dientes postcarnasiales. La configuración para dietas carnívoras se observó más robusta que la de hábitos omnívoros, ya que sus comportamientos alimentarios establecen mayor especialización hacia el consumo de carne, lo que evolutivamente ha favorecido con una mayor flexibilidad ecológica y comportamental a los ancestros de hábitos omnívoros, confiriéndoles mayor resistencia a cambios aleatorios en el ambiente (Van Valkenburgh 2007; Figueirido *et al.* 2010 y 2011; Friscia *et al.* 2006).

A diferencia de las conformaciones omnívoras y carnívoras, los ancestros para las dietas hipercarnívoras mostraron un rostro más corto y robusto, con la ampliación de la región premolar por el posible aumento en el tamaño del carnasial a expensas de la reducción del área dental postcarnasial. La presencia de estos rostros más anchos le permite un mayor desarrollo de los turbínales 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 (Muñoz Durán y Fuentes 2012; Fuentes 2011). Esta conformación es claramente distinguible de las conformaciones omnívoras y carnívoras e indica una conformación para resistir fuertes tensiones y cargas por estrés

mecánico producidas por la alimentación de grandes vertebrados (Van Valkenburgh 2007; Figueirido *et al.* 2010 y 2011; Friscia *et al.* 2006; Muñoz Durán Y Fuentes 2012; Fuentes 2011).

Los ancestros para la conformación ancestral omnívora del arco zigomático muestran una estructura frágil, alargada y delgada lo que indicaría una conformación que presenta una moderada resistencia a estrés mecánico, mientras que las conformaciones para hábitos carnívoros presenta rasgos más robustos que los ancestros omnívoros, permitiendo soportar mayor fuerza y estrés mecánico en la oclusión mandibular (Van Valkenburgh 2007; Figueirido *et al.* 2010 y 2011; Friscia *et al.* 2006; Muñoz Durán y Fuentes 2012; Fuentes 2011). Finalmente las conformaciones ancestrales hipercarnívoras permitieron observar arcos zigomáticos fuertes, compactos y arqueados, permitiéndoles soportar un musculo más grande y a su vez generar mayor resistencia frente a un estrés mecánico proveniente de la caza de vertebrados más grandes (Van Valkenburgh 2007; Figueirido *et al.* 2010 y 2011; Friscia *et al.* 2006; Muñoz Durán y Fuentes 2012; Fuentes 2011).

6.2.5. Comparaciones entre diferentes conformaciones reconstruidas y algunas especies actuales

Esta investigación ha permitido establecer relaciones entre la configuración ancestral de la subfamilia Caninae y los demás ancestros reconstruidos, ahora se analizara algunas relaciones entre distintos ancestros y con algunas especies actuales. Las relaciones acá establecidas se han llevado a cabo entre configuraciones de hábitos omnívoros, configuraciones de dietas omnívoras frente a carnívoras y finalmente reconstrucciones hipercarnívoras frente a carnívoras.

Los análisis para los ancestros reconstruidos mostraron que las conformaciones ancestrales hipercarnívoras presentaron cráneos más cortos y robustos que las conformaciones omnívoras, con arcos zigomáticos y rostros más robustos, al igual que las mandíbulas. Para los ancestros con hábitos carnívoros las conformaciones exhibieron algunas de las anteriores características pero de manera más tenue, con rostros y arcos zigomáticos moderadamente ensanchados, así como las mandíbulas levemente robustas, pero estas características los diferencian de los ancestros con hábitos omnívoros. Por su parte las conformaciones insectívoras presentaron rostros más largos arcos zigomáticos más delgados y mandíbulas más largas y delgadas.

Los cráneos cortos se relacionan con reducciones de la dentadura postcarnasial, lo que resulta en ventaja mecánica para las conformaciones hipercarnívoras que se alimentan de grandes presas, pues el punto de resistencia del carnasial queda más cerca del cóndilo mandibular, disminuyendo la palanca y generando más fuerza debido al incremento de la

ventaja mecánica de los músculos oclusores de la mandíbula. Las anteriores características permiten generar más fuerza en mordida y aun más cuando el cráneo cuenta con arcos zigomáticos más robustos proporcionando estructuras más firmes y sólidas en las superficies de origen e inserción de los músculos temporal y másetero (Van Valkenburgh 2007; Figueirido *et al.*. 2010 y 2011; Friscia *et al.*. 2006; Muñoz Durán y Fuentes 2012, Fuentes 2011). Estas estructuras más especializadas en las conformaciones hipercarnívoras podrían explicar la diferenciación de estos hábitos alimentarios con respecto al resto.

Estas innovaciones pueden dar lugar a predadores más activos y eficaces que difícilmente permiten incrementar la diversidad taxonómica, ya que al estar en la parte alta de la cadena trófica, la evolución del morfotipo hipercarnívoro a un nivel trófico más alto se ve limitado (Holliday y Steppan 2004; Fuentes 2011). De alguna manera estas ventajas mecánicas presentes en algunos ancestros reconstruidos y en especies de cánidos actuales aumentan las ventajas competitivas de éstos pero los hace más vulnerables a procesos de extinción por cambios estocásticos en el ambiente, debido a que la flexibilidad para recuperar la condición generalista se ve limitada por la especialización (Van Valkenburgh 2007; Figueirido *et al.*. 2010 y 2011; Friscia *et al.*. 2006; Muñoz Durán y Fuentes 2012; Fuentes 2011).

Las configuraciones con hábitos carnívoros tienden a presentar un rostro más largo y menos robusto que las hipercarnívoras, lo que les confiere una mayor velocidad de oclusión mandibular, característica que resulta ser ventajosa para depredadores que cazan presas medianas y pequeñas de locomoción rápida. Pero al sostener cargas menos pesadas las presiones selectivas sobre el cráneo se reducen y las conformaciones carnívoras no terminan diferenciándose mucho de las omnívoras (Slater *et al.* 2009; Fuentes 2011). Para el caso de las configuraciones con hábitos omnívoros, la configuración dolicefálica suele estar acompañada por diastemas largos y ampliación de la región premolar que facilitan el aprovechamiento de alimentación variada. A pesar de que las conformaciones anteriores no tengan presiones selectivas idénticas, la fuerza requerida por ambos tipos de dietas para someter y sostener cargas generadas por las presas vertebradas es similar (Van Valkenburgh y Koepfli 1993; VanValkenburgh 2007; Figueirido *et al.*. 2010 y 2011; Fuentes 2011).

7. CONCLUSIONES

Las conformaciones de los ancestros reconstruidos muestran una transición que va desde hábitos alimentarios omnívoros, pasando por hábitos carnívoros, hasta dietas especialistas de insectivoría e hipercarnivoría. Esto muestra la flexibilidad de la mandíbula en la subfamilia Caninae para responder a diferentes demandas mecánicas asociadas a diversos tipos de dieta.

La conformación craneal del ancestro de la subfamilia Caninae así como la de la mayoría de los ancestros en los clados Vulpini y Canini es semejante a la de especies actuales con hábitos alimentarios omnívoros.

Las conformaciones craneales ancestrales más robustas se asociaron con hábitos alimentarios hipercarnívoros, mientras que configuraciones menos robustas se relacionaron con dietas carnívoras y omnívoras, así como las de características craneales más frágiles fueron propias de hábitos insectívoros.

Los hábitos hipercarnívoros requieren de modificaciones craneales que se relacionan con mayor resistencia al estrés mecánico e incremento en las fuerzas de mordida.

Las propiedades biomecánicas de las configuraciones ancestrales de hábitos omnívoros y carnívoros establecen un compromiso entre la generación de velocidad y fuerza de oclusión mandibular.

Las configuraciones ancestrales de hábitos alimentarios insectívoros resultan en ventajas mecánicas reducidas durante la mordida y mayor velocidad de oclusión mandibular.

Las conformaciones de hábitos omnívoros en algunos ancestros reconstruidos y especies de cánidos actuales podrían disminuir el riesgo de extinción por cambios estocásticos en el ambiente, mientras que las ventajas mecánicas presentes en ancestros y cánidos de dietas especialistas conseguirían aumentar las ventajas competitivas de estos pero los hacen más vulnerables a la extinción.

8. BIBLIOGRAFIA

- Andersson, K., 2003. Aspects of locomotor evolution in the Carnivora (Mammalia). Comprehensive summaries of Uppsala dissertations from the Faculty of Science and Technology, 877, pág.20.
- Adams D., Rohlf J. and Slice D. 2004. Geometric morphometrics: ten years of progress following the 'revolution'. *Italian Journal of Zoology*, 71: 5-16.
- Bardeleben, C., Moore, R.L. y Wayne, R.K., 2005. A molecular phylogeny of the Canidae based on six nuclear loci. *Molecular phylogenetics and evolution*, 37(3), pág.815–831.
- Bininda Emonds, O.R.P., Gittleman, J.L. y Purvis, A., 1999. Building large trees by combining phylogenetic information: a complete phylogeny of the extant Carnivora (Mammalia). *Biological Review of the Cambridge Philosophical Society*, 74, págs.143-175.
- Bookstein, F. L. 1991. Morphometric tools for landmark data: geometry and biology. Cambridge University Press, Cambridge.
- Bookstein F.L.; Chernoff R.I.; Elder, J.M.; Humphries, G.R. and Strauss R. Morphometrics in evolutionary biology 1985. The geometry of size and shape 41 change, with examples from fishes. Special publications 15. The Academy of Natural Sciences of Philadelphia, 277.
- Couette S, Escarguel G, Montuire S. 2005. Constructing, bootstrapping, and comparing morphometric and phylogenetic trees: a case study of new world monkeys (platyrrhini, primates). *Journal of Mammology* 86: 773–781.
- Dujardin, J.P., 2003a. MOG, France: Institut de Recherches pour le Développement. Available at: www.mpl.ird.fr/morphometrics/.
- Dujardin, J.P., 2002c. TET, France: Institut de Recherches pour le Développement. Available at: www.mpl.ird.fr/morphometrics/.
- Dujardin, J.P., 2003b. VAR, France: Institut de Recherches pour le Développement. Available at: www.mpl.ird.fr/morphometrics/.
- Figueirido, B., F. J. Serrano-Alarcón, G. Slater, and P. Palmqvist. 2010. Shape at the crossroads: homoplasy and history in the evolution of the carnivoran skull towards herbivory. *Journal of Evolutionary Biology* 23:2579–2594.

Figueirido, B., Norman MacLeod, Jonathan Krieger, Miquel De Renzi, Juan Antonio Pérez-Claros, and Paul Palmqvist, 2011, Constraint and adaptation in the evolution of carnivoran skull shape, *Paleobiology*, 37:490-518.

Figueirido, B., P. Palmqvist, and J. A. Perez-Claros. 2009. Ecomorphological correlates of craniodental variation in bears revealed by geometric morphometrics: paleobiological implications for extinct taxa. *Journal of Zoology* 277:70–80.

Frischia, A.R., Van Valkenburgh, B. y Biknevicius, A.R. 2006. An ecomorphological analysis of extant small carnivorans. *J. Zool. (Lond.)* 272: 82–100.

Fuentes González, Jesualdo Arturo 2011. Estrategias alimentarias y comportamiento social en la evolución de los cánidos actuales. Tesis de maestría, Universidad Nacional de Colombia.

Frost SR, Marcus LF, Bookstein FL, Reddy DP, Delson E. 2003. Cranial allometry, phylogeography, and systematics of large-bodied papionins (Primates: Cercopithecinae) inferred from geometric morphometric analysis of landmark data. *Anat Rec* 275: 1048–1072

Geffen, E., Mercure, A., Girman, D.J., Macdonald, D.W. y Wayne, R.K., 1992. Phylogenetic relationships of the fox-like canids: mitochondrial DNA restriction fragment, site and cytochrome b sequence analyses. *The Zoological Society of London*, 228, págs.27-39.

González J.R, Escapa I., Neves W.A., Cúneo R., Pucciarelli H.M., 2008. Cladistic analysis of continuous modularized traits provides phylogenetic signals in Homo evolution, *Nature*. 453:775-8.

Hammer, Ø., Harper, D.A.T. y Ryan, P.D., 2001. PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis. *Paleontologia Electronica*, 4(1).

Hickman, C.P., Roberts, L.S. y Larson, A., 2002. *Animal Diversity* 3rd ed., New York: McGraw Hill.

Holliday, J.A. y Stepan, S.J., 2004. Evolution of hypercarnivory: the effect of specialization on morphological and taxonomic diversity. *Paleobiology*, 30(1), págs.108-128.

Jaramillo N. and Dujardin J.P. 2002. Análisis morfométrico: significado biológico del tamaño y la conformación. En F Guhl, C. J Schofield (Eds.). Proceedings Fourth International Workshop on Population Genetics and Control of Triatominae, Cartagena de Indias (ECLAT 4) (pp. 151-166). Bogotá, Colombia.: CIMPAT, Universidad de los Andes, Corcas Editores Ltda.

Kardong, Kenneth V., and Jesús Benito Salido. Vertebrados: Anatomía Comparada, Función, Evolución. 4a ed. Madrid [etc.]: McGraw-Hill, 2007.

Lyras, G.A. y Van der Geer, A., 2003. External brain anatomy in relation to the phylogeny of Caninae (Carnivora: Canidae). Zoological Journal of the Linnean Society, 138(4), pág.505–522.

Maier R. Comportamiento animal: Un enfoque evolutivo y ecológico 2001. 1 ed. Madrid: McGraw Hill Interamericana;

Martins, E. P. 2004. COMPARE, version 4.6b. Computer programs for the statistical analysis of comparative data. Distributed by the author at <http://compare.bio.indiana.edu/>. Department of Biology, Indiana University, Bloomington IN.

Martins, E.P. and T.F. Hansen. 1997. Phylogenies and the comparative method: A general approach to incorporating phylogenetic information into analysis of interspecific data. Am. Nat.149, 646-667.

McArdle, B., and A. G. Rodrigo. 1994. Estimating the ancestral states of a continuousvalued character using squared-change parsimony: an analytical solution. Systematic Biology 43:573-578.

Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG, da Fonseca GAB and Kent J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. Nature, 403, 853–858.

Muñoz Durán Joao. 2002. Correlates of speciation and extinction rates in the Carnivora. Evol Ecol Res. 4(7):963-991.

Muñoz Durán Joao. 2011. Data set incongruence and insights from the fossil record: the canid phylogeny. Caldasia.;33(2):551-572.

Muñoz Durán, Joao y Fuentes, Jesualdo Arturo, 2012. Evolución de la socialidad, estrategias alimentarias y anatomía cráneo dental en la subfamilia Caninae. acta biol. colomb. vol.17, n.1, pp. 173-200.

Nowak, R.M., 1999. Walker's mammals of the world 6th ed., Baltimore, Maryland, USA: Johns Hopkins University Press.

Rohlf, F.J., 2006. tpsDig2, digitize landmarks and outlines, New York: Department of Ecology and Evolution, SUNY at Stony Brook. Available at: <http://life.bio.sunysb.edu/morph/index.html>.

Rohlf, F.J., 2007a. tpsRelw, relative warps analysis, New York: Department of Ecology and Evolution, SUNY at Stony Brook. Available at: <http://life.bio.sunysb.edu/morph/index.html>.

Rohlf, F.J., 2007b. tpsTree, relative warps analysis, New York: Department of Ecology and Evolution, SUNY at Stony Brook. Available at: <http://life.bio.sunysb.edu/morph/index.html>.

Rohlf, F.J., 2008. tpsUtil, file utility program, New York: Department of Ecology and Evolution, SUNY at Stony Brook. Available at: <http://life.bio.sunysb.edu/morph/index.html>.

Rohlf, F. J. and Slice, D., 1990. Extensions of the Procrustes. Method for the Optimal Superimposition of Landmarks. *Systematic Zoology*, 39(1):40-59.

Slater, G.J., Dumont, E.R. y Van Valkenburgh, B. 2009. Implications of predatory specialization for cranial form and function in canids. *J. Zool. Lond.* 278: 181–188

Slice D, 2007. Geometric Morphometrics. *Annual Review of Anthropology* 36: 261–281.

SPSS. SPSS 15.0 for Windows. SPSS Inc, Chicago. 2006.

Tedford, R.H. 1978. History of dogs and cats: a view from the fossil record, nutrition and management of dogs and cats: chapter M23. Ralston Purina Co, St. Louis, USA.

Tedford, R.H., Taylor, B.E. y Wang, X., 1995. Phylogeny of the Caninae (Carnivora: Canidae): the living taxa. *American Museum Novitates*, 3146, págs.1-37.

Tedford RH, Wang X, Taylor BE., 2009. Phylogenetic systematics of the North American fossil caninae (carnivore: canidae). *Bull Am Mus Nat Hist* 325: 1–218.

Van der Molen, S., Martínez Abadías, N. y González-José, R., 2007. Introducción a la Morfometría Geométrica. Curso teórico-práctico. FCNyM-UNLP.

Van Valkenburgh B. 2007. Déjà vu: Evolution of feeding adaptations in carnivorans. *Integrative and Comparative Biology* 47: 147–163.

Van Valkenburgh, B., 1991. Iterative evolution of hypercarnivory in canids (Mammalia: Carnivora): evolutionary interactions among sympatric predators. *Paleobiology*, 17(4), pág.340–362.

Van Valkenburgh B., 1999. Major patterns in the history of carnivorous mammals. *Annu Rev Earth Pl Sc*;27:463-93

Van Valkenburgh, B. 1995. Tracking ecology over geological time: evolution within guilds of vertebrates. *Trends Ecol. Evol.* 10: 71–76.

Van Valkenburgh, B. y Koepfli, K.P., 1993. Cranial and dental adaptations to predation in canids. En N. Dunstone y M. L. Gorman, eds. *Mammals as Predators. Symposia of the Zoological Society of London*. Oxford: Oxford University Press, págs 15-37.

Van Valkenburgh, B., Sacco, T. y Wang, X., 2003. Pack hunting in Miocene borophagine dogs: evidence from craniodental morphology and body size. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 279, pág.147–162.

Van Valkenburgh, B. y Wayne, R.K., 1994. Shape divergence associated with size convergence in sympatric east african jackals. *Ecology*, 75, págs.1567-1581.

Van Valkenburgh, B., Wang, X. y Damuth, J., 2004. Cope's rule, hypercarnivory and extinction in North American Canids. *Science*, 306 (5693), págs.101-104.

Wang, X., 1994. Phylogenetic systematics of the Hesperocyoninae (Carnivora: Canidae). *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 221, págs.1-207.

Wang X, Tedford RH and Taylor BE. 1999. Phylogenetic systematics of the Borophaginae (Carnivora: Canidae). *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 243, 1–391

Wang, X., Tedford, R.H., Van Valkenburgh, B. y Wayne, R.K., 2004a. Ancestry: Evolutionary history, molecular systematics, and evolutionary ecology of Canidae. En D. W. Macdonald y C. Sillero-Zubiri, eds. *The biology and conservation of wild canids*. Oxford: Oxford University Press, págs 54-69.

Wang, X., Tedford, R.H., Van Valkenburgh, B. y Wayne, R.K., 2004b. Phylogeny, classification, and evolutionary ecology of the Canidae. En C. Sillero-Zubiri, M. Hoffmann, y D. W. Macdonald, eds. *Canids: foxes, wolves, jackals and dogs. Status survey and*

conservation action plan. Gland, Switzerland y Cambridge, UK: IUCN/SSC Canid Specialist Group, págs 8-20.

Wang, X. y Tedford, R.H., 2007. Evolutionary history of canids. En P. Jensen, ed. The behavioural biology of dogs. Oxford: CABI International, págs 3-20.

Wayne, R.K., Nash, W.G. y O'Brien, S.J., 1987a. Chromosomal evolution of the Canidae: I. Species with high diploid numbers. *Cytogenetics and Cell Genetics*, 44, págs.123-133.

Wayne, R.K., Nash, W.G. y O'Brien, S.J., 1987b. Chromosomal evolution of the Canidae: II. Divergence from the primitive carnivore karyotype. *Cytogenetics and Cell Genetics*, 44, págs.134-141.

Wayne, R.K., Geffen, E., Girman, D.J., Koepfli, K.P., Lau, L.M. y Marshall, C.R., 1997. Molecular systematics of the Canidae. *Systematic Biology*, 46(4), pág.622–653.

Wayne, R.K., Benveniste, R.E., Janczewski, D.N., O'Brien, S.J., 1990. Molecular and biochemical evolution of the carnivora. In: Gittleman, J.L. (Ed.), *Carnivore Behavior, Ecology and Evolution*. Cornell University Press, Ithaca, New York, pp. 465–494.

Zelditch M.L., Sheets H.D. and Fink W.L. 2004. Spatiotemporal reorganization of growth rates in the evolution of ontogeny. *Evolution*, 54, (4), 1363-1371.

Zrzavý, J. y Řičánková, V., 2004. Phylogeny of recent Canidae (Mammalia, Carnivora): relative reliability and utility of morphological and molecular datasets. *Zoologica Scripta*, 33(4), pág.311–333.

9. ANEXOS

Anexo 1. Relación de los especímenes fotografiados para cada especie según el número de colección; de igual forma se indica el museo al que pertenecen y el sexo cuando era conocido. Las abreviaciones para los museos son: AMNH= *American Museum of Natural History*, Nueva York; BMNH= *British Museum of Natural History*, Londres; CBP= Colección de Carlos Bernardo Padilla, Bogotá, D. C.; FMNH= *The Field Museum*, Chicago; IND= Museo de Vertebrados Jorge Ignacio Hernández Camacho del Instituto Von Humboldt, Villa de Leyva; MCZ= *Museum of Comparative Zoology*, Harvard; MNHN= *Muséum National d'Histoire Naturelle*, Paris; NMNH= *National Museum of Natural History – Smithsonian Institution*, Washington, D. C.; ZMB= *Zoologisches Museum Berlin*, Berlín. Las abreviaciones para los sexos son: M= Macho; H= Hembra; ?= Indeterminado.

# Colección	Museo	Sexo	# Colección	Museo	Sexo	# Colección	Museo	Sexo
<i>Vla: Vulpes lagopus</i>								
114867	NMNH	F	216111	NMNH	F	225669	NMNH	M
114864	NMNH	M	216116	NMNH	F	236215	NMNH	F
114865	NMNH	M	216118	NMNH	F	206223	NMNH	F
114866	NMNH	M	216123	NMNH	F	206224	NMNH	F
275050	NMNH	M	225655	NMNH	F	1953-868	MNHN	F
276622	NMNH	F	225677	NMNH	F	1962-154	MNHN	M
282800	NMNH	M	225693	NMNH	F	1938.11.17.7	BMNH	F
107627	NMNH	M	225696	NMNH	F	1.6.21.1	BMNH	M
107628	NMNH	M	212592	NMNH	M	53,545	BMNH	F
A07234	NMNH	M	212599	NMNH	M	53,580	BMNH	F
A16746	NMNH	M	212604	NMNH	M	20.7.4.6	BMNH	F
A16744	NMNH	F	216112	NMNH	M	1938.11.11.4	BMNH	F
212595	NMNH	F	216113	NMNH	M	72.1387	BMNH	F
212601	NMNH	F	216114	NMNH	M	1938.11.11.5	BMNH	F
212602	NMNH	F	225661	NMNH	M	1938.11.11.2	BMNH	M
<i>Ami: Atelocynus microtis</i>								
361013	NMNH	M	95284	AMNH	M	60676	FMNH	F
98639	AMNH	F	98080	FMNH	M	60675	FMNH	F
95285	AMNH	F	98081	FMNH	M	52491	FMNH	?
76031	AMNH	?	121286	FMNH	M	26.1.5.5	BMNH	M
76579	AMNH	M	60674	FMNH	M			
<i>Cad: Canis adustus</i>								
470131	NMNH	F	182384	NMNH	M	81039	AMNH	F
470132	NMNH	M	182343	NMNH	M	116333	AMNH	M
470130	NMNH	M	182348	NMNH	M	179136	AMNH	M
399437	NMNH	M	162137	NMNH	M	216344	AMNH	M
470522	NMNH	F	27725	AMNH	F	52206	ZMB	F
470521	NMNH	F	54212	AMNH	F	52209	ZMB	F
470518	NMNH	F	114259	AMNH	F	52239	ZMB	M
470519	NMNH	M	169447	AMNH	F	52229	ZMB	M
021644 = 36873	NMNH	M	160989	AMNH	F	35.9.1.307	BMNH	M
021643 = 36872	NMNH	M	160990	AMNH	F	35.9.1.309	BMNH	M
384113	NMNH	M	160997	AMNH	F	35.9.1.305	BMNH	F
181496	NMNH	F	116334	AMNH	F	67..1270	BMNH	F
181488	NMNH	F						
<i>Cal: Cuon alpinus</i>								
258648	NMNH	M	35815	FMNH	M	33.4.1.254	BMNH	M

196976	NMNH	?	91246	FMNH	M	34.10.4.5	BMNH	M
258648	NMNH	M	35929	MCZ	M	7.11.14.1	BMNH	M
102083	AMNH	F	35919	MCZ	F	1937.12.3.32	BMNH	M
54984	AMNH	M	19566	MCZ	?	34.10.4.1	BMNH	M
101773	AMNH	F	1938.3.14.11	BMNH	F	34.10.4.3	BMNH	M
54544	AMNH	F	34.9.18.2	BMNH	F	34.10.4.2	BMNH	M
43144	AMNH	M	29.10.19.5	BMNH	F	50876	ZMB	F
60775	AMNH	?	34.10.4.4	BMNH	F	16231	ZMB	F
35813	FMNH	F	551601	BMNH	M	52519	ZMB	F
104389	FMNH	F	5.11.17.1	BMNH	M	56622	ZMB	F
35814	FMNH	M	1937.7.2.13	BMNH	M			
<i>Cau: Canis aureus</i>								
290135	NMNH	M	318095	NMNH	F	162905	NMNH	F
257654	NMNH	M	342085	NMNH	M	163301	NMNH	F
256727	NMNH	F	399445	NMNH	M	182007	NMNH	F
321952	NMNH	F	399436	NMNH	F	181504	NMNH	M
321954	NMNH	F	399432	NMNH	M	1962-1558	MNHN	F
321958	NMNH	M	399434	NMNH	F	1881-48	MNHN	F
321956	NMNH	M	399435	NMNH	M	1972-386	MNHN	F
322833	NMNH	M	399431	NMNH	F	1972-385	MNHN	F
410914	NMNH	M	399433	NMNH	F	1969-476	MNHN	M
410910	NMNH	F	379736	NMNH	M	1969-475	MNHN	M
476031	NMNH	F	476034	NMNH	M	1932-3204	MNHN	M
486167	NMNH	F	378683	NMNH	F	1884-1197	MNHN	M
476030	NMNH	M						
<i>Cbr: Chrysocyon brachyurus</i>								
261022	NMNH	M	28312	FMNH	F	57517	BMNH	?
196975	NMNH	?	127434	FMNH	M	69005	ZMB	F
261023	NMNH	M	134483	FMNH	M	22378	ZMB	F
270371	NMNH	F	137425	FMNH	M	62102	ZMB	F
271567	NMNH	F	150739	FMNH	M	82368	ZMB	F
314863	NMNH	F	44534	FMNH	?	71528	ZMB	F
534807	NMNH	M	46003	FMNH	?	40121	ZMB	F
588223	NMNH	M	28615	MCZ	M	44198	ZMB	M
133941	AMNH	M	51456	MCZ	M	22377	ZMB	M
133940	AMNH	?	51457	MCZ	M	26549	ZMB	M
28311	FMNH	F	94.3.6.6	BMNH	?			
<i>Cla: Canis latrans</i>								
1314	AMNH	F	216425	AMNH	F	150395	AMNH	M
1312	AMNH	F	141172	AMNH	F	92851	AMNH	M
1318	AMNH	F	141169	AMNH	F	2846	AMNH	M

92854	AMNH	F	1322	AMNH	M	5384	AMNH	M
121275	AMNH	F	1308	AMNH	M	4607	AMNH	M
34985	AMNH	F	1305	AMNH	M	188742	AMNH	M
3739	AMNH	F	1309	AMNH	M	2007-455	MNHN	M
5382	AMNH	F	141167	AMNH	M	2007-457	MNHN	M
171526	AMNH	F	121272	AMNH	M	94.5.9.4	BMNH	F
121097	AMNH	F	92853	AMNH	M	98.12.21.1	BMNH	F
5385	AMNH	F	30207	AMNH	M	2.8.2.2	BMNH	M
<i>Clu: Canis lupus</i>								
98227	AMNH	F	16849	AMNH	M	165352	FMNH	M
98232	AMNH	F	29040	AMNH	M	147640	FMNH	M
130266	AMNH	F	130267	AMNH	M	138772	FMNH	M
42084	AMNH	F	4362	AMNH	M	138794	FMNH	M
34447	AMNH	F	134940	AMNH	M	138797	FMNH	M
6769	AMNH	F	147637	FMNH	F	72962	FMNH	F
5379	AMNH	F	21207	FMNH	F	72961	FMNH	M
2247	AMNH	F	51773	FMNH	F	159-181	MNHN	F
18214	AMNH	F	138774	FMNH	F	1997-452	MNHN	F
98226	AMNH	M	138779	FMNH	F	1997-453	MNHN	M
98230	AMNH	M	138791	FMNH	F	2007-450	MNHN	M
98231	AMNH	M	138781	FMNH	F			
<i>Cme: Canis mesomelas</i>								
368433	NMNH	F	181498	NMNH	F	182137	NMNH	F
296091	NMNH	M	181501	NMNH	F	182133	NMNH	M
296092	NMNH	F	181489	NMNH	F	470134	NMNH	M
296096	NMNH	F	181490	NMNH	M	470136	NMNH	M
296097	NMNH	M	182109	NMNH	M	470526	NMNH	M
162903	NMNH	M	182083	NMNH	F	1929-465	MNHN	M
164614	NMNH	F	182094	NMNH	F	1973-134	MNHN	M
296094	NMNH	F	181503	NMNH	M	26.12.7.64	BMNH	F
296099	NMNH	M	182039	NMNH	M	28.9.11.136	BMNH	F
181492	NMNH	F	182041	NMNH	M	39,442	BMNH	M
181493	NMNH	M	182042	NMNH	F	1,991,586	BMNH	M
181494	NMNH	F						
<i>Csi: Canis simensis</i>								
259450	NMNH	M	28492	FMNH	?	36.5.20.4	BMNH	F
81001	AMNH	M	38289	MCZ	M	23.10.10.1	BMNH	?
214799	AMNH	?	1962-1509	MNHN	F	24.8.7.12	BMNH	F
27012	FMNH	F	1969-474	MNHN	M	24.8.7.11	BMNH	M
27010	FMNH	F	1962-1508	MNHN	?	2.4.02	BMNH	M
8170	FMNH	M	1962-1507	MNHN	?	52489	ZMB	M

27011	FMNH	M	24.8.7.10	BMNH	F	69300	ZMB	?
32940	FMNH	M						
<i>Cth: Cerdocyon thous</i>								
35687	AMNH	M	205811	AMNH	M	205822	AMNH	F
139230	AMNH	M	209128	AMNH	F	1962-1562	MNHN	?
136286	AMNH	M	214209	AMNH	F	1913-14	MNHN	?
133925	AMNH	M	214710	AMNH	F	1962-1565	MNHN	?
35002	AMNH	M	209124	AMNH	F	1.11.3.22	BMNH	M
214708	AMNH	M	214706	AMNH	F	34.9.2.63	BMNH	M
209137	AMNH	M	36501	AMNH	F	25.2.1.14	BMNH	F
209125	AMNH	M	95204	AMNH	F	98.5.8.14	BMNH	F
209126	AMNH	M	16927	AMNH	F	34.9.2.67	BMNH	F
234214	AMNH	M	205810	AMNH	F	24.9.1.3	BMNH	F
234216	AMNH	M	205817	AMNH	F	24.9.1.86	BMNH	F
16926	AMNH	M	205812	AMNH	F	34.11.4.20	BMNH	F
30626	AMNH	M						
<i>Lpi: Lycaon pictus</i>								
161908	NMNH	?	181513	NMNH	M	169101	AMNH	F
470144	NMNH	M	239162	NMNH	?	164162	AMNH	M
470142	NMNH	M	296105	NMNH	F	114247	AMNH	M
368443	NMNH	F	296104	NMNH	M	161142	AMNH	F
368442	NMNH	F	251878	NMNH	?	82081	AMNH	F
368441	NMNH	M	259166	NMNH	F	82082	AMNH	M
368440	NMNH	F	114253	AMNH	F	32932	FMNH	F
181512	NMNH	M	114250	AMNH	F	24326	FMNH	F
181511	NMNH	F	114252	AMNH	F	34588	FMNH	M
181510	NMNH	F	114251	AMNH	F	12.7.10.3	BMNH	M
181509	NMNH	M	114246	AMNH	M	30.12.3.3	BMNH	F
181508	NMNH	M	82080	AMNH	M	0.10.3.2	BMNH	F
162878	NMNH	?	114249	AMNH	M			
<i>Npr: Nyctereutes procyonoides</i>								
218153	NMNH	M	548576	NMNH	F	249766	AMNH	F
240170	NMNH	F	84438	AMNH	M	84342	AMNH	F
254641	NMNH	F	38326	AMNH	M	33614	FMNH	M
266103	NMNH	M	60193	AMNH	M	36002	FMNH	M
256104	NMNH	M	43142	AMNH	M	24858	MCZ	F
255532	NMNH	F	57113	AMNH	M	24853	MCZ	M
255530	NMNH	M	57340	AMNH	F	24860	MCZ	M
290623	NMNH	F	58370	AMNH	F	7992	ZMB	F
260687	NMNH	M	59322	AMNH	F	8335	ZMB	F
290658	NMNH	F	249767	AMNH	F	85744	ZMB	M

522061	NMNH	F						
<i>Ome: Otocyon megalotis</i>								
368445	NMNH	M	470146	NMNH	F	162122	NMNH	M
384120	NMNH	F	470149	NMNH	M	162127	NMNH	M
384121	NMNH	M	470150	NMNH	F	181487	NMNH	M
368444	NMNH	F	344871	NMNH	F	127818	FMNH	F
429123	NMNH	F	344872	NMNH	M	1469	FMNH	M
429124	NMNH	M	399397	NMNH	M	123656	FMNH	M
429125	NMNH	M	469840	NMNH	F	1933-2794	MNHN	F
429126	NMNH	F	469841	NMNH	M	1972-392	MNHN	M
429131	NMNH	M	469842	NMNH	M	49972	ZMB	F
429121	NMNH	F	469843	NMNH	F	46568	ZMB	F
469839	NMNH	F	308667	NMNH	M	26.12.7.336	BMNH	M
470148	NMNH	F	469844	NMNH	F	28.9.11.150	BMNH	M
<i>Pcu: Pseudalopex culpaeus</i>								
181151	NMNH	M	35945	AMNH	?	78663	FMNH	M
194313	NMNH	M	262663	AMNH	?	106496	FMNH	M
194312	NMNH	M	75135	FMNH	F	52500	FMNH	M
4097	NMNH	?	72807	FMNH	F	47053	FMNH	M
A01150	NMNH	?	66426	FMNH	F	42719	MCZ	F
4098	NMNH	?	78659	FMNH	F	1921.11.1.1	BMNH	F
67087	AMNH	M	84238	FMNH	F	1899.8.7.1	BMNH	M
36454	AMNH	M	52501	FMNH	F	21.6.21.2	BMNH	M
36455	AMNH	M	23930	FMNH	F	1903.7.9.5	BMNH	F
67089	AMNH	M	24409	FMNH	F	1903.7.9.3	BMNH	F
66739	AMNH	M	24410	FMNH	F	98.3.16.2	BMNH	M
67088	AMNH	F	24070	FMNH	F	1900.11.15.1	BMNH	M
60570	AMNH	F	78660	FMNH	M	11.2.13.1	BMNH	M
60562	AMNH	?	78661	FMNH	M			
<i>Pfu: Pseudalopex fulvipes</i>								
23815	FMNH	M	996.a	BMNH	?	55.12.24.431	BMNH	M
<i>Pgr: Pseudalopex griseus</i>								
256741	NMNH	F	91098	AMNH	M	23827	FMNH	M
92179	NMNH	M	70238	AMNH	M	23921	FMNH	M
92177	NMNH	M	69583	AMNH	M	23926	FMNH	M
92173	NMNH	F	41502	AMNH	F	24069	FMNH	M
92175	NMNH	F	41507	AMNH	F	24414	FMNH	M
92169	NMNH	?	41504	AMNH	F	92143	NMNH	M
A23287	NMNH	?	33293	AMNH	F	92152	NMNH	F
A23284	NMNH	?	41508	AMNH	F	26.2.13.3	BMNH	F
A23283	NMNH	?	41509	AMNH	F	34.11.4.22	BMNH	F

A23285	NMNH	?	24413	FMNH	F	21.1.5.27	BMNH	M
A23286	NMNH	?	23817	FMNH	F	2.2.5.42	BMNH	M
41505	AMNH	M	23820	FMNH	F	34.11.4.25	BMNH	M
41506	AMNH	M	23826	FMNH	M	34.11.4.21	BMNH	M
<i>Pgy: Pseudalopex gymnocercus</i>								
235991	AMNH	M	205778	AMNH	M	205788	AMNH	F
235988	AMNH	M	205755	AMNH	F	205787	AMNH	F
205759	AMNH	M	205768	AMNH	F	205780	AMNH	F
205763	AMNH	M	205753	AMNH	F	205773	AMNH	F
205754	AMNH	M	205752	AMNH	F	205786	AMNH	F
205761	AMNH	M	205764	AMNH	F	205772	AMNH	F
205775	AMNH	M	205769	AMNH	F	29317	FMNH	F
205791	AMNH	M	205771	AMNH	F	51869	FMNH	F
205765	AMNH	M	214707	AMNH	F	34.11.4.24	BMNH	M
205781	AMNH	M	205789	AMNH	F	77071	ZMB	F
205783	AMNH	M	205760	AMNH	F	77115	ZMB	F
205776	AMNH	M						
<i>Pse: Pseudalopex sechurae</i>								
121171	NMNH	F	19971	FMNH	F	80961	FMNH	M
121172	NMNH	F	19972	FMNH	F	80965	FMNH	M
181150	NMNH	?	80956	FMNH	F	80966	FMNH	M
46527	AMNH	F	80957	FMNH	F	80967	FMNH	M
46531	AMNH	F	80964	FMNH	F	80969	FMNH	M
46532	AMNH	F	80953	FMNH	M	53911	FMNH	M
46525	AMNH	M	80955	FMNH	M	0.3.1.96	BMNH	M
46529	AMNH	M	80958	FMNH	M	0.3.1.29	BMNH	M
46530	AMNH	M	80960	FMNH	M	0.1.1.3	BMNH	F
46533	AMNH	M						
<i>Pve: Pseudalopex vetulus</i>								
133927	AMNH	?	133928	AMNH	M	3.7.7.41	BMNH	M
349	AMNH	?	27125	MCZ	?	3.7.7.40	BMNH	M
133929	AMNH	M	3.7.7.42	BMNH	F	44.3.7.4	BMNH	?
133926	AMNH	?						
<i>Sve: Speothos venaticus</i>								
270368	NMNH	M	167846	AMNH	?	1998-588	MNHN	M
270370	NMNH	F	184688	AMNH	F	2000-369	MNHN	M
521045	NMNH	F	76035	AMNH	M	2000-368	MNHN	?
538307	NMNH	F	76806	AMNH	F	2000-371	MNHN	?
270165	NMNH	F	98640	AMNH	?	1996.1.24.1	BMNH	F
307650	NMNH	F	125402	FMNH	M	3.7.7.43	BMNH	F
270171	NMNH	M	28056	MCZ	F	4680	ZMB	F

253504	NMNH	M	42086	MCZ	F	31003	ZMB	?
395841	NMNH	M	41096	MCZ	?	37787	ZMB	?
175306	AMNH	M	2000-370	MNHN	F	42541	ZMB	?
76805	AMNH	F	1996-325	MNHN	F			
<i>Uci: Urocyon cinereoargenteus</i>								
568665	NMNH	M	337820	NMNH	M	18538	FMNH	F
205746	NMNH	M	340733	NMNH	F	1039	FMNH	F
224071	NMNH	F	A46420	NMNH	M	167189	FMNH	M
264628	NMNH	M	88140	NMNH	F	14421	FMNH	M
507407	NMNH	M	236534	NMNH	M	1980-509	MNHN	M
251182	NMNH	M	66566	NMNH	F	3804	ZBM	F
265931	NMNH	F	205805	NMNH	M	12735	ZBM	M
507409	NMNH	M	202977	NMNH	F	56663	ZBM	M
507410	NMNH	M	274793	NMNH	M	16512	ZBM	M
507415	NMNH	F	214347	NMNH	F	98.3.2.18	BMNH	M
507414	NMNH	F	A43442	NMNH	M	3.1.7.2	BMNH	M
507412	NMNH	M	A43443	NMNH	F	98.3.2.19	BMNH	F
261691	NMNH	F	51937	FMNH	F	98.3.2.20	BMNH	F
256058	NMNH	M	171145	FMNH	F	92.3.17.1	BMNH	F
332448	NMNH	F	14419	FMNH	F	98.3.1.53	BMNH	M
334664	NMNH	M	14420	FMNH	F			
<i>Vbe: Vulpes bengalensis</i>								
257970	NMNH	F	36.4.28.25	BMNH	F	36.4.28.26	BMNH	F
327159	NMNH	M	36.4.4.16	BMNH	F	36.4.28.5	BMNH	M
A08552	NMNH	?	36.4.28.11	BMNH	F	13.8.8.39	BMNH	M
38577	NMNH	?	23.9.2.2	BMNH	F	36.4.28.27	BMNH	M
A38277	NMNH	?	36.4.28.9	BMNH	M	36.4.28.111	BMNH	M
54526	AMNH	F	91.10.7.28	BMNH	F	36.4.28.19	BMNH	M
54517	AMNH	M	36.4.28.10	BMNH	F	36.4.28.15	BMNH	M
83083	FMNH	F	36.4.28.4	BMNH	F	36.4.28.12	BMNH	M
105550	FMNH	F	12.11.29.83	BMNH	F	36.4.28.17	BMNH	F
94095	FMNH	M	10.12.2.14	BMNH	F	11.12.21.16	BMNH	F
36.4.28.2	BMNH	M	12.6.29.51	BMNH	F	1227	BMNH	F
12.1.9.4	BMNH	M						
<i>Vch: Vulpes chama</i>								
296101	NMNH	F	469835	NMNH	F	20077	MCZ	?
296102	NMNH	F	470141	NMNH	M	4.2.3.48	BMNH	F
296103	NMNH	M	470140	NMNH	M	4.2.3.47	BMNH	F
368437	NMNH	M	469836	NMNH	F	1904.3.1.18	BMNH	F
368438	NMNH	F	253245	NMNH	M	4.2.3.43	BMNH	M
384117	NMNH	F	253403	NMNH	M	4.2.3.45	BMNH	M

384118	NMNH	M	148759	AMNH	?	4.2.3.44	BMNH	M
429119	NMNH	M	38422	FMNH	F	26.12.7.66	BMNH	M
469831	NMNH	M	85881	FMNH	F	28.9.11.147	BMNH	M
469832	NMNH	F	38421	FMNH	M	13048	ZMB	F
469834	NMNH	M	37021	MCZ	F	14212	ZMB	F
<i>Vfe: Vulpes ferrilata</i>								
38088	MCZ	M	39753	BMNH	M	5.4.6.2	BMNH	M
15.1.10.4	BMNH	?	97.12.14.1	BMNH	?			
<i>Vma: Vulpes macrotis</i>								
15982	AMNH	?	11761	FMNH	F	38623	MCZ	M
1302	AMNH	F	11762	FMNH	F	10721	MCZ	M
15843	AMNH	?	129299	FMNH	M	38619	MCZ	F
11758	FMNH	F	11759	FMNH	M	38620	MCZ	F
11760	FMNH	F	16017	FMNH	M			
<i>Vpa: Vulpes pallida</i>								
410917	NMNH	M	410536	NMNH	M	21.2.11.22	BMNH	M
401317	NMNH	M	454404	NMNH	M	23.1.1.92	BMNH	M
268464	NMNH	?	410524	NMNH	M	23.1.1.93	BMNH	M
401318	NMNH	M	410533	NMNH	M	23.1.1.94	BMNH	M
410918	NMNH	F	410532	NMNH	M	21.2.11.21	BMNH	F
378689	NMNH	F	410526	NMNH	M	19391738	BMNH	F
378690	NMNH	M	91325	FMNH	F	23.1.1.91	BMNH	F
482511	NMNH	?	104722	FMNH	M	1995-454	MNHN	F
<i>Vru: Vulpes rueppelli</i>								
321959	NMNH	F	106131	FMNH	F	106761	FMNH	M
321960	NMNH	M	107250	FMNH	F	107334	FMNH	M
321961	NMNH	M	107251	FMNH	F	107333	FMNH	M
321963	NMNH	M	140143	FMNH	F	107335	FMNH	M
321964	NMNH	F	140144	FMNH	F	121350	FMNH	M
321965	NMNH	M	107244	FMNH	F	107238	FMNH	M
328549	NMNH	F	107247	FMNH	F	107246	FMNH	M
154248	NMNH	?	107248	FMNH	F	106643	FMNH	M
107263	FMNH	F	107237	FMNH	F	140149	FMNH	M
140134	FMNH	F	107239	FMNH	F	140152	FMNH	M
140139	FMNH	F	107245	FMNH	F	140153	FMNH	M
<i>Vve: Vulpes velox</i>								
287988	NMNH	F	A32943	NMNH	M	287981	NMNH	F
1929-444	MNHN	M	A32945	NMNH	M	130059	NMNH	F
59009	NMNH	F	A40618	NMNH	F	108319	NMNH	F
59905	NMNH	M	A42926	NMNH	M	108318	NMNH	F
181314	NMNH	M	288782	NMNH	M	146312	NMNH	M

187996	NMNH	M	288783	NMNH	M	146317	NMNH	F
187997	NMNH	M	289016	NMNH	M	145877	NMNH	M
202958	NMNH	F	273250	NMNH	F	67599	NMNH	F
223555	NMNH	F	289037	NMNH	F	94.5.9.5	BMNH	M
274831	NMNH	M	224453	NMNH	F	1931-172	MNHN	?
285396	NMNH	M						
<i>Vvu: Vulpes Vulpes</i>								
177372	NMNH	M	321994	NMNH	F	290418	NMNH	F
81766	NMNH	F	322003	NMNH	M	263312	NMNH	F
177373	NMNH	M	322018	NMNH	M	242228	NMNH	F
56944	NMNH	M	322022	NMNH	F	265300	NMNH	F
134141	NMNH	F	322023	NMNH	M	320418	NMNH	F
134017	NMNH	M	322026	NMNH	M	283583	NMNH	F
134140	NMNH	M	181240	NMNH	M	38.9.7.47	BMNH	F
283300	NMNH	M	201670	NMNH	M	96.12.28.1	BMNH	F
154153	NMNH	M	217094	NMNH	F	45.75	BMNH	M
321988	NMNH	F	257838	NMNH	F	45.79	BMNH	M
321993	NMNH	M	290417	NMNH	F			
<i>Vze: Vulpes zerda</i>								
319784	NMNH	F	322045	NMNH	F	322059	NMNH	M
322033	NMNH	F	322046	NMNH	F	322060	NMNH	F
322035	NMNH	F	322047	NMNH	M	342058	NMNH	M
322037	NMNH	M	322050	NMNH	F	342059	NMNH	F
322038	NMNH	F	322051	NMNH	M	253481	NMNH	M
322039	NMNH	F	322052	NMNH	F	350092	NMNH	M
322040	NMNH	M	322054	NMNH	M	36.2.14.7	BMNH	M
322041	NMNH	F	322835	NMNH	M	25.5.12.22	BMNH	F
322042	NMNH	F	322055	NMNH	M	10.6.30.8	BMNH	F
322043	NMNH	F	322058	NMNH	M	3.8.1.2	BMNH	F
322044	NMNH	M						

Anexo 2. Análisis de los nodos reconstruidos para la vista del dentario

Se mostrarán los nodos restantes reconstruidos para la vista del dentario, se utilizaron ocho landmarks. Las figuras muestran para cada landmark dos puntos sobrepuestos, uno de color azul que me indica el lugar de ubicación del landmark para el ancestro común de los cánidos de la subfamilia *Caninae* o punto de referencia, mientras que el punto de color rojo es la ubicación del landmark del nuevo nodo reconstruido o punto de comparación, quien muestra el desplazamiento del punto con respecto al ancestral.

Figura 143. Estimación de la conformación del dentario para el ancestro de los clados Vulpini y Canini en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae. No hay desplazamientos de los landmarks del nodo 2 (color rojo), frente a los del ancestro (color azul), indicando que las dos conformaciones tienden a ser muy similares.

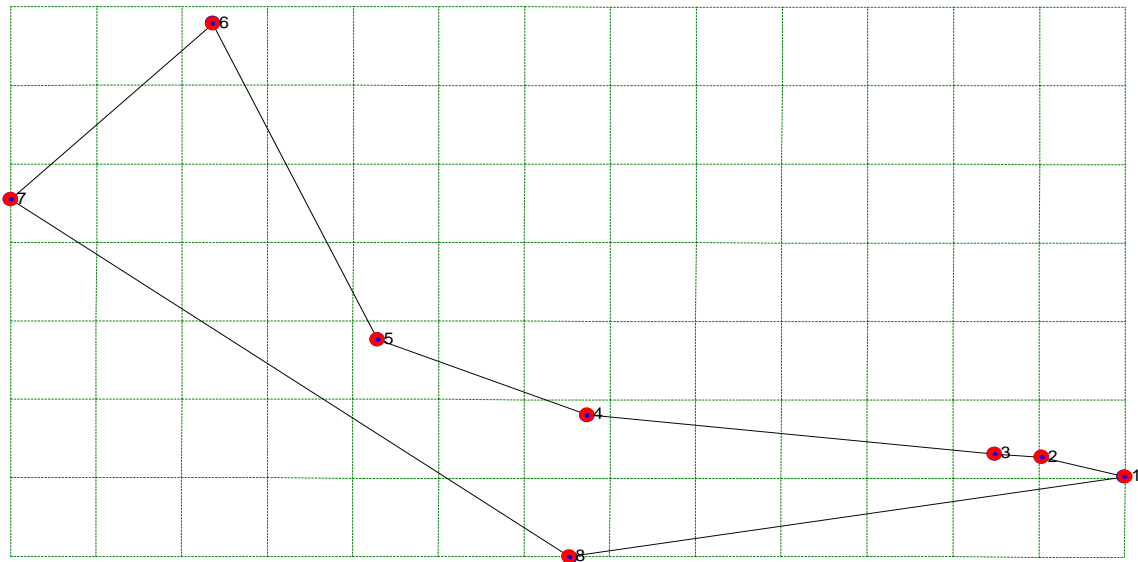
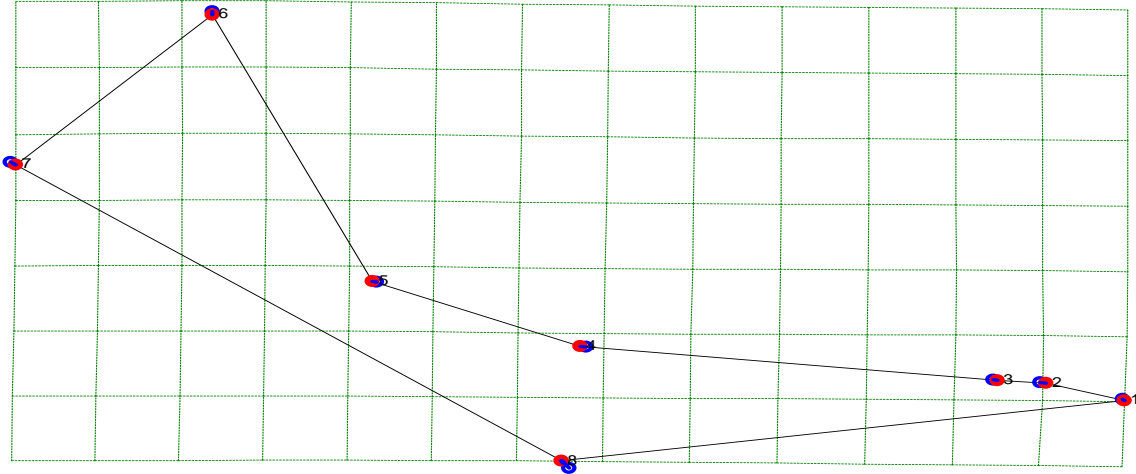
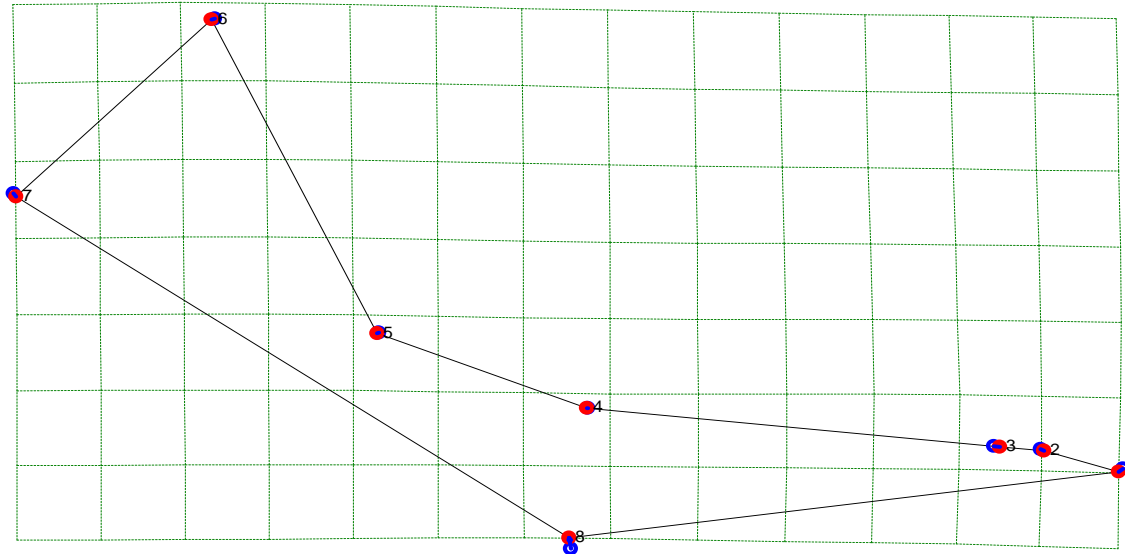


Figura 144. Estimación de la conformación del dentario para el ancestro del clado Vulpini y las especies Ome y Uci en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.



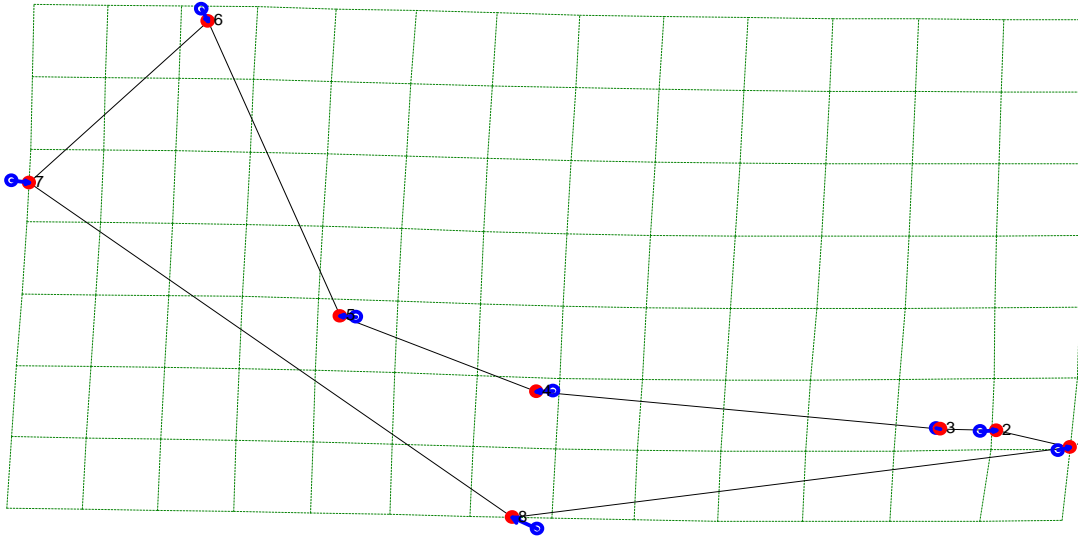
En el nodo 3 se observan desplazamientos en la mayoría de landmarks, en el número 1 hay un leve movimiento hacia la derecha de la parte más anterior del ancho del canino, tal vez tendiente a una dentadura procumbente, de igual forma el 2 y 3 se desplazan en mayor medida hacia la derecha desplazando al diastema hacia el punto 1, el punto 4 se mueve hacia la izquierda posiblemente mostrando ampliación en la hilera de dientes premolares, el punto 5 sigue la tendencia del anterior ya que muestra un desplazamiento hacia la izquierda aumentando la superficie molar, en el sexto landmark se observa un pequeño movimiento hacia abajo reduciendo el tamaño de la fosa másetérica por la disposición del desplazamiento del proceso coronoideo. El séptimo punto muestra un desplazamiento hacia abajo y a la derecha en línea recta al punto 8, de igual forma el landmark 8 se mueve hacia arriba y a la izquierda en línea recta la punto 7, esto podría suponer la reducción o una región menos desarrollada del cóndilo mandibular, junto con una mandíbula más delgada, menos profunda y más larga.

Figura 145. Estimación de la conformación del dentario para el ancestro de las especies Ome y Uci en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.



En el nodo 4 se visualiza en el landmark 1 un desplazamiento hacia abajo y la izquierda reduciendo la parte más anterior del ancho del canino, así mismo los puntos 2 y 3 se desplazan hacia la derecha moviendo el diastema hacia el punto 1, los puntos 4 y 5 no sufren mayores modificaciones respecto al ancestro o nodo 1, en el sexto landmark se observa un pequeño movimiento hacia abajo y a la izquierda reduciendo el tamaño de la fosa másetéica por la disposición del desplazamiento del proceso coronoideo. El séptimo punto muestra un desplazamiento hacia abajo y a la derecha, mientras que el landmark 8 se mueve hacia arriba, esto podría suponer la reducción o una región menos desarrollada del cóndilo mandibular, junto con una mandíbula mucho más delgada y menos profunda que la del nodo 3.

Figura 146. Estimación de la conformación del dentario para el ancestro de las especies indomalayas y afrotropicales del clado Vulpini Vch, Vpa, Vru y Vze en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.



En el nodo 7 se observan desplazamientos en todos los landmarks, en el landmark 1 hay movimiento hacia la derecha de la parte más anterior del ancho del canino, probablemente, con tendencia a una dentadura procumbente, de igual forma el 2 y 3 se desplazan hacia la derecha, desplazando al diastema hacia el punto 1, pero en mayor medida al punto 2 reduciendo el ancho del canino y aumentando el tamaño del diastema. El punto 4 se mueve hacia la izquierda seguramente mostrando ampliación en la hilera de dientes premolares, el punto 5 sigue la tendencia del anterior ya que muestra un desplazamiento hacia la izquierda aumentando la superficie molar, en el sexto landmark se observa movimiento marcado hacia abajo, reduciendo el tamaño de la fosa másetérica por la disposición del desplazamiento del proceso coronoideo, proceso que tiende a dirigirse hacia adelante. El séptimo punto muestra un desplazamiento hacia abajo y a la derecha, de igual forma el landmark 8 se mueve hacia arriba y a la izquierda en línea recta al punto 7, esto podría suponer la reducción o una región menos desarrollada del cóndilo mandibular, junto con una mandíbula más delgada, menos profunda y más larga.

Figura 147. Estimación de la conformación del dentario para el ancestro de las especies holárticas del clado Vulpini V1a, Vfe, Vma y Vve en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.

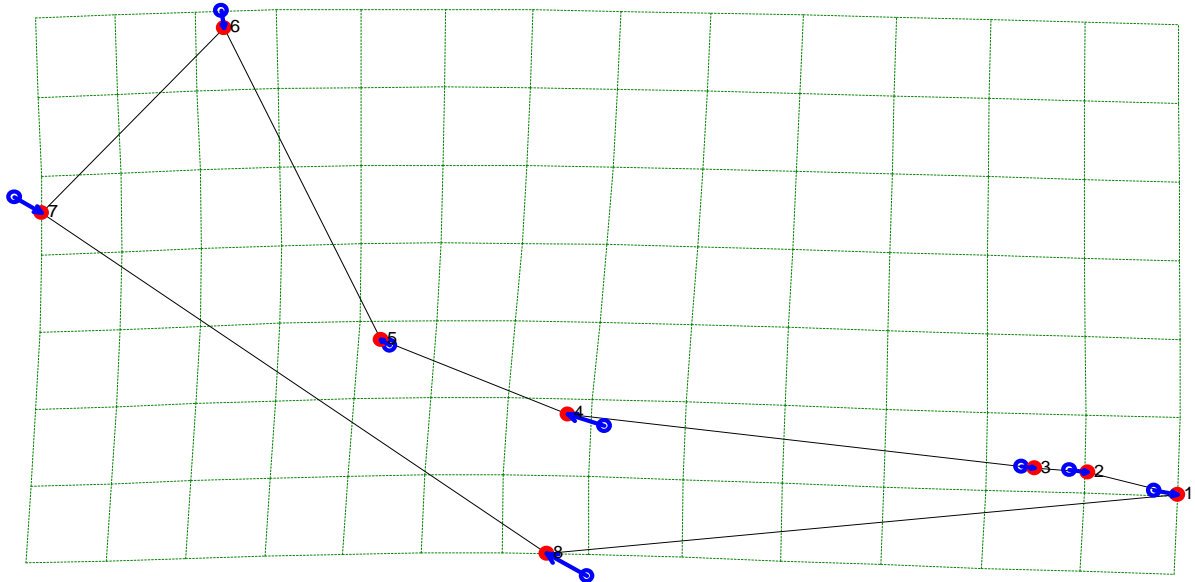


Figura 148. Estimación de la conformación del dentario para el ancestro de las especies holárticas del clado Vulpini Vfe, Vma y Vve en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.

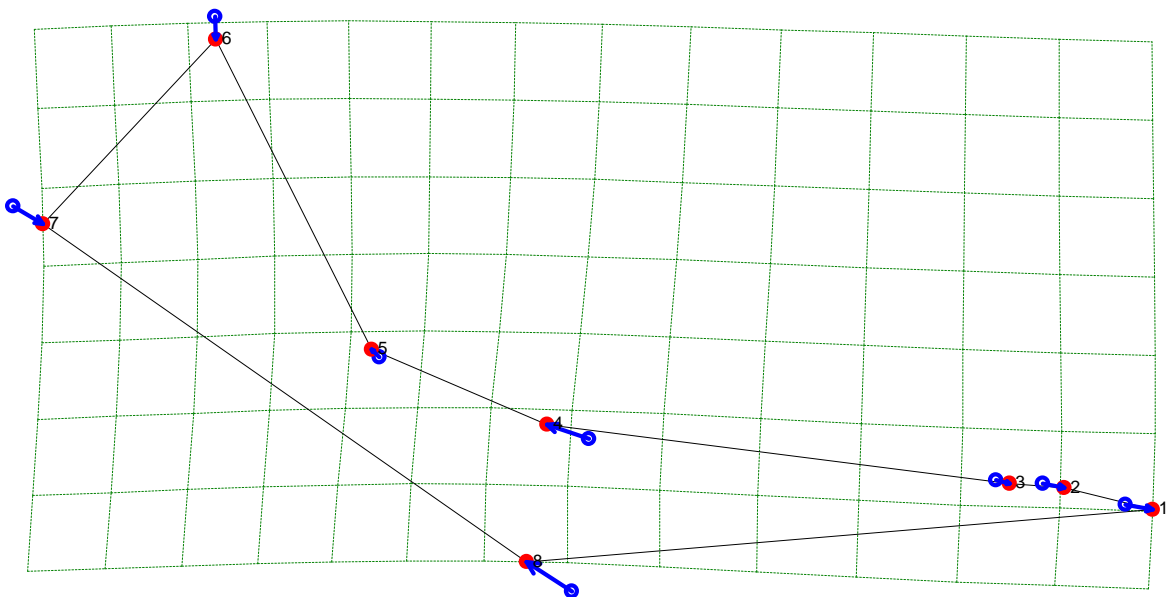
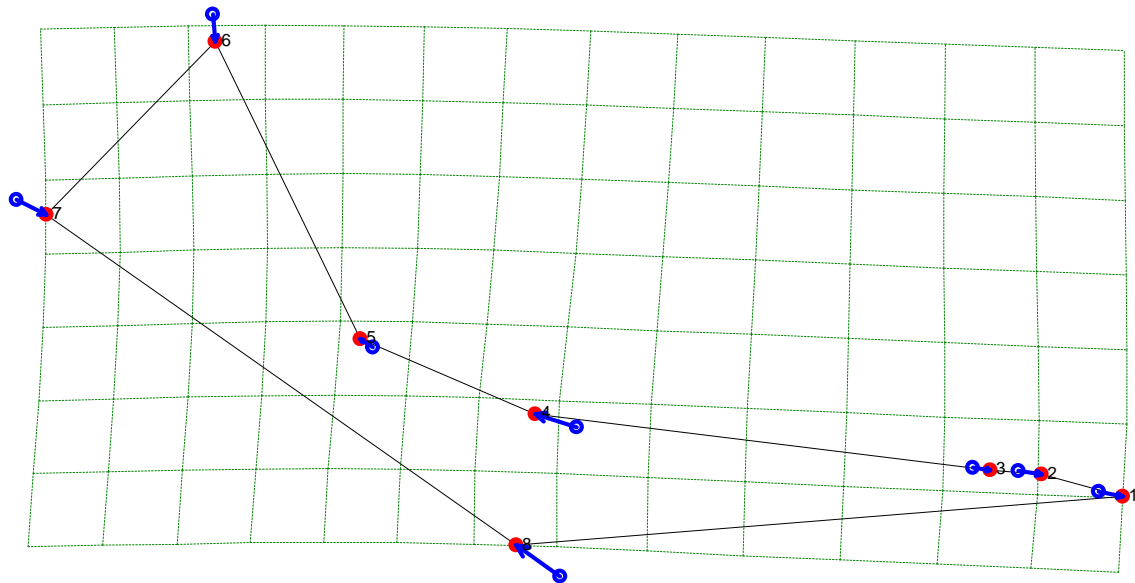


Figura 149. Estimación de la conformación del dentario para el ancestro de las especies holárticas del clado Vulpini Vma y Vve en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.



En cuanto a los nodos 10 al 12 se visualizaron desplazamientos en todos los puntos, en el landmark 1, hay movimiento hacia abajo y a la derecha de la parte más anterior del ancho del canino y la sínfisis más gruesa, de igual forma el 2 y 3 se desplazan hacia la derecha desplazando al diastema hacia el punto 1, el punto 4 se mueve hacia la izquierda seguramente mostrando ampliación en la hilera de dientes premolares, pero se podría pensar que en mayor medida en premolar carnacial ya que el punto 5 se mueve hacia la izquierda, pero muy poco en relación con el punto 4 lo que nos lleva a pensar que se disminuye la superficie molar. En el sexto landmark se observa el movimiento marcado hacia abajo, reduciendo el tamaño de la fosa másetérica por la disposición del desplazamiento del proceso coronoideo, el séptimo punto muestra un desplazamiento hacia abajo y a la derecha en línea recta al punto 8, de igual forma, el landmark 8 se mueve hacia arriba y a la izquierda en línea recta al punto 7, se podría suponer una ampliación de la mandíbula debajo del premolar carnacial, haciéndola un poco más robusta que las anteriores configuraciones.

Figura 150. Estimación de la conformación del dentario para el ancestro de las especies de cánidos suramericanos Ami, Cth, Pse, Pve, Pfu, Pgy, Pcu y Pgr en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.

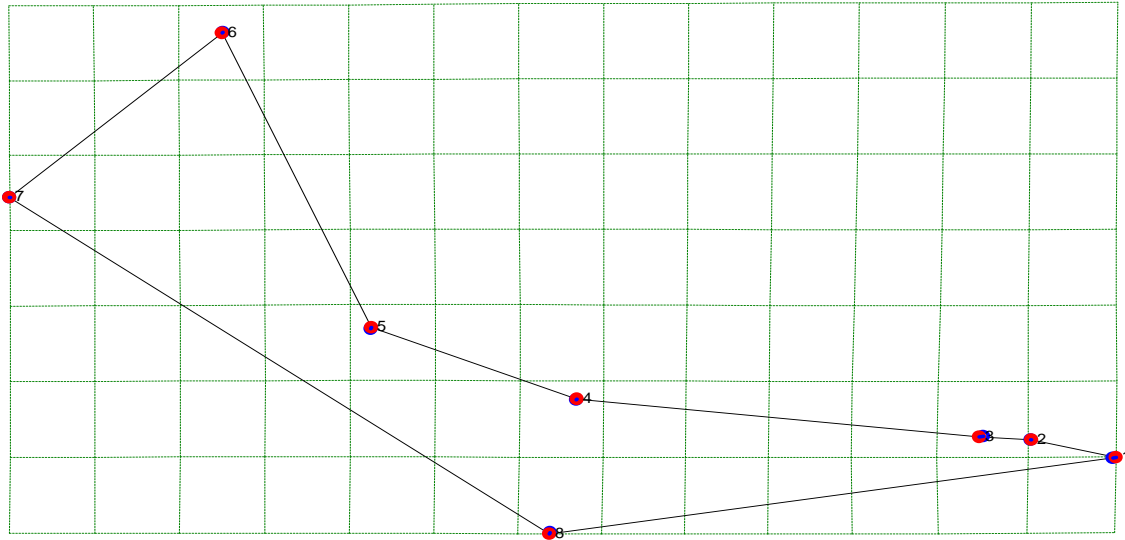
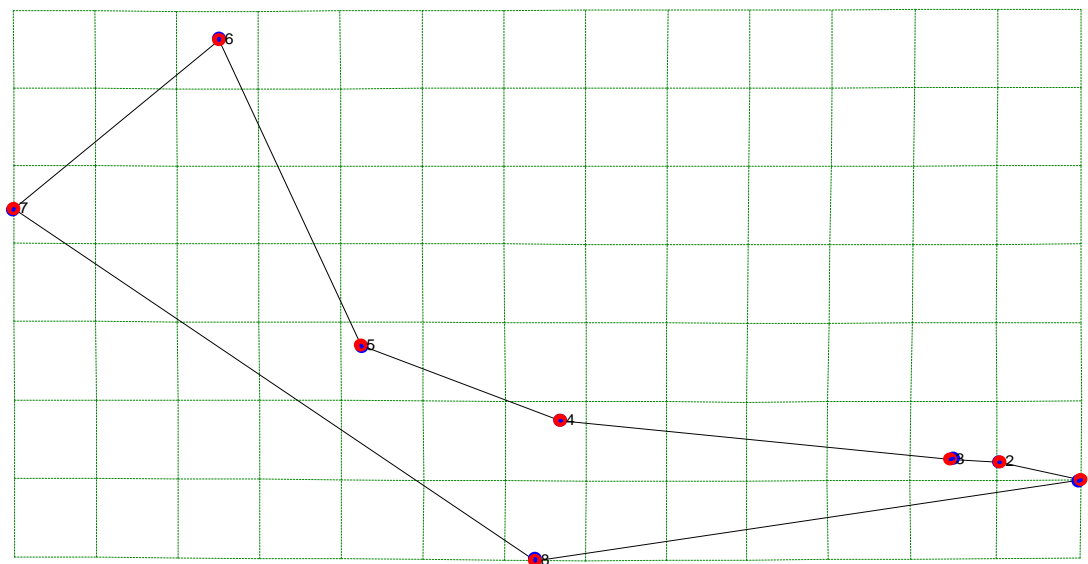


Figura 151. Estimación de la conformación del dentario para el ancestro de las especies de cánidos suramericanos Cth, Pse, Pve, Pfu, Pgy, Pcu y Pgr en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.



En cuanto a los nodos 15 y 16, se observan muy leves desplazamientos en algunos landmarks, en el numero 1 hay un pequeño movimiento hacia la derecha de la parte más anterior del ancho del canino, posiblemente tendiente a una dentadura procumbente. Los nodos 2 y 3 se desplazan en sentidos contrarios pero en mayor medida hacia la izquierda ampliando el diastema. En los puntos 4 y 5, es muy tenue el movimiento no significativo

para que genere una modificación sobre la configuración ancestral, en el sexto landmark se observa un pequeño movimiento hacia abajo. El séptimo punto no muestra un desplazamiento. El landmark 8 se mueve muy poco hacia arriba y a la izquierda, esto podría suponer que la conformación de este nodo es más similar al ancestro de los cánidos actuales.

Figura 152. Estimación de la conformación del dentario para el ancestro de las especies de cánidos suramericanos Pse, Pve, Pfu, Pgy, Pcu y Pgr en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.

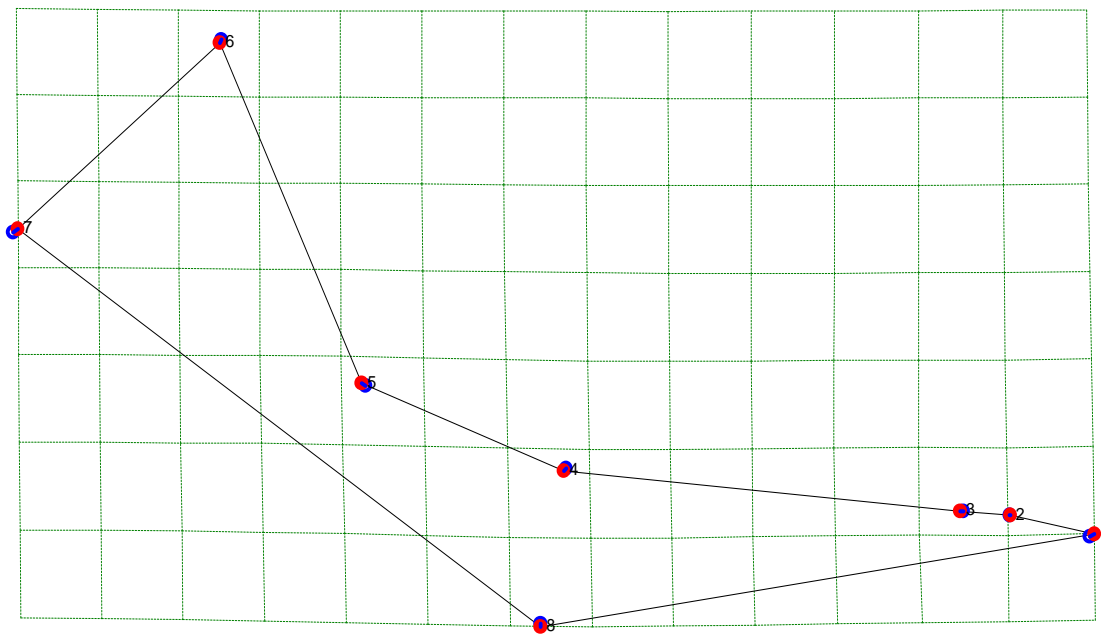
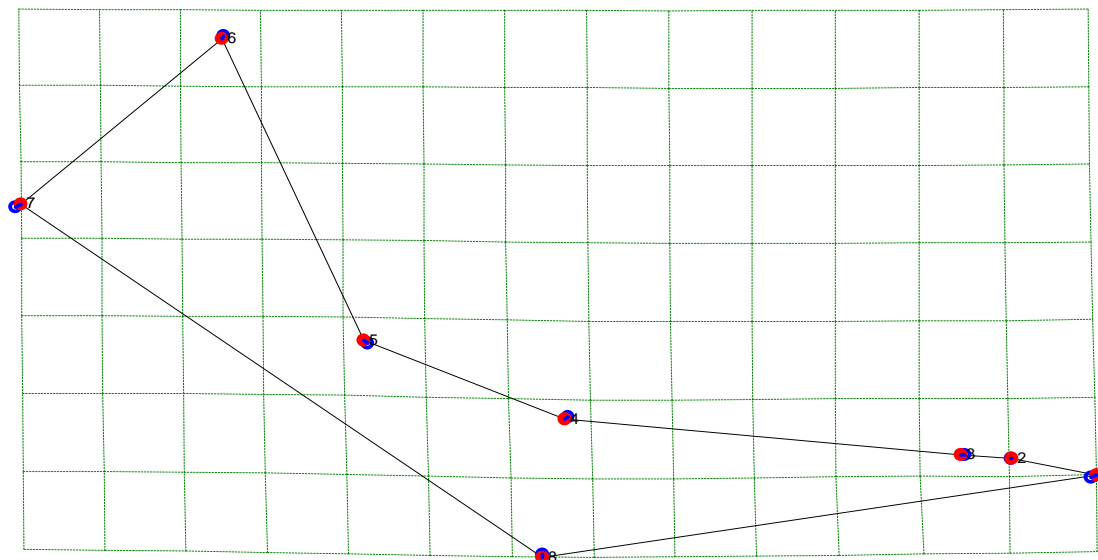


Figura 153. Estimación de la conformación del dentario para el ancestro de las especies de cánidos suramericanos Pve, Pfu, Pgy, Pcu y Pgr en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.



En los nodos 17 y 18 se observó desplazamiento en casi la totalidad de los puntos, en el landmark 1 hay un leve movimiento hacia arriba y a la derecha, de la parte más anterior del ancho del canino. El punto 2 no presentó movimiento, en cuanto al landmark 3 se desplazó hacia la izquierda ampliando la región del diastema, mientras el punto 4 se movió hacia abajo reduciendo la profundidad del dentario bajo el premolar carnasial y una pequeña ampliación en la hilera de dientes premolares. El punto 5 se mueve muy poco arriba a la izquierda lo cual conduce a pensar que se aumenta la superficie molar. En el sexto landmark se observa un sutil movimiento hacia abajo reduciendo el tamaño de la fosa másetéica por la disposición del desplazamiento del proceso coronoideo, el séptimo punto muestra un desplazamiento hacia arriba. El landmark 8 hace un ligero movimiento hacia abajo, el proceso coronoide se dirige hacia adelante, junto con una mandíbula más delgada y más larga.

Figura 154. Estimación de la conformación del dentario para el ancestro de las especies de cánidos suramericanos Pfu, Pgy, Pcu y Pgr en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.

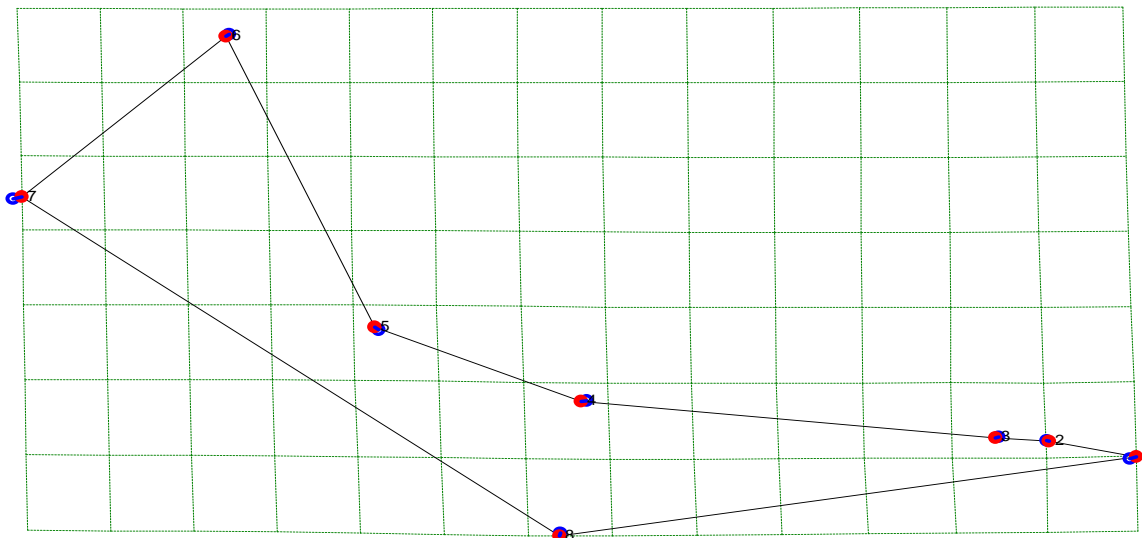


Figura 155. Estimación de la conformación del dentario para el ancestro de las especies de cánidos suramericanos Pgy, Pcu y Pgr en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.

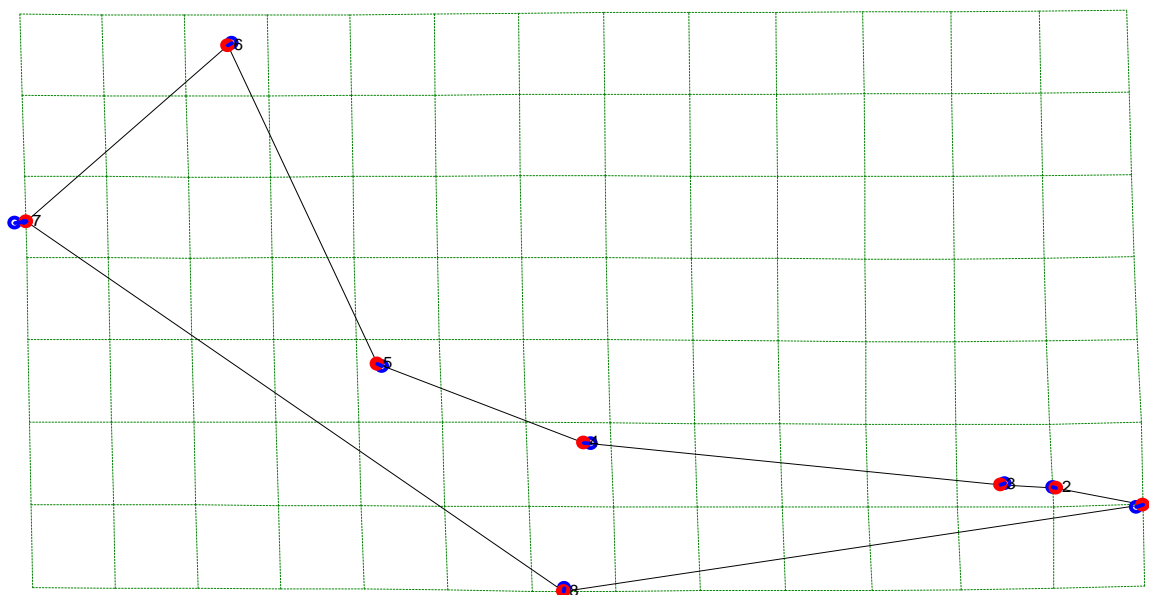
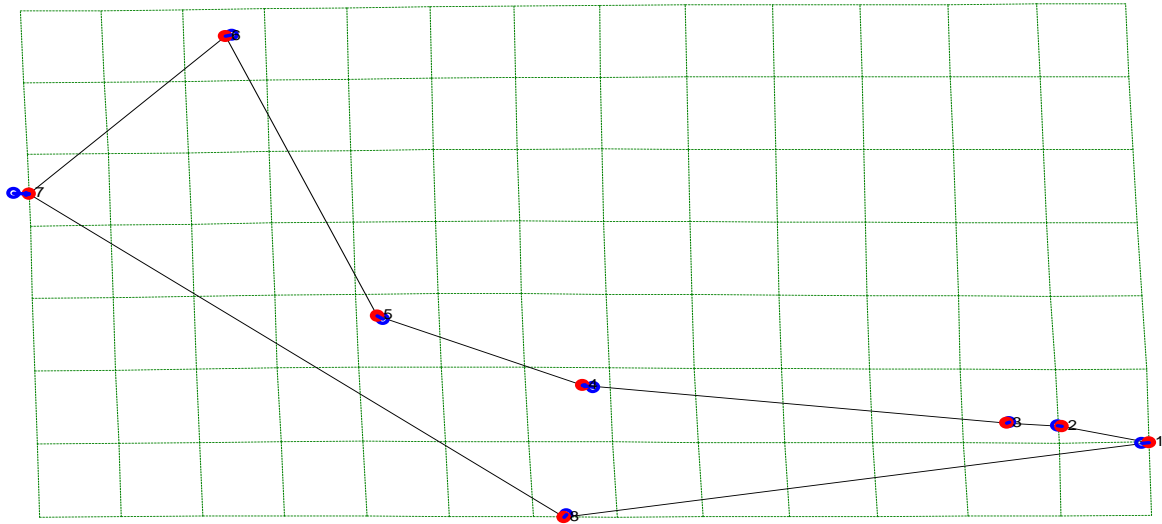


Figura 156. Estimación de la conformación del dentario para el ancestro de las especies de cánidos suramericanos Pcu y Pgr en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.



En cuanto a los nodos 19 al 21 se observó el desplazamiento en todos los puntos, en el landmark 1 hay un leve movimiento hacia arriba y a la derecha de la parte más anterior del ancho del canino, tal vez tendiente a una dentadura procumbente, el punto 2 y 3 se desplazan en sentidos contrarios generando una ampliación del diastema, mientras el punto 4 se movió hacia arriba y a la izquierda ampliando la hilera de dientes premolares, el landmark 5 se mueve muy poco arriba a la izquierda lo que condujo a pensar que se aumenta la superficie molar. En el sexto landmark se observa un movimiento hacia abajo y a la izquierda reduciendo el tamaño de la fosa másetérica por la disposición del desplazamiento del proceso coronoideo, el séptimo punto muestra un desplazamiento hacia la derecha y el landmark 8 hace un ligero movimiento hacia abajo, el proceso coronoide se dirige hacia adelante, junto con una mandíbula más delgada y más larga.

Figura 157. Estimación de la conformación del dentario para el ancestro de las especies de lobos Cme, Cal, Lpi, Sve, Csi, Cau, Cla y Clu en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.

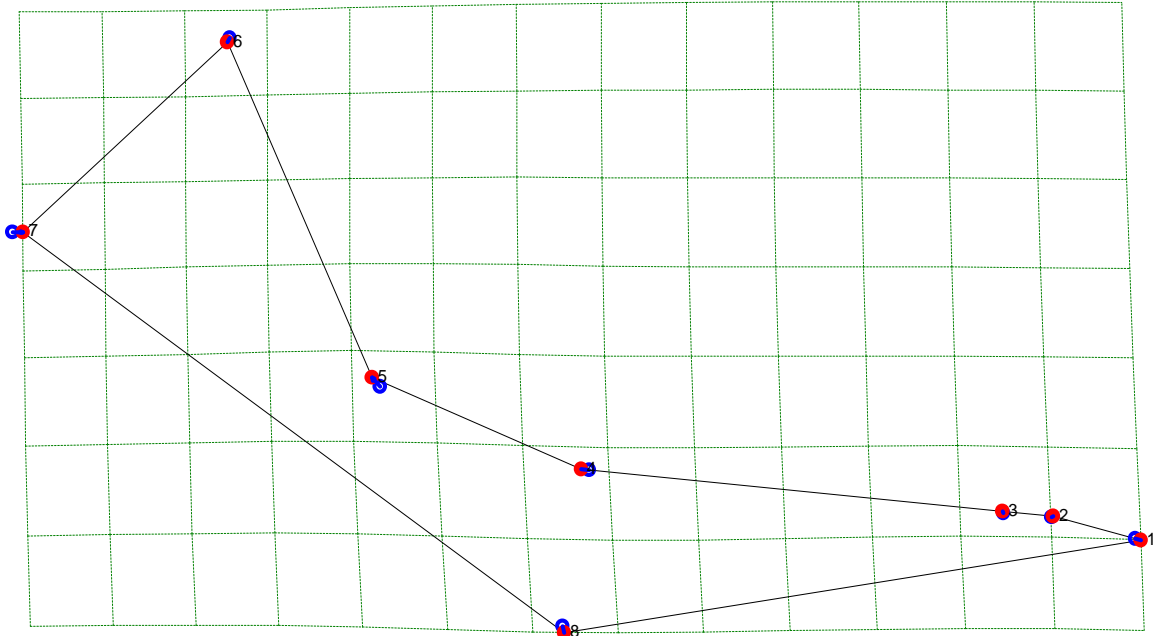
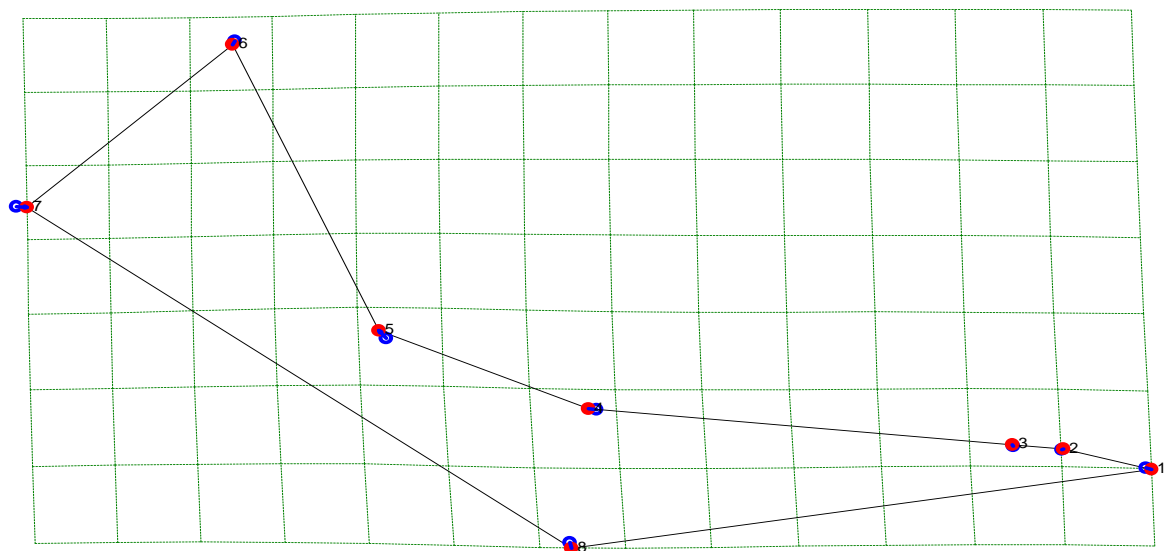


Figura 158. Estimación de la conformación del dentario para el ancestro de las especies de lobos Cal, Lpi, Sve, Csi, Cau, Cla y Clu en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.



En los nodos 23 y 24 se nota desplazamiento en la mayoría de los puntos, en el landmark 1 hay un movimiento hacia abajo y a la derecha de la parte más anterior del ancho del canino,

para los puntos 2 y 3 no se observó un desplazamiento de los landmarks del nodo 23 (color rojo), frente a los del ancestro (color azul), mientras que el punto 4 se movió hacia la izquierda mostrando una posible ampliación en el primer molar o muela carnasial, el landmark 5 se mueve hacia arriba y a la izquierda. En el sexto landmark se observa un leve movimiento hacia abajo reduciendo el tamaño de la fosa másetérica por la disposición del desplazamiento del proceso coronoideo, el séptimo punto muestra un desplazamiento a la derecha, mientras que el landmark 8 hace un ligero movimiento hacia abajo, donde se observa una mandíbula profunda debajo de la muela carnasial haciéndola más robusta.

Figura 159. Estimación de la conformación del dentario para el ancestro de las especies de lobos Csi, Cau, Cla y Clu en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.

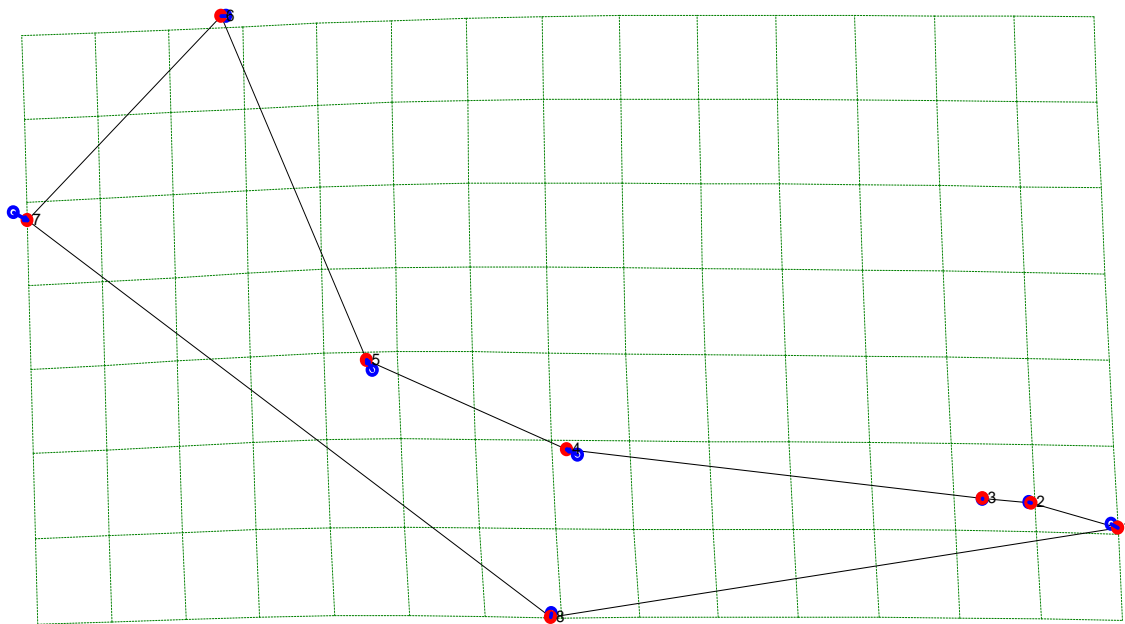
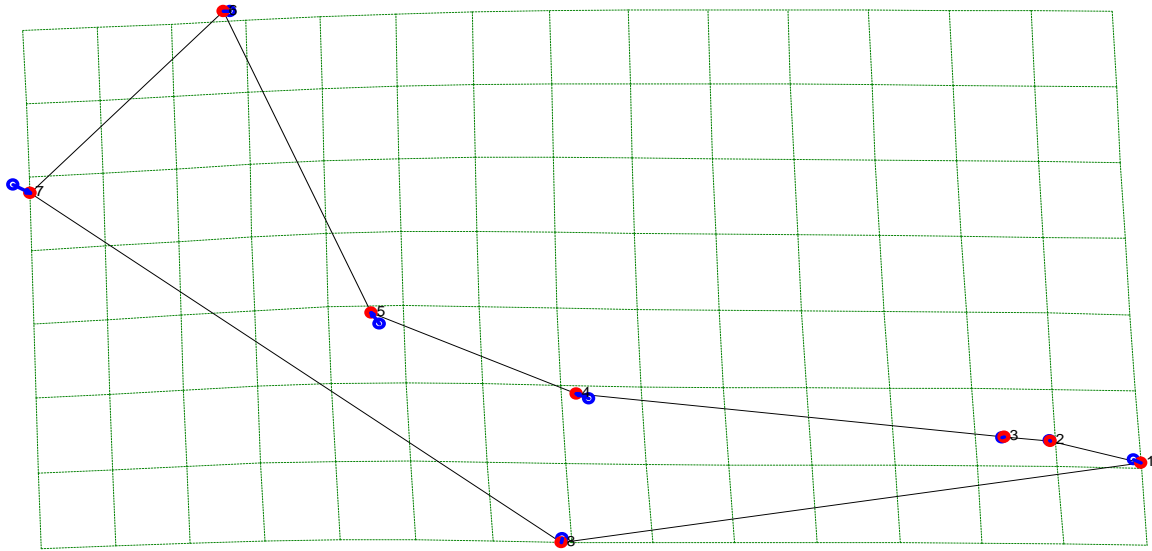


Figura 160. Estimación de la conformación del dentario para el ancestro de las especies de lobos Cau, Cla y Clu en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.



Para los nodos 27 y 28 se nota desplazamiento en la mayoría de los puntos, en el landmark 1 hay un movimiento de la parte más anterior del ancho del canino, hacia abajo, proporcionando una sínfisis mandibular más desarrollada y un diente canino más grande y cónico, para los puntos 2 y 3 no se observó desplazamiento de los landmarks de los nodos anteriores (color rojo), frente a los del ancestro (color azul), mientras que el punto 4 se movió hacia arriba y a la izquierda mostrando una posible ampliación en el primer molar o muela carnasial, el landmark 5 se desplazó hacia arriba. En el sexto landmark se observa movimiento hacia la izquierda dirigiendo hacia atrás la fosa másetérica y el proceso coronoideo, el séptimo punto muestra un desplazamiento hacia abajo y la derecha, con lo que disminuye el ancho de la cresta coronoidea y la fosa másetérica pero se hace más larga la fosa másetérica, finalmente el landmark 8 hace un movimiento hacia abajo, donde se observa una mandíbula mucho más profunda debajo de la muela carnasial, haciéndola más cóncava y más robusta.

Anexo 3. Análisis de los nodos reconstruidos para la vista Palatal

Se mostrarán los nodos restantes reconstruidos para la vista palatal, se utilizaron cinco landmarks. Las figuras muestran para cada landmark dos puntos sobrepuestos, uno de color azul que me indica el lugar de ubicación del landmark para el ancestro común de los cánidos de la subfamilia Caninae o punto de referencia, mientras que, el punto de color rojo es la ubicación del landmark del nuevo nodo reconstruido o punto de comparación, quien me muestra el desplazamiento del punto con respecto al ancestral.

Figura 161. Estimación de la conformación del palatal para el ancestro de los clados Vulpini y Canini y comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.

No hay desplazamientos de los landmarks del nodo 2 (color rojo), frente a los del ancestro (color azul), indicando que las dos conformaciones tienden a ser muy similares.

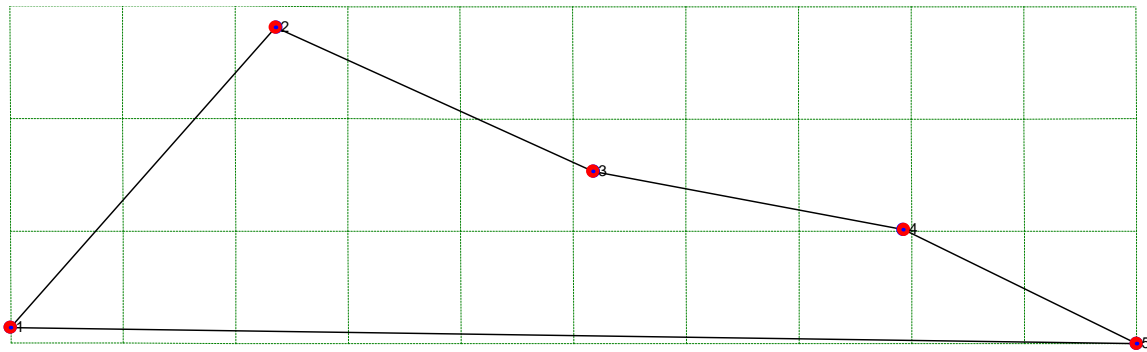


Figura 162. Estimación de la conformación del palatal para el ancestro del clado Vulpini y las especies Ome y Uci en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.

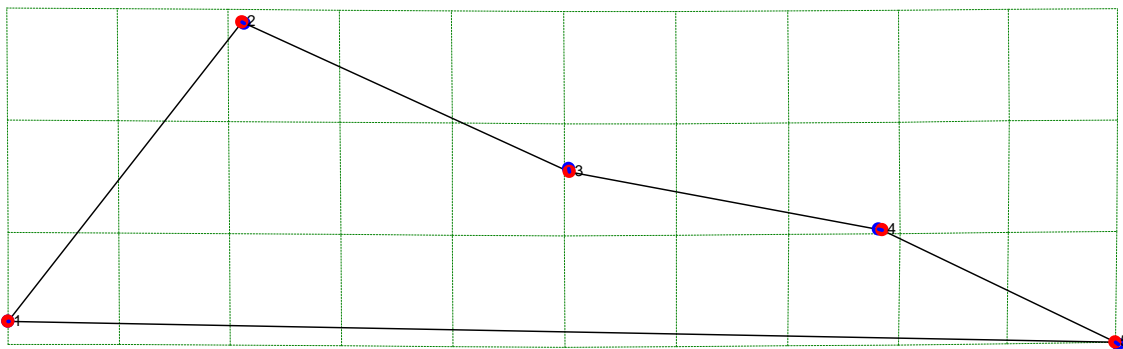
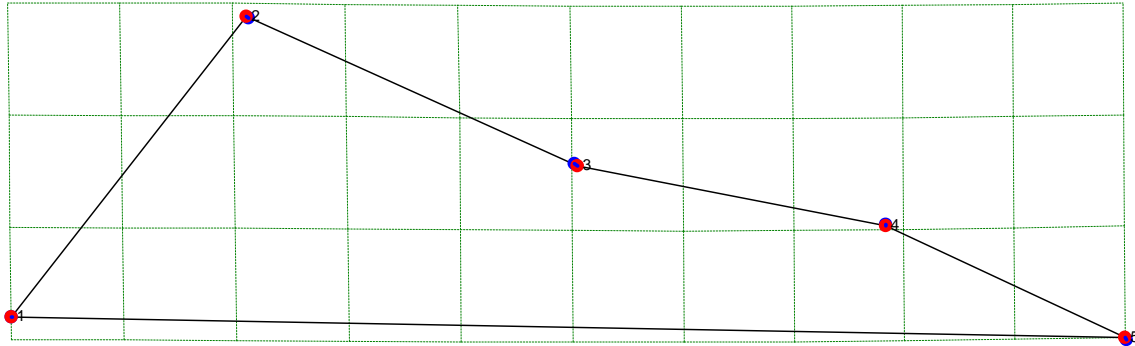
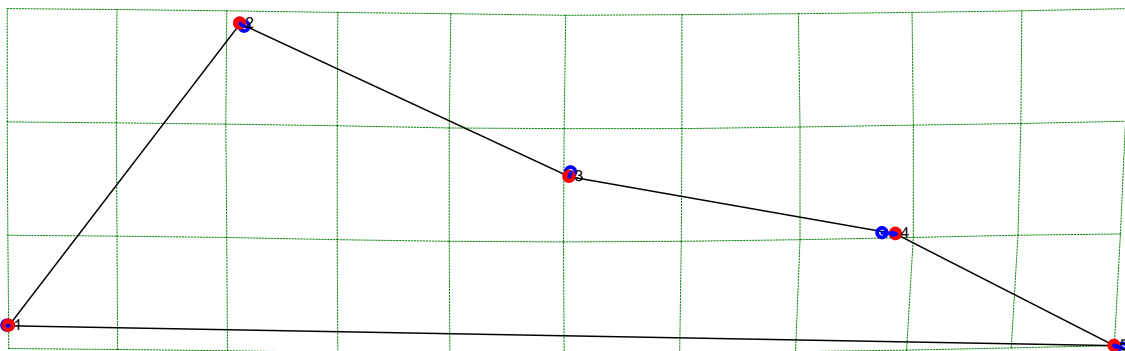


Figura 163. Estimación de la conformación del palatal para el ancestro de las especies Ome y Uci en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.



Para los nodos 3 y 4 se observa desplazamiento en la mayoría de los puntos, en el landmark 1 no se observan movimientos en la región de la esquina posterior-medial palatal, en el punto 2 se observa un leve movimiento hacia arriba y a la izquierda, posiblemente ampliando la hilera de dientes premolares que se ve ratificado por el punto 3 que se desplaza hacia abajo y a la derecha, mientras que el landmark 4 presenta un muy pequeño movimiento hacia abajo, lo que podría dar lugar a un adelgazamiento del rostro en la parte de la frente y finalmente en el punto 5 la parte más anteroposterior del incisivo hay un pequeño desplazamiento hacia arriba y a la izquierda, estas conformaciones se observan muy similares al ancestro común o nodo 1.

Figura 164. Estimación de la conformación del palatal para el ancestro de las especies indomalayas y afrotropicales del clado Vulpini Vch, Vpa, Vru y Vze en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.



En los nodos 7 se nota desplazamiento en la mayoría de los puntos, en el landmark 1 no se observan movimientos en la región de la esquina posterior-medial palatal, en el punto 2 se observa un leve movimiento hacia arriba y a la izquierda posiblemente ampliando la hilera de dientes premolares, apoyado en el punto 3 que se desplaza hacia abajo, mientras que el landmark 4 presenta un pequeño movimiento hacia la derecha lo que podría dar lugar a un alargamiento y adelgazamiento del rostro en la parte de la frente, finalmente en el punto 5

la parte más anteroposterior del incisivo, hay un pequeño desplazamiento hacia arriba y a la izquierda, posiblemente presentando incisivos menos procumbentes.

Figura 165. Estimación de la conformación del palatal para el ancestro de las especies holarcticas del clado Vulpini V1a, Vfe, Vma y Vve en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.

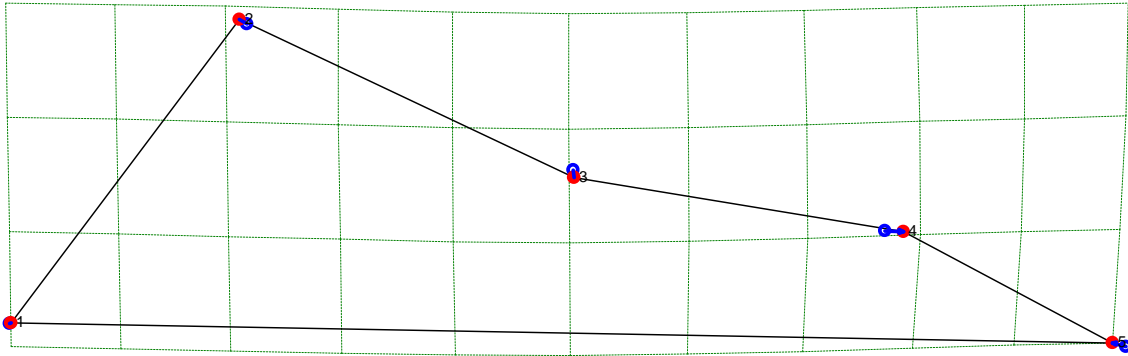


Figura 166. Estimación de la conformación del palatal para el ancestro de las especies holarcticas del clado Vulpini Vfe, Vma y Vve en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.

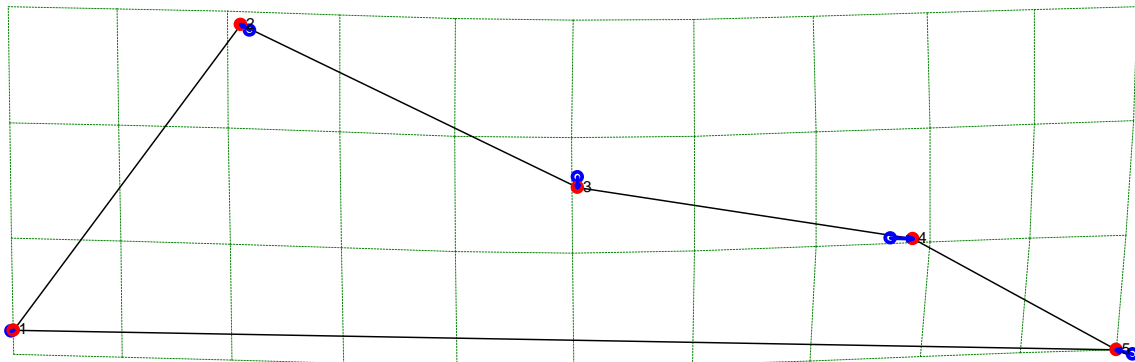
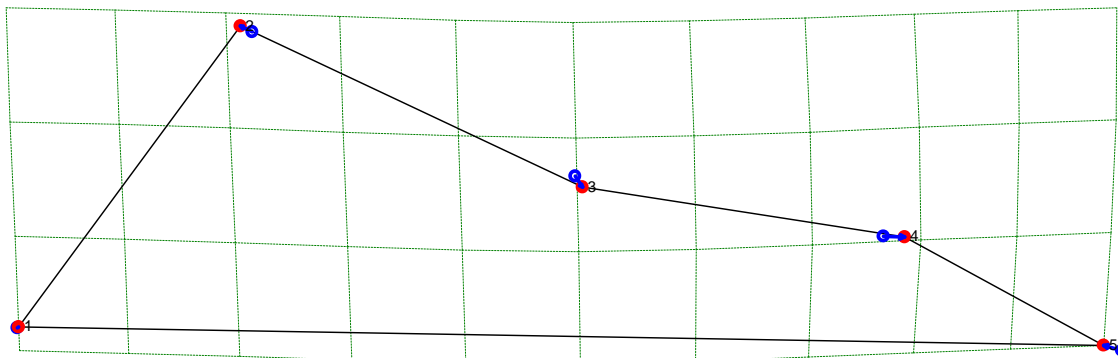


Figura 167. Estimación de la conformación del palatal para el ancestro de las especies holárticas del clado Vulpini Vma y Vve en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.



Si se observan los nodos del 10 al 12 se observa desplazamiento en la mayoría de los puntos, en el landmark 1 no se observan movimientos en la región de la esquina posterior-medial palatal, mientras que el punto 2 se observa un movimiento hacia arriba y a la izquierda que se incrementa progresivamente desde el nodo 10 al 12, posiblemente ampliando la hilera de dientes premolares que se ve ratificado por el punto 3 que se desplaza hacia abajo en forma progresiva igual que el anterior punto, en cuanto al landmark 4 presenta un mayor movimiento que en los nodos anteriores hacia la derecha y en forma progresiva igual que el punto 2, lo que podría dar lugar a un mayor alargamiento del rostro en la parte de la frente, finalmente el punto 5, la parte más anteroposterior del incisivo, hay un pequeño desplazamiento hacia la izquierda, posiblemente haciendo un poco más corto y ancho el rostro.

Figura 168. Estimación de la conformación del palatal para el ancestro de las especies de cánidos suramericanos Ami, Cth, Pse, Pve, Pfu, Pgy, Pcu y Pgr en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.

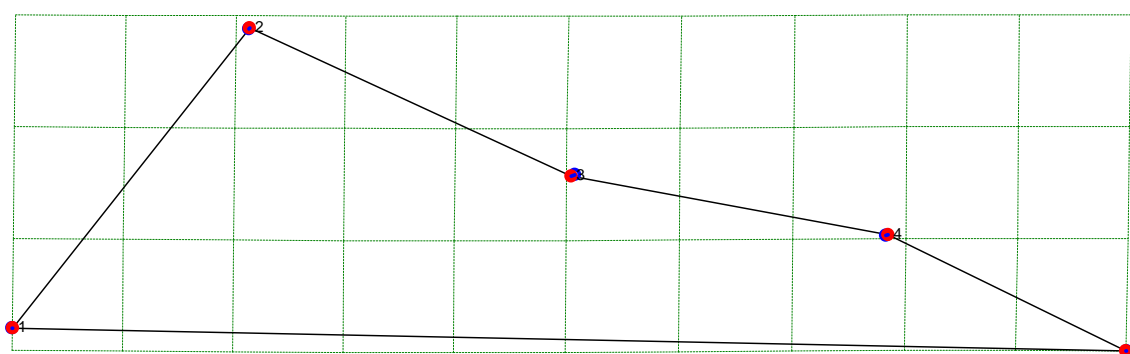


Figura 169. Estimación de la conformación del palatal para el ancestro de las especies de cánidos suramericanos Cth, Pse, Pve, Pfu, Pgy, Pcu y Pgr en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.

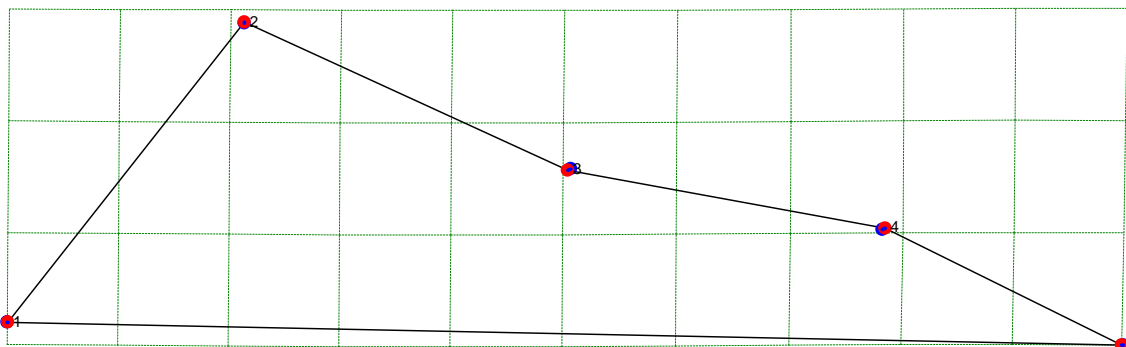


Figura 170. Estimación de la conformación del palatal para el ancestro de las especies de cánidos suramericanos Pse, Pve, Pfu, Pgy, Pcu y Pgr en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.

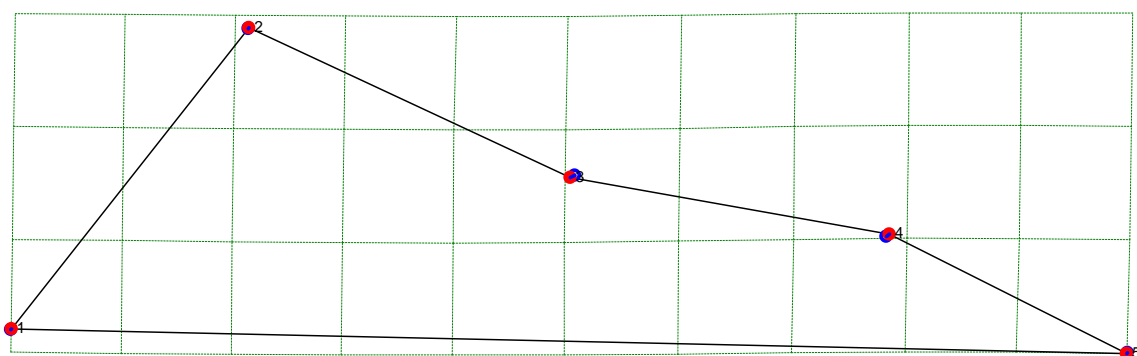


Figura 171. Estimación de la conformación del palatal para el ancestro de las especies de cánidos suramericanos Pve, Pfu, Pgy, Pcu y Pgr en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.

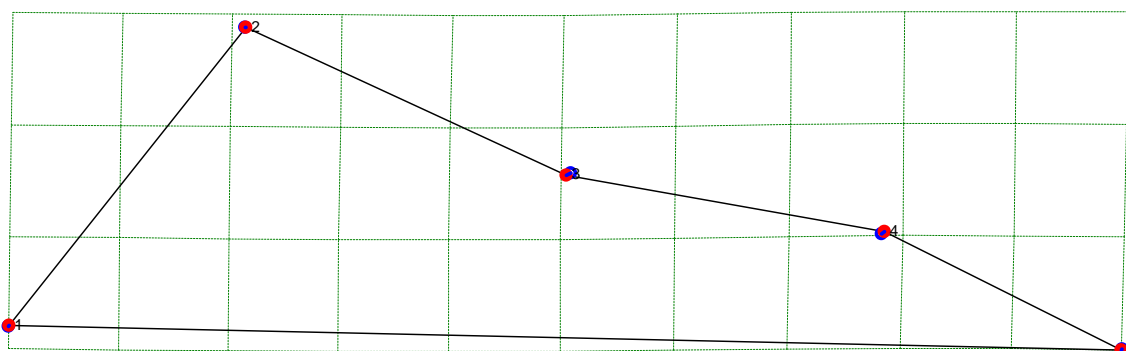


Figura 172. Estimación de la conformación del palatal para el ancestro de las especies de cánidos suramericanos Pfu, Pgy, Pcu y Pgr en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.

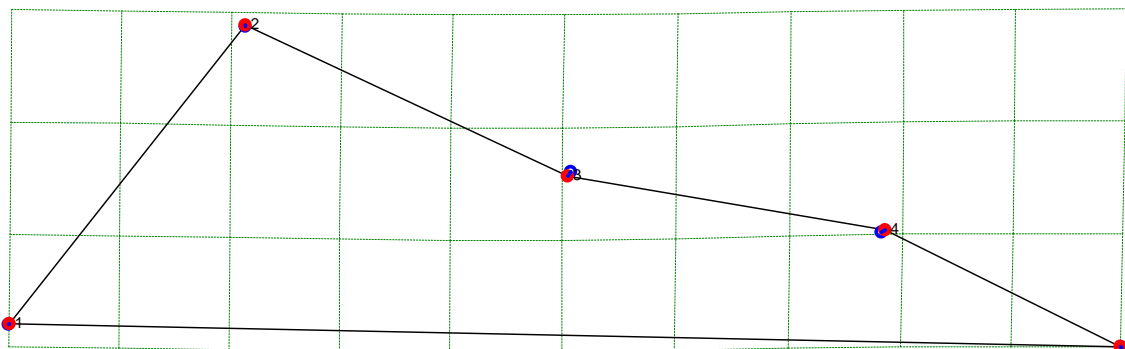


Figura 173. Estimación de la conformación del palatal para el ancestro de las especies de cánidos suramericanos Pgy, Pcu y Pgr en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.

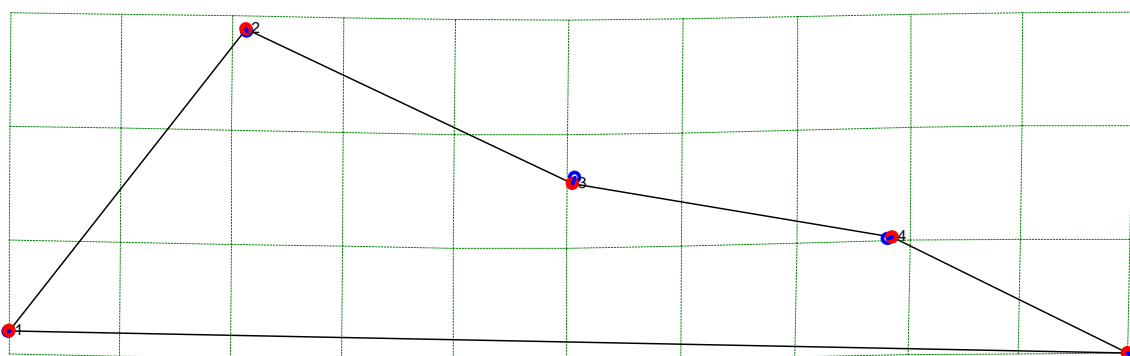
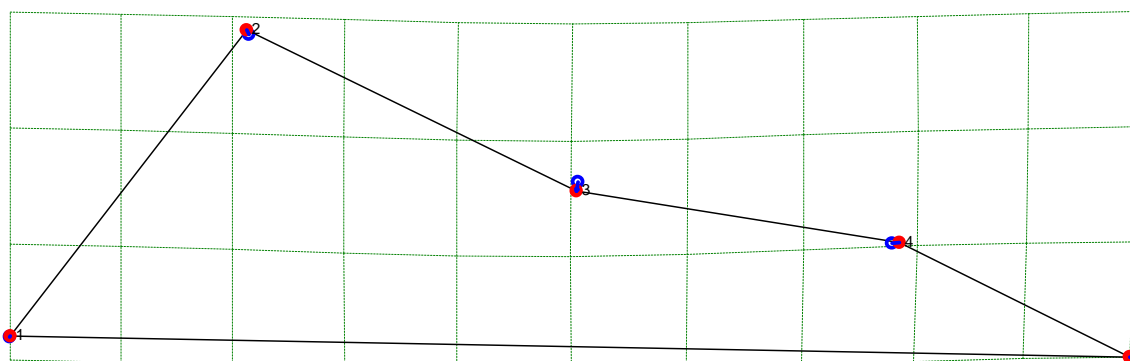


Figura 174. Estimación de la conformación del palatal para el ancestro de las especies de cánidos suramericanos Pcu y Pgr en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.



En cuanto a los nodos del 15 al 21 se visualiza desplazamiento en algunos de los puntos, en el landmark 1 no se observan movimientos en la región de la esquina posterior-medial palatal, mientras que el punto 2 no se observa movimiento hasta el nodo 19, mientras que en 20 y 21 hay un pequeño desplazamiento hacia arriba y a la izquierda, posiblemente

ampliando la hilera de dientes premolares, que se ve ratificado por el punto 3 que se desplaza hacia abajo y se incrementa progresivamente desde el nodo 13 al 21, en cuanto al landmark 4 presenta un leve movimiento hacia la derecha y en forma progresiva igual que el punto 3, lo que podría dar lugar a un mayor alargamiento del rostro en la parte de la frente, finalmente el punto 5. La parte más anteroposterior del incisivo, no se observa movimiento hasta el nodo 19, mientras que en 20 y 21 hay un pequeño desplazamiento hacia arriba y a la izquierda, posiblemente haciendo un poco más corto y ancho el rostro.

Figura 175. Estimación de la conformación del palatal para el ancestro de las especies de lobos Cme, Cal, Lpi, Sve, Csi, Cau, Cla y Clu en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.

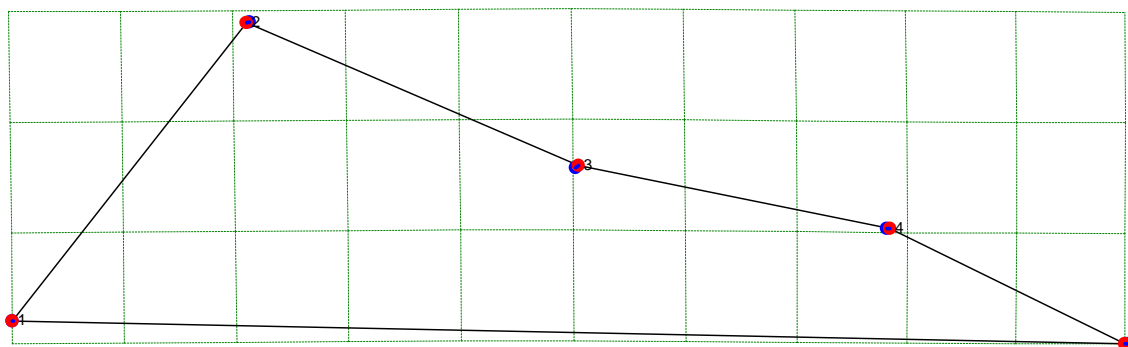
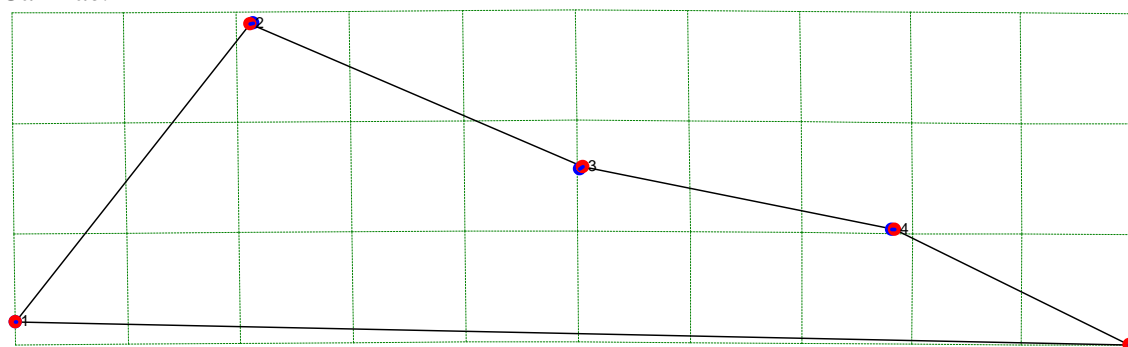


Figura 176. Estimación de la conformación del palatal para el ancestro de las especies de lobos Cal, Lpi, Sve, Csi, Cau, Cla y Clu en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.



En los nodo 23 y 24 se puede observar desplazamiento en algunos de los puntos, en el landmark 1 no se observan movimientos en la región de la esquina posterior-medial palatal, mientras que el punto 2 se observa un pequeño desplazamiento hacia abajo y a la izquierda, posiblemente ampliando la hilera de dientes premolares, el punto 3 se desplaza hacia arriba y a la derecha haciendo más ancho el rostro, en el landmark 4 se presenta un leve movimiento hacia la derecha, lo que podría dar lugar a un mayor alargamiento del rostro en la parte de la frente, finalmente el punto 5 la parte más anteroposterior del incisivo se observa un pequeño desplazamiento hacia arriba y a la izquierda, posiblemente haciendo un poco más corto y ancho el rostro.

Figura 177. Estimación de la conformación del palatal para el ancestro de las especies de lobos Csi, Cau, Cla y Clu en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.

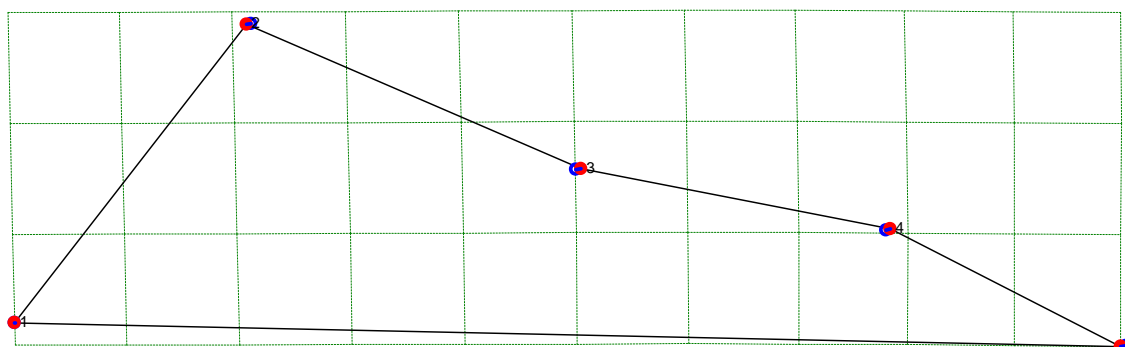
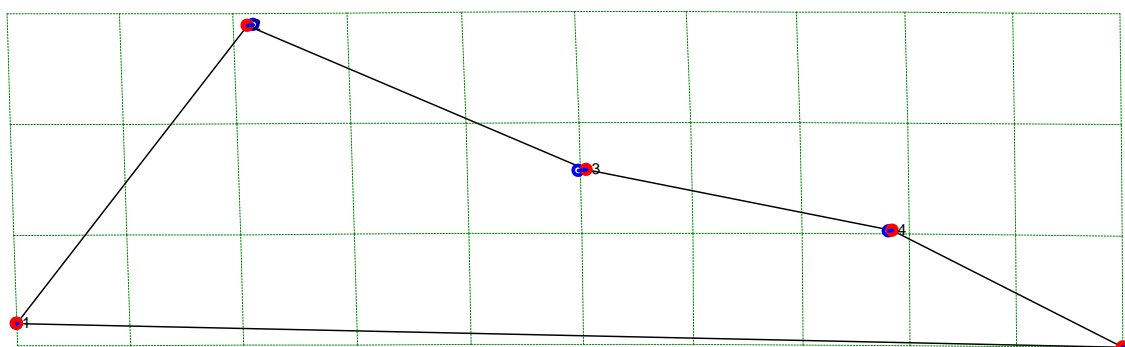


Figura 178. Estimación de la conformación del palatal para el ancestro de las especies de lobos Cau, Cla y Clu en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.



Finalmente en los nodos del 27 y 28 se nota desplazamiento en algunos de los puntos, en el landmark 1 no se observan movimientos en la región de la esquina posterior-medial palatal, mientras que el punto 2 se observa un pequeño desplazamiento hacia la izquierda, posiblemente ampliando la hilera de dientes premolares que se ve ratificado por el punto 3 que se desplaza hacia la derecha, en cuanto al landmark 4 presenta un leve movimiento hacia la derecha, lo que podría dar lugar a un mayor alargamiento del rostro en la parte de la frente, en el punto 5 la parte más anteroposterior del incisivo, se observa un pequeño desplazamiento hacia la izquierda, posiblemente haciendo un poco más corto y ancho el rostro.

Anexo 4. Análisis de los nodos reconstruidos para la vista Lateral total

Se mostraran los nodos restantes reconstruidos para la vista lateral total, se utilizaron 14 landmarks. Las figuras muestran para cada landmark dos puntos sobrepuestos, uno de color azul que me indica el lugar de ubicación del landmark para el ancestro común de los cánidos de la subfamilia Caniinae o punto de referencia, mientras que el punto de color rojo es la ubicación del landmark del nuevo nodo reconstruido o punto de comparación, quien me muestra el desplazamiento del punto con respecto al ancestral.

Figura 179. Estimación de la conformación Lateral total para el ancestro de los clados Vulpini y Canini y comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae. No hay desplazamientos de los landmarks del nodo 2 (color rojo), frente a los del ancestro (color azul), indicando que las dos conformaciones tienden a ser muy similares.

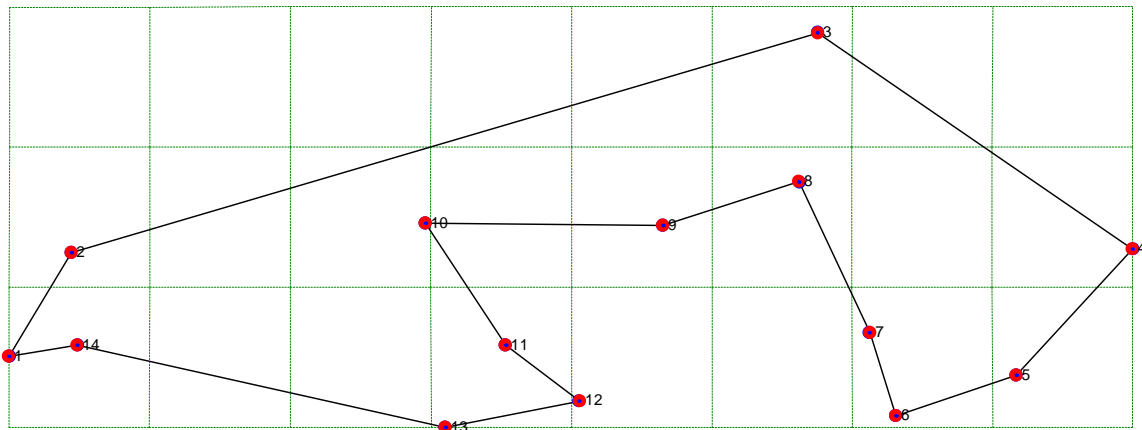
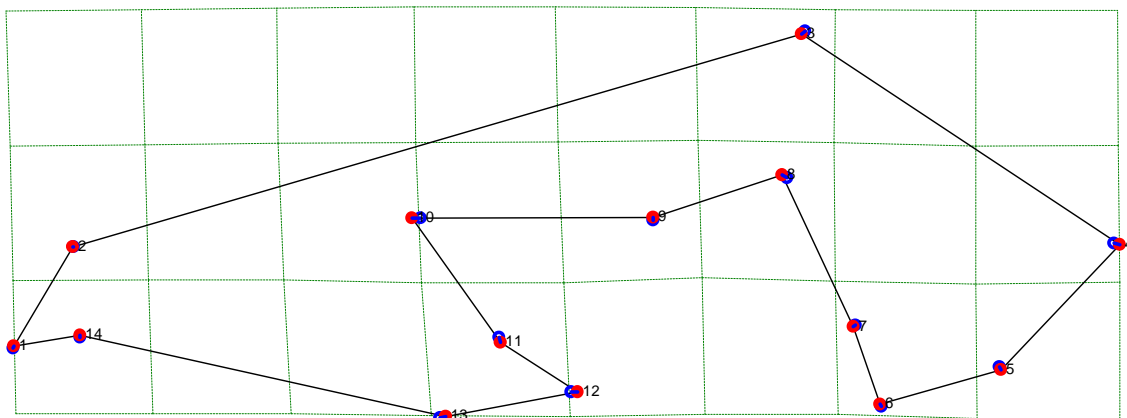


Figura 180. Estimación de la conformación Lateral total para el ancestro del clado Vulpini y las especies Ome y Uci en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.

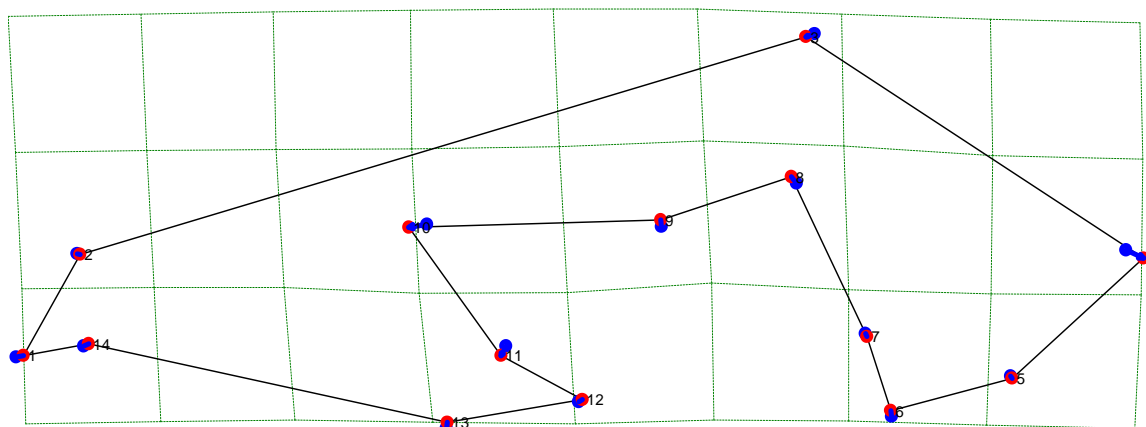


En el nodo 3 se observa desplazamiento en algunos puntos, en el landmark 1 se observa un pequeño desplazamiento hacia arriba en dirección hacia el punto 2 que no presenta movimiento alguno, con estos movimientos se visualiza un adelgazamiento del rostro del cráneo, hipótesis que se ratifica con el leve desplazamiento del punto 14 hacia arriba. En el

landmark 3 se observa que se dirige hacia abajo y a la izquierda haciendo menos abovedado el neurocraneo, en el punto 4 se nota un desplazamiento hacia la derecha dando indicios de un alargamiento hacia la parte de la sutura que une el occipital y parietal sobre la cresta nugal, en el punto 8 hay un desplazamiento hacia arriba y a la izquierda esto podría representar una posible reducción de la fosa másetérica, en el punto 5 se observa un desplazamiento hacia abajo.

Ahora nos referiremos a los landmarks que componen el arco zigomático, el landmark 6 se desplaza hacia arriba, el punto 7 se mueve hacia abajo y a la izquierda, en el punto 9 hay un leve movimiento hacia arriba, mientras que el punto 10 se desplaza hacia la izquierda, finalmente el punto 11 hace un movimiento hacia abajo, estos movimientos podrían referir un alargamiento y adelgazamiento del arco zigomático haciéndolo menos resistente a tensiones fuertes. Para los puntos 12 y 13 se observa un movimiento hacia la izquierda que correspondería a un incremento en la superficie molar.

Figura 181. Estimación de la conformación Lateral total para el ancestro de las especies Ome y Uci en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.

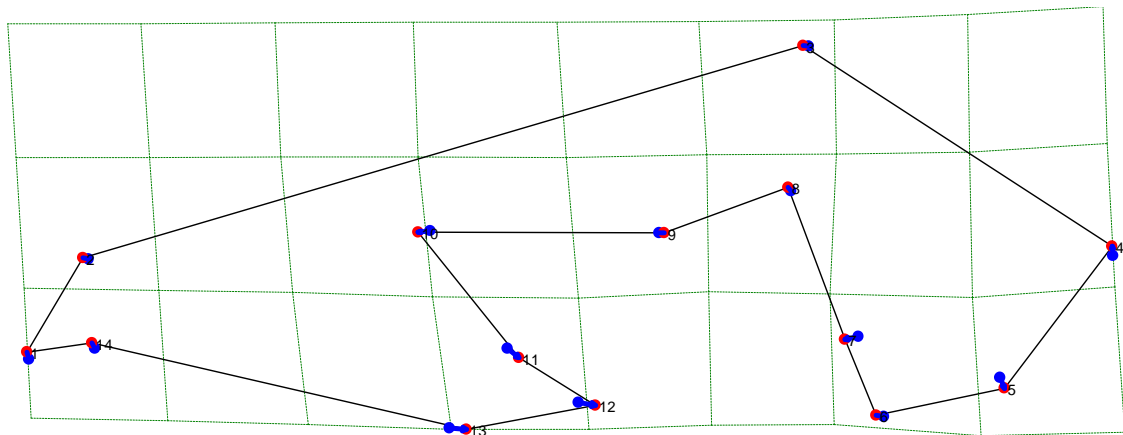


En el nodo 4 se visualiza desplazamiento de todos los puntos, en el landmark 1 se observa un desplazamiento hacia la derecha, en el punto 2 se presenta movimiento hacia abajo y a la derecha, con estos movimientos se visualiza un acortamiento y adelgazamiento del rostro del cráneo, hipótesis que se ratifica con el leve desplazamiento del punto 14 hacia arriba y a la derecha. En el landmark 3 se observa que se dirige hacia abajo y a la izquierda haciendo menos abovedado el neurocraneo, en el punto 4 se nota un desplazamiento hacia abajo y a la derecha dando indicios de un alargamiento hacia la parte de la sutura que une el occipital y parietal sobre la cresta nugal, en el punto 8 hay un desplazamiento hacia arriba y a la izquierda esto podría representar un posiblemente reduciendo la fosa másetérica, en el punto 5 se observa un leve desplazamiento hacia abajo.

Ahora hablaremos de los landmarks que componen el arco zigomático, el landmark 6 se desplaza hacia arriba, el punto 7 se mueve hacia abajo en dirección del punto anterior, en el punto 9 hay un leve movimiento hacia arriba, mientras que el punto 10 se desplaza hacia la izquierda, finalmente el punto 11 hace un movimiento hacia abajo, estos movimientos podrían referir un alargamiento y adelgazamiento del arco zigomático. Para los puntos 12 y 13 se observa un movimiento hacia la izquierda que correspondería a un incremento en la superficie molar.

13 se observan movimientos hacia la izquierda y arriba respectivamente, que demostrarían un incremento en la superficie molar.

Figura 182. Estimación de la conformación Lateral total para el ancestro de las especies indomalayas y afrotropicales del clado Vulpini Vch, Vpa, Vru y Vze en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.



En el nodo 7 se observa desplazamiento en todos los puntos, en el landmark 1 se observa un desplazamiento hacia la izquierda, en el punto 2 se presenta movimiento hacia la izquierda, con estos movimientos se visualiza un alargamiento y adelgazamiento del rostro del cráneo, hipótesis que se ratifica con el leve desplazamiento del punto 14 hacia arriba y a la izquierda. En el landmark 3 se observa que se dirige hacia la izquierda haciendo menos abovedado el neurocraneo, en el punto 4 se nota un desplazamiento hacia arriba dando indicios de pequeño acortamiento hacia la parte de la sutura que une el occipital y parietal sobre la cresta nugal, en el punto 8 hay un desplazamiento hacia arriba esto podría representar una posible reducción de la fosa másetérica, en el punto 5 se observa un desplazamiento hacia abajo.

Ahora hablaremos de los landmarks que componen el arco zigomático, el landmark 6 se desplaza hacia la izquierda, el punto 7 se mueve hacia la izquierda, en el punto 9 hay un leve movimiento hacia la derecha, mientras que el punto 10 se desplaza hacia la izquierda, finalmente el punto 11 hace un movimiento hacia abajo y a la derecha, estos movimientos podrían referir un alargamiento y curvado el arco zigomático. Para los puntos 12 y 13 se observan un marcado movimiento hacia la izquierda que correspondería a un incremento en la superficie molar.

Figura 183. Estimación de la conformación Lateral total para el ancestro de las especies holárticas del clado Vulpini V1a, Vfe, Vma y Vve en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.

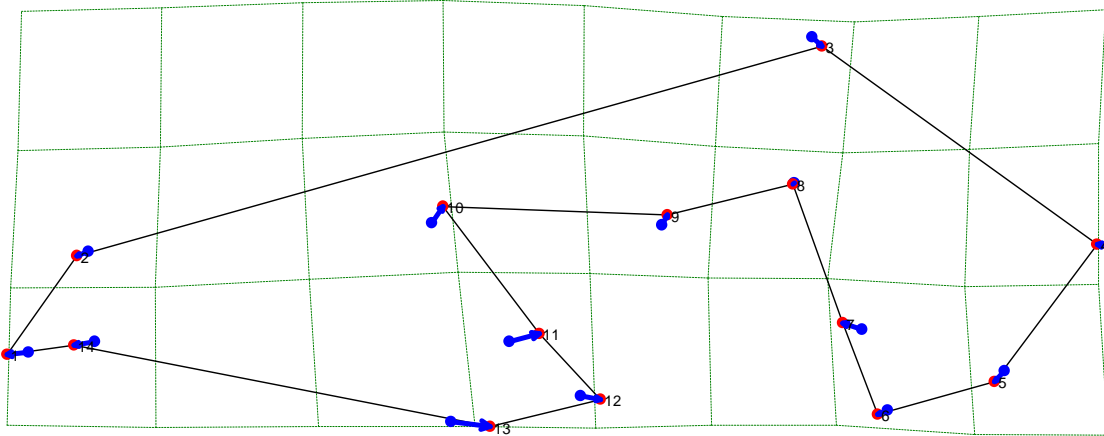
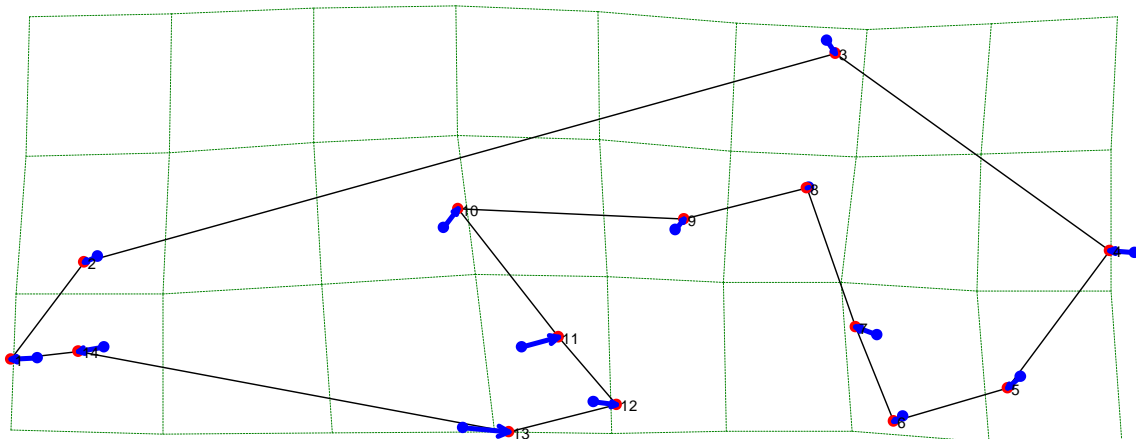


Figura 184. Estimación de la conformación Lateral total para el ancestro de las especies holárticas del clado Vulpini Vfe, Vma y Vve en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.

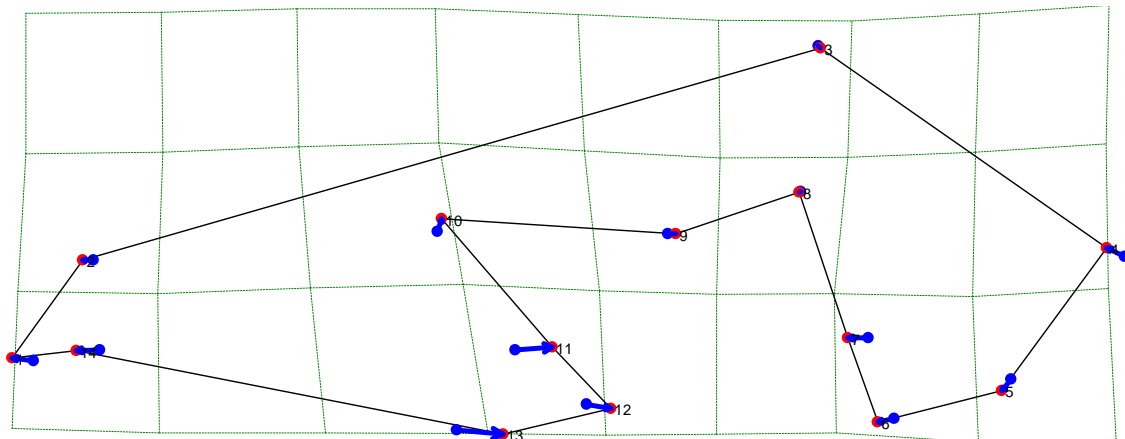


Para los nodos del 9 al 11 se observa desplazamiento en todos los landmarks, en el landmark 1 se observa un desplazamiento hacia la izquierda, en el punto 2 se presenta movimiento hacia abajo y a la izquierda, con estos movimientos se visualiza un alargamiento y adelgazamiento del rostro del cráneo, hipótesis que se ratifica con el desplazamiento del punto 14 hacia la izquierda. En el landmark 3 se observa que se dirige hacia abajo y a la derecha haciendo un poco más abovedado el neurocráneo, en el punto 4 se nota un desplazamiento hacia arriba y a la izquierda dando indicios del acortamiento hacia la parte de la sutura que une el occipital y parietal sobre la cresta nuchal, en el punto 8 hay un pequeño movimiento hacia abajo esto podría representar una pequeña reducción de la fosa másetérica, en el punto 5 se observa un desplazamiento hacia abajo.

Ahora hablaremos de los landmarks que componen el arco zigomático, el landmark 6 se desplaza hacia abajo y a la izquierda, el punto 7 se mueve hacia arriba y a la izquierda, en el punto 9 hay un movimiento hacia arriba, mientras que el punto 10 se desplaza hacia

arriba y a la derecha, finalmente el punto 11 hace un movimiento hacia la derecha, estos movimientos podrían referir un acortamiento, curvado y engrosamiento del arco zigomático. Para los puntos 12 y 13 se observan un movimiento hacia la izquierda en mayor proporción en el punto 13 lo que correspondería a un incremento en la superficie dental pero más influenciado por un mayor incremento en el tamaño del cuarto premolar o diente carnasial.

Figura 185. Estimación de la conformación Lateral total para el ancestro de las especies holárticas del clado Vulpini Vma y Vve en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.



En el nodo 12 se detalla el desplazamiento en todos los landmarks, en el landmark 1 se observa un desplazamiento hacia la izquierda, en el punto 2 se presenta movimiento hacia la izquierda, con estos movimientos se visualiza un alargamiento del rostro del cráneo, hipótesis que se ratifica con el desplazamiento del punto 14 hacia la izquierda. En el landmark 3 se observa que se presenta un muy corto movimiento hacia abajo y a la derecha haciendo más comprimido pero más abovedado el neurocráneo, en el punto 4 se nota un desplazamiento hacia arriba y a la izquierda dando indicios del acortamiento hacia la parte de la sutura que une el occipital y parietal sobre la cresta nugal, en el punto 8 hay un pequeño movimiento hacia abajo, esto podría ayudar al incremento de la fosa másetérica, en el punto 5 se observa un desplazamiento hacia abajo.

Ahora hablaremos de los landmarks que componen el arco zigomático, el landmark 6 se desplaza hacia abajo y a la izquierda, el punto 7 se mueve hacia la izquierda, en el punto 9 hay un movimiento hacia la derecha, mientras que el punto 10 se desplaza hacia arriba, finalmente el punto 11 hace un movimiento hacia la derecha, estos movimientos podrían referir un acortamiento, curvado y engrosamiento del arco zigomático. Para los puntos 12 y 13 se observa un movimiento hacia la izquierda, en mayor proporción en el punto 13 lo que correspondería a un incremento en la superficie dental pero más influenciado por el mayor incremento en el tamaño del cuarto premolar o diente carnasial.

Figura 186. Estimación de la conformación Lateral total para el ancestro de las especies de cánidos suramericanos Ami, Cth, Pse, Pve, Pfu, Pgy, Pcu y Pgr en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.

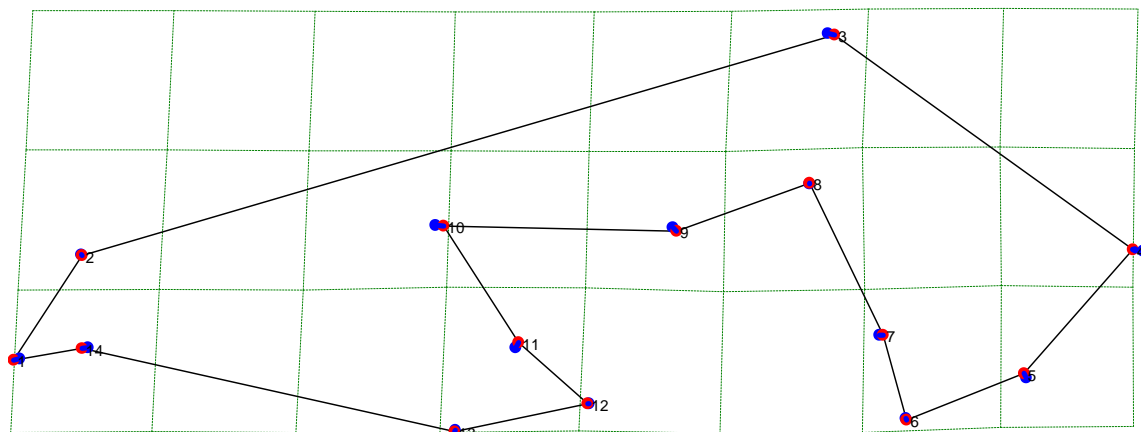
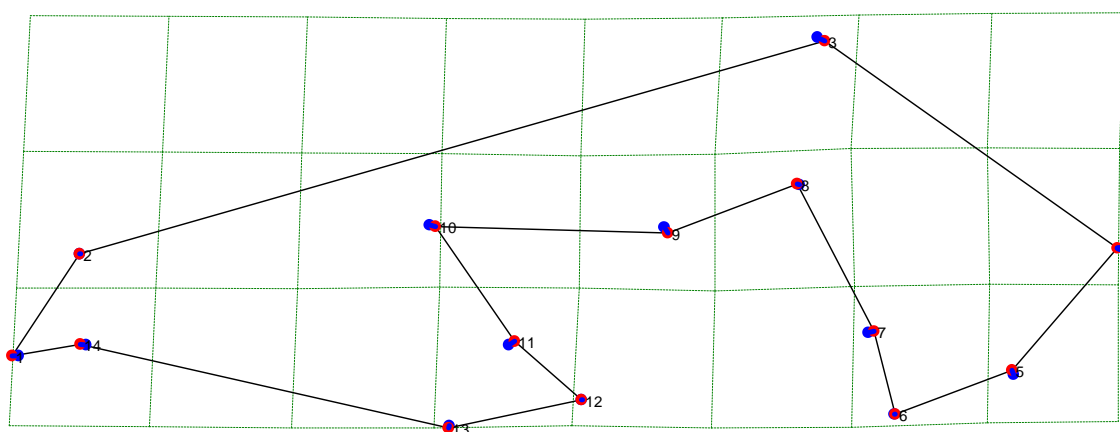


Figura 187. Estimación de la conformación Lateral total para el ancestro de las especies de cánidos suramericanos Cth, Pse, Pve, Pfu, Pgy, Pcu y Pgr en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.



Para los nodos del 13 al 16 se observa desplazamiento en todos los puntos, en el landmark 1 se observa un desplazamiento hacia la izquierda, en el punto 2 no se presenta movimiento, con estos movimientos se visualiza un alargamiento del rostro del cráneo, hipótesis que se ratifica con el desplazamiento del punto 14 hacia la izquierda. En el punto 3 se observa que se presenta un muy corto movimiento hacia abajo y a la derecha haciendo más comprimido el neurocraneo, en el punto 4 se nota un desplazamiento hacia arriba y a la izquierda dando indicios del acortamiento hacia la parte de la sutura que une el occipital y parietal sobre la cresta nugal, en el punto 8 hay un pequeño movimiento hacia arriba esto podría disminuir la fosa másetérica, en el punto 5 se observa un desplazamiento hacia arriba.

Ahora hablaremos de los landmarks que componen el arco zigomático, el landmark 6 no se desplaza, el punto 7 se mueve hacia la derecha, en el punto 9 hay un movimiento hacia

abajo, mientras que el punto 10 se desplaza hacia la derecha, finalmente el punto 11 hace un movimiento hacia arriba y a la derecha, estos movimientos podrían referir un acortamiento, curvado y adelgazamiento del arco zigomático. Para los puntos 12 y 13 no se observan movimientos en el dentario en la hilera de dientes.

Figura 188. Estimación de la conformación Lateral total para el ancestro de las especies de cánidos suramericanos Pse, Pve, Pfu, Pgy, Pcu y Pgr en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae

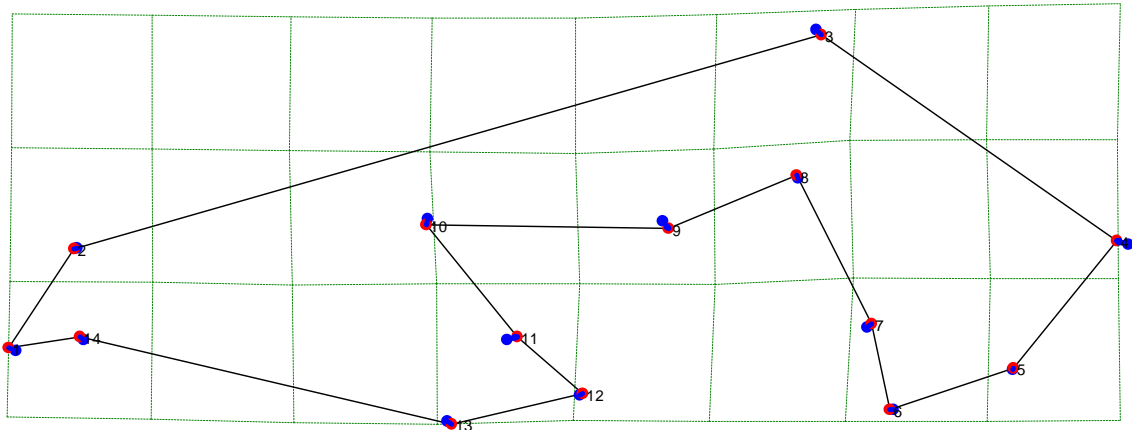


Figura 189. Estimación de la conformación Lateral total para el ancestro de las especies de cánidos suramericanos Pve, Pfu, Pgy, Pcu y Pgr en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.

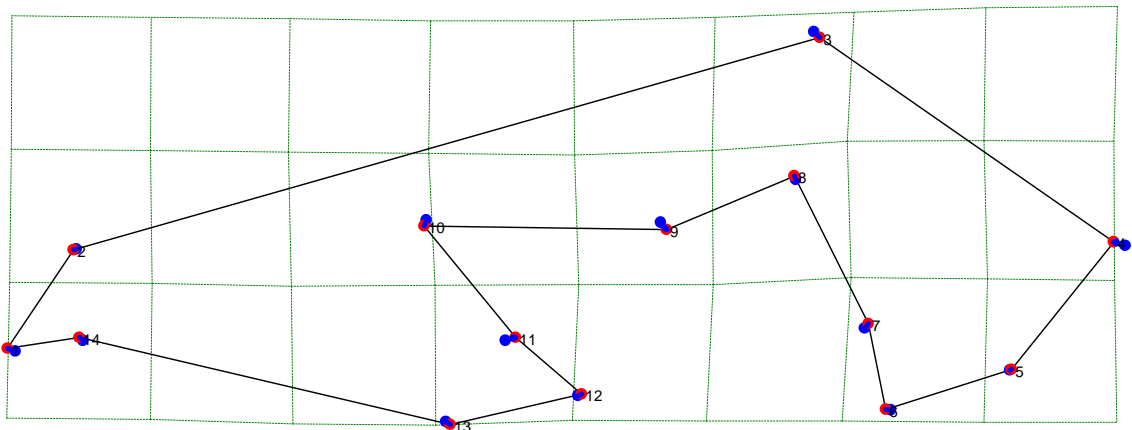


Figura 190. Estimación de la conformación Lateral total para el ancestro de las especies de cánidos suramericanos Pfu, Pgy, Pcu y Pgr en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.

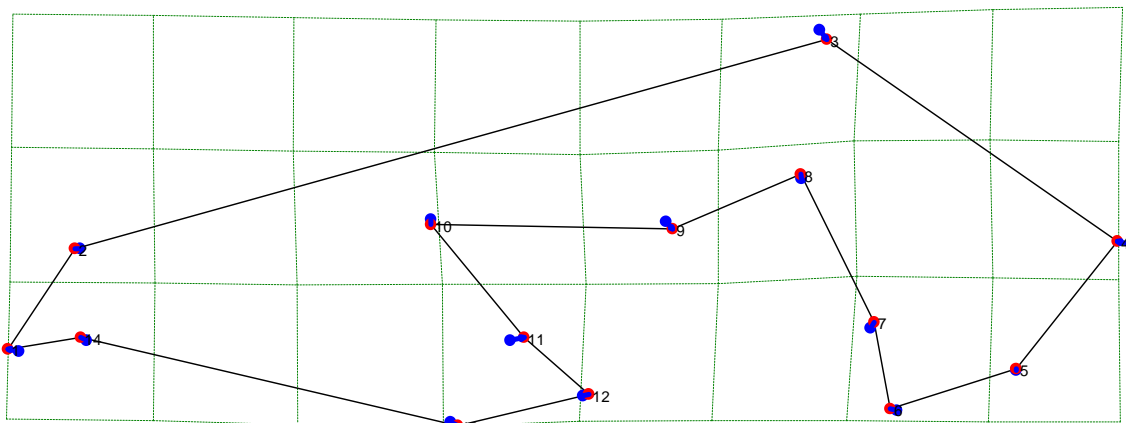


Figura 191. Estimación de la conformación Lateral total para el ancestro de las especies de cánidos suramericanos Pgy, Pcu y Pgr en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.

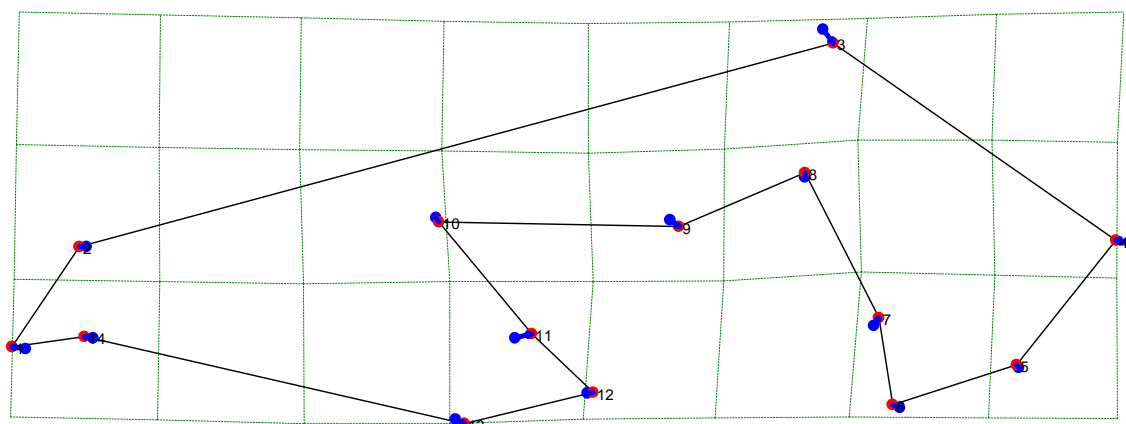
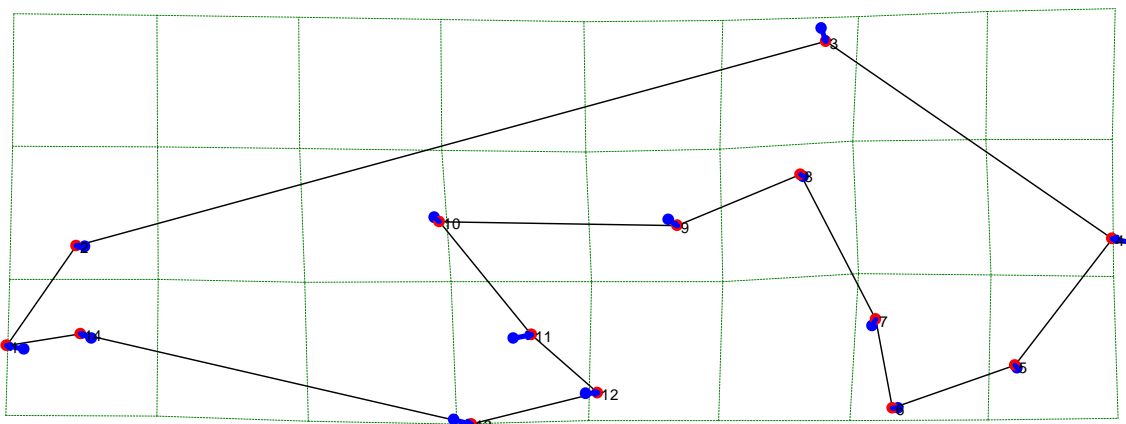


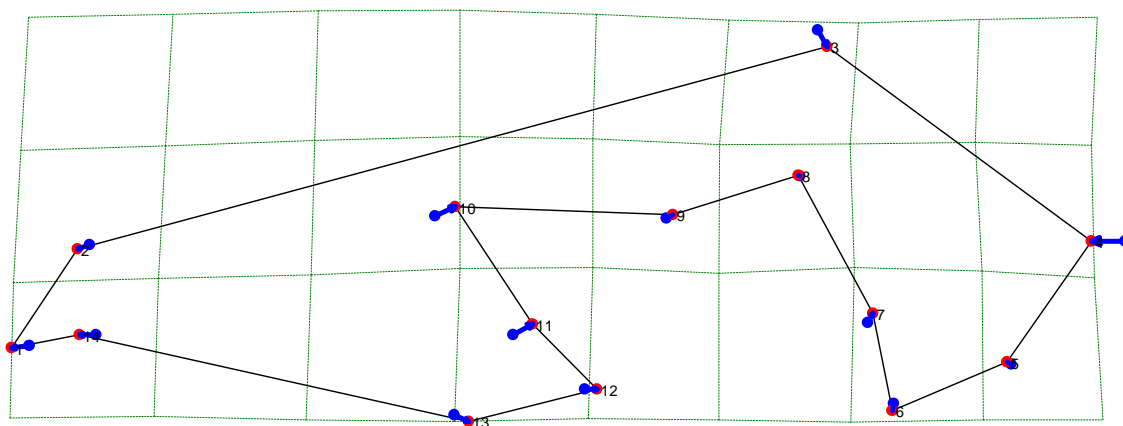
Figura 192. Estimación de la conformación Lateral total para el ancestro de las especies de cánidos suramericanos Pcu y Pgr en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.



Para los nodos del 17 al 21 se visualiza desplazamiento en todos los puntos, en el landmark 1 se observa un desplazamiento hacia la izquierda que se incrementa progresivamente desde el nodo 17 al 21, en el punto 2 se observa un movimiento hacia la izquierda incrementándose como el punto 1, con estos movimientos se visualiza un alargamiento del rostro del cráneo, hipótesis que se ratifica con el desplazamiento del punto 14 hacia la izquierda e incrementándose como los puntos anteriores. En el landmark 3 se observa que se presenta un muy corto movimiento hacia abajo y a la derecha haciendo más comprimido el neurocraneo, en el punto 4 se nota un desplazamiento hacia la izquierda dando indicios del acortamiento hacia la parte de la sutura que une el occipital y parietal sobre la cresta nugal, el movimiento de los anteriores puntos se incrementa progresivamente desde el nodo 17 al 21, en el punto 8 hay un pequeño movimiento hacia arriba esto podría disminuir la fosa mástérica, en el punto 5 se observa un desplazamiento hacia arriba en forma progresiva.

Ahora hablaremos de los landmarks que componen el arco zigomático, el landmark 6 se desplaza hacia la izquierda, el punto 7 se mueve hacia arriba y a la derecha, en el punto 9 hay un movimiento hacia abajo, los tres anteriores puntos se incrementan en forma progresiva como los anteriores puntos, mientras que el punto 10 se desplaza hacia debajo de los puntos 17 a 19 y hacia debajo pero a la derecha en 20 y 21, finalmente el punto 11 hace un movimiento hacia arriba y a la derecha, estos movimientos podrían referir un acortamiento del arco zigomático. Para los puntos 12 y 13 se observan movimientos hacia la derecha incrementando la hilera de dientes, desplazamientos que tienen un incremento en forma progresiva desde el punto 17 al 21.

Figura 193. Estimación de la conformación Lateral total para el ancestro de las especies de lobos Cme, Cal, Lpi, Sve, Csi, Cau, Cla y Clu en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.

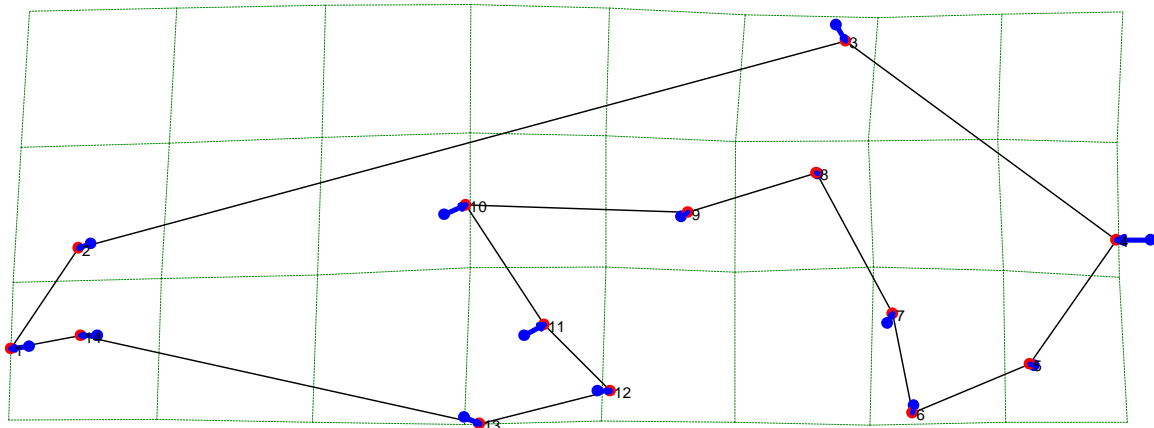


En el nodo 23 se observa desplazamiento en la mayoría de los puntos, en el landmark 1 se observa un desplazamiento hacia la izquierda, en el punto 2 se observa un movimiento hacia abajo y a la izquierda, con estos movimientos se visualiza un alargamiento y adelgazamiento más pronunciado del rostro del cráneo que las conformaciones anteriores, hipótesis que se ratifica con el desplazamiento del punto 14 hacia la izquierda. En el

landmark 3 se observa que se presenta un movimiento pronunciado hacia abajo comprimiendo fuertemente el neurocraneo, en el punto 4 se nota un desplazamiento marcado a la izquierda indicando un fuerte acortamiento hacia la parte de la sutura que une el occipital y parietal sobre la cresta nugal, en el punto 8 hay un pequeño movimiento hacia abajo esto muestra una fuerte disminución de la fosa másetérica, en el punto 5 se observa un desplazamiento hacia arriba.

Ahora hablaremos de los landmarks que componen el arco zigomático, el landmark 6 se desplaza hacia abajo, el punto 7 se mueve hacia arriba y a la derecha, en el punto 9 hay un movimiento hacia arriba y a la derecha, mientras que el punto 10 se desplaza fuertemente hacia arriba y a la derecha, finalmente el punto 11 hace un movimiento hacia arriba y a la derecha, estos movimientos podrían referir un acortamiento, curvado y engrosamiento del arco zigomático. Para los puntos 12 y 13 se observan movimientos hacia la derecha incrementando la hilera de dientes tendiendo a ser mayor hacia los premolares.

Figura 194. Estimación de la conformación Lateral total para el ancestro de las especies de lobos Cal, Lpi, Sve, Csi, Cau, Cla y Clu en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.



En el nodo 24 se nota desplazamiento en la mayoría de los puntos, en el landmark 1 se observa un desplazamiento hacia la izquierda, en el punto 2 se observa un movimiento hacia abajo y a la izquierda, con estos movimientos se visualiza un alargamiento y adelgazamiento del rostro del cráneo, hipótesis que se ratifica con el desplazamiento del punto 14 hacia la izquierda. En el landmark 3 se observa que se presenta un movimiento pronunciado hacia abajo comprimiendo el neurocraneo, en el punto 4 se nota un desplazamiento marcado a la izquierda indicando un fuerte acortamiento hacia la parte de la sutura que une el occipital y parietal sobre la cresta nugal, en el punto 8 no hay movimiento, en el punto 5 se observa un desplazamiento hacia arriba.

Ahora hablaremos de los landmarks que componen el arco zigomático, el landmark 6 se desplaza hacia abajo, el punto 7 se mueve hacia arriba y a la derecha, en el punto 9 hay un movimiento hacia arriba y a la derecha, mientras que el punto 10 se desplaza fuertemente hacia arriba y a la derecha, finalmente el punto 11 hace un movimiento hacia arriba y a la derecha, estos movimientos podrían referir un acortamiento, curvado y engrosamiento del

arco zigomático. Para los puntos 12 y 13 se observan movimientos hacia la derecha incrementando la hilera de dientes tendiendo a ser mayor hacia los premolares.

Figura 195. Estimación de la conformación Lateral total para el ancestro de las especies de lobos Csi, Cau, Cla y Clu en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.

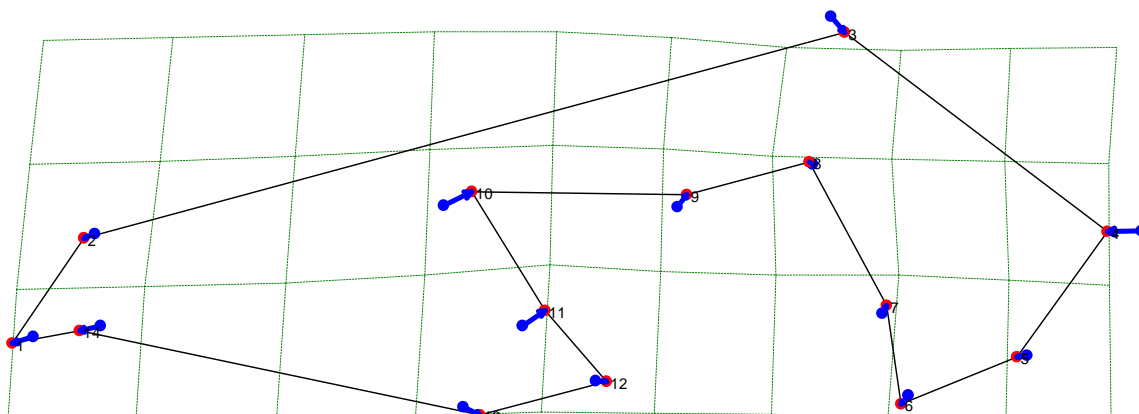
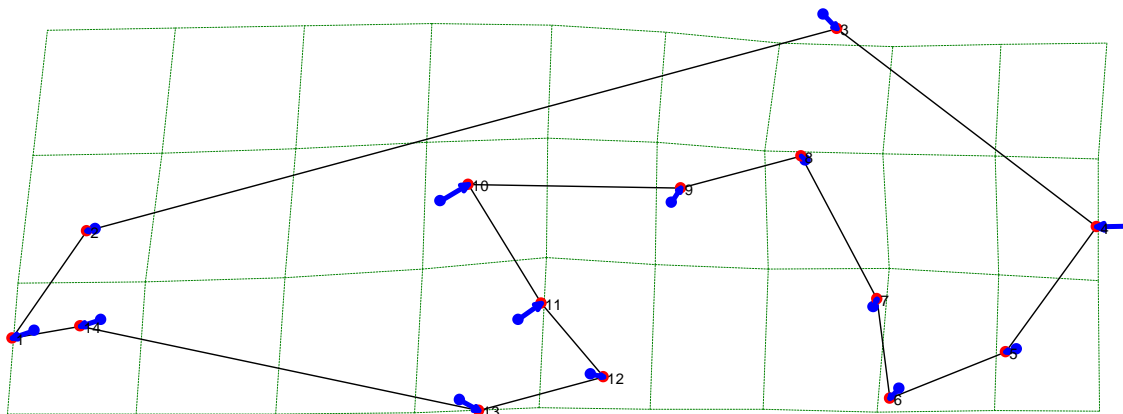


Figura 196. Estimación de la conformación Lateral total para el ancestro de las especies de lobos Cau, Cla y Clu en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.



Para los nodos del 27 y 28 se nota desplazamiento en todos los puntos, en el landmark 1 se observa un desplazamiento hacia la izquierda, en el punto 2 se observa un movimiento hacia arriba y a la izquierda, en el punto 14 se observa un movimiento hacia la izquierda, en estos desplazamientos se observa un engrosamiento y alargamiento del rostro del cráneo. En el landmark 3 se observa un movimiento hacia abajo presentando una reducción en la bóveda del neurocraneo, en el punto 4 se nota un desplazamiento marcado hacia la izquierda indicando un fuerte acortamiento hacia la parte de la sutura que une el occipital y parietal sobre la cresta nugal reduciendo el tamaño de la bóveda craneal, en el punto 8 se observa un leve movimiento hacia arriba disminuyendo la fosa másetérica, en el punto 5 se observa un desplazamiento hacia la izquierda.

Ahora hablaremos de los landmarks que componen el arco zigomático, el landmark 6 tiene un desplazamiento hacia abajo, el punto 7 se mueve hacia arriba y la derecha, mientras que los puntos 9, 10 y 11 presentan un marcado movimiento hacia arriba y a la derecha, estos movimientos podrían referir un agrandamiento, curvado y engrosamiento del arco zigomático. En el punto 12 se observa un fuerte desplazamiento hacia abajo y a la derecha y en el punto 13 se presenta un marcado movimiento hacia abajo y la derecha, lo que muestra un incremento en la superficie dental pero más por un mayor incremento en el tamaño del cuarto premolar o diente carnasial.

Anexo 5. Análisis de los nodos reconstruidos para la vista Lateral generalizado

Se mostraran los nodos restantes reconstruidos para la vista lateral generalizado, se utilizaron siete landmarks. Las figuras muestran para cada landmark dos puntos sobrepuestos, uno de color azul que me indica el lugar de ubicación del landmark para el ancestro común de los cánidos de la subfamilia Caninae o punto de referencia, mientras que el punto de color rojo es la ubicación del landmark del nuevo nodo reconstruido o punto de comparación, quien me muestra el desplazamiento del punto con respecto al ancestral.

Figura 197. Estimación de la conformación Lateral generalizado para el ancestro de los clados Vulpini y Canini y comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae. No hay desplazamientos de los landmarks del nodo 2 (color rojo), frente a los del ancestro (color azul), indicando que las dos conformaciones tienden a ser muy similares.

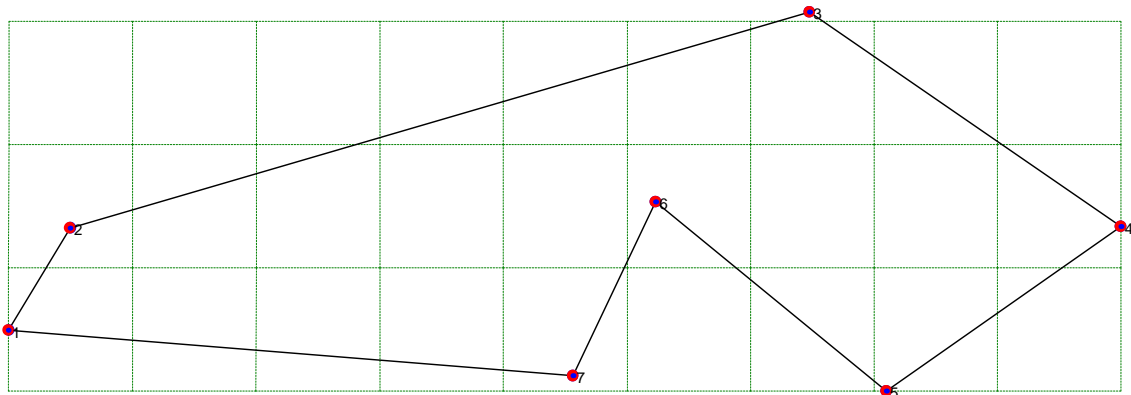
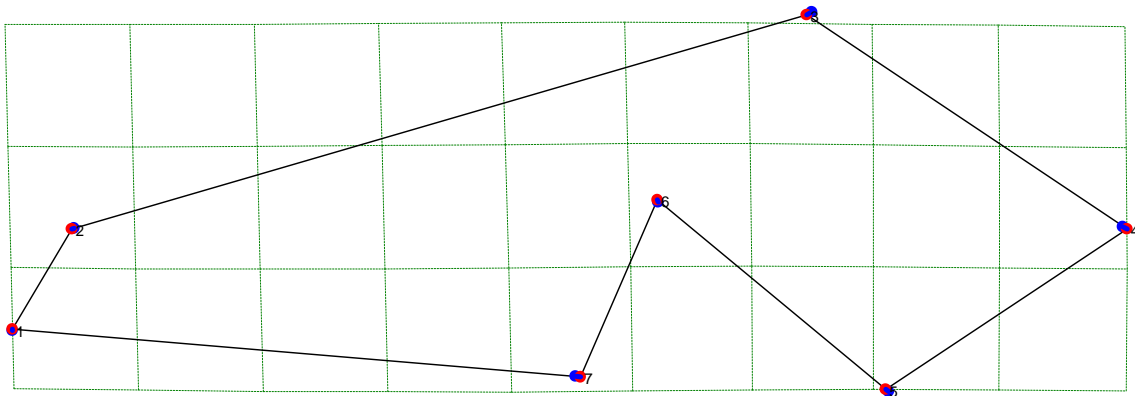


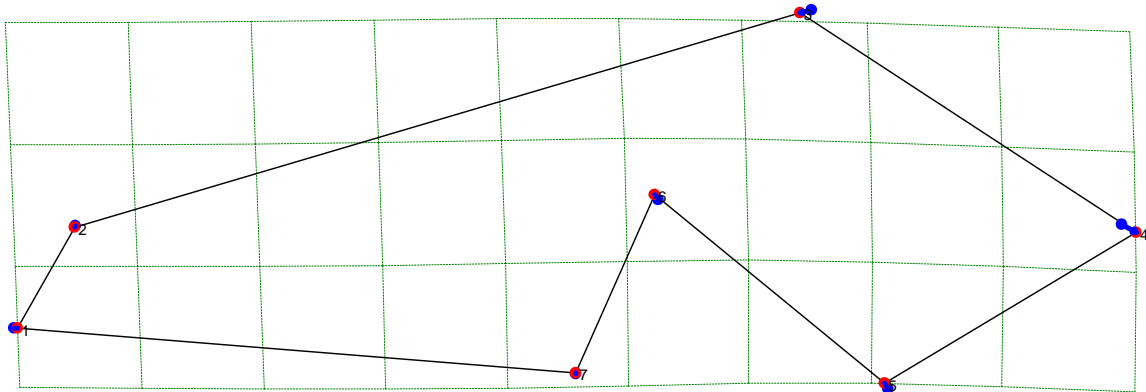
Figura 198. Estimación de la conformación Lateral generalizado para el ancestro del clado Vulpini y las especies Ome y Uci en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.



En el nodo 3 se observa desplazamiento de la mayoría de puntos, en el landmark 1 no se observa desplazamiento, en el landmark 2 se presenta un leve movimiento hacia abajo y a la derecha con estos movimientos se visualiza un acortamiento y adelgazamiento del rostro del cráneo. En el landmark 3 se observa que se dirige hacia abajo y a la izquierda haciendo menos abovedado el neurocraneo, en el punto 4 se nota un desplazamiento hacia abajo y a la derecha dando indicios de un alargamiento hacia la parte de la sutura que une el

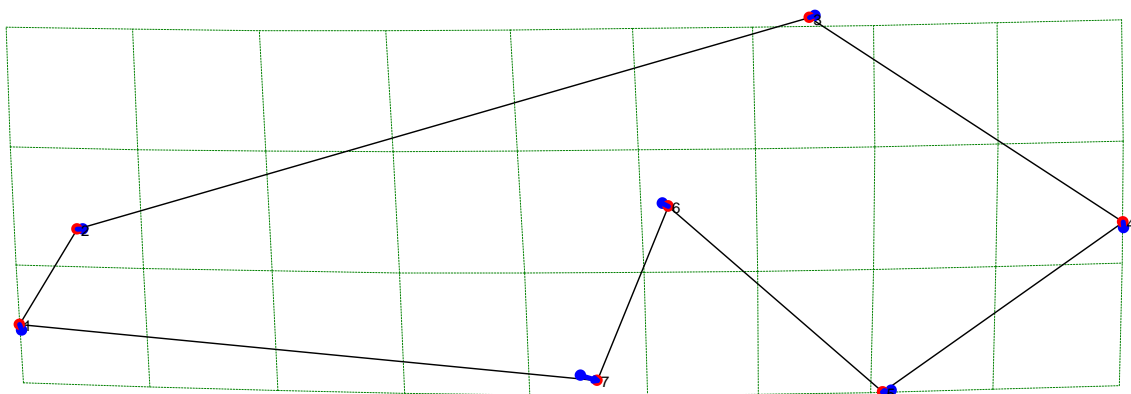
occipital y parietal sobre la cresta nugal, el landmark 5 presenta un leve movimiento arriba y a la izquierda, en el punto 6 hay un leve movimiento hacia arriba dándose un posible alargamiento del arco zigomático, mientras que el punto 7 se desplaza hacia la izquierda lo cual correspondería a un incremento en la superficie molar.

Figura 199. Estimación de la conformación Lateral generalizado para el ancestro de las especies Ome y Uci en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.



En el nodo 4 se visualiza desplazamiento de algunos puntos, en el landmark 1 se observa un leve desplazamiento hacia la derecha, en el punto 2 no se presenta movimiento, lo que podría mostrar un pequeño acortamiento del rostro del cráneo. En el landmark 3 se observa que se dirige hacia abajo y a la izquierda haciendo menos abovedado el neurocraneo, en el punto 4 se nota un desplazamiento hacia abajo y a la derecha dando indicios de un alargamiento hacia la parte de la sutura que une el occipital y parietal sobre la cresta nugal, el landmark 5 presenta un leve movimiento arriba y a la izquierda, en el punto 6 hay un leve movimiento hacia arriba, dándose un posible alargamiento del arco zigomático, mientras que el punto 7 no se presenta movimiento, conservando la superficie molar similar al ancestro.

Figura 200. Estimación de la conformación Lateral generalizado para el ancestro de las especies indomalayas y afrotropicales del clado Vulpini Vch, Vpa, Vru y Vze en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.



En el nodo 7 se observa desplazamiento en todos los puntos, en el landmark 1 se observa un desplazamiento hacia arriba y a la izquierda, en el punto 2 se presenta movimiento hacia la izquierda que muestra un posible alargamiento y adelgazamiento del rostro del cráneo, en el landmark 3 se observa que se dirige hacia la izquierda haciendo menos abovedado el neurocraneo, en el punto 4 se nota un desplazamiento hacia arriba dando indicios de un pequeño acortamiento hacia la parte de la sutura que une el occipital y parietal sobre la cresta nual. El landmark 5 se desplaza hacia la izquierda, en el punto 6 hay un leve movimiento hacia la derecha, estos movimientos podrían referir acortamiento y adelgazamiento del arco zigomático, el punto 7 presenta un movimiento hacia la izquierda que correspondería a un incremento en la superficie molar.

Figura 201. Estimación de la conformación Lateral generalizado para el ancestro de las especies holárticas del clado Vulpini Vla, Vfe, Vma y Vve en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.

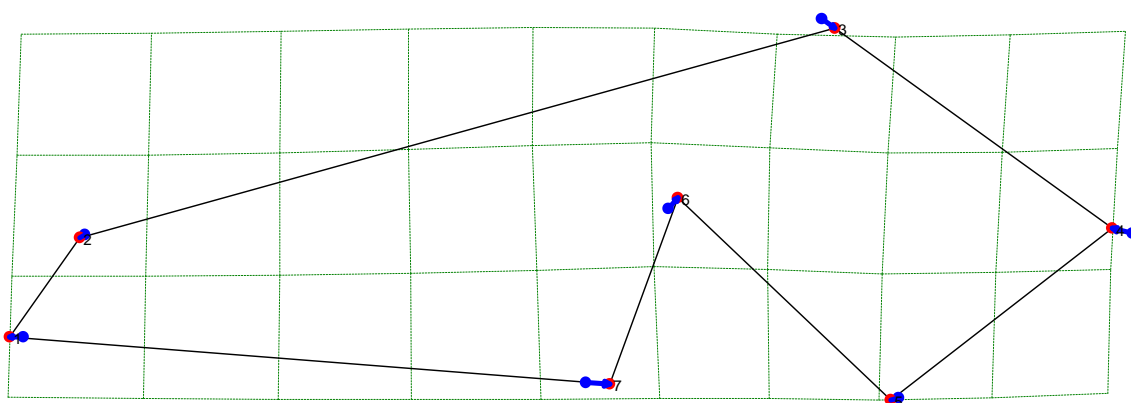
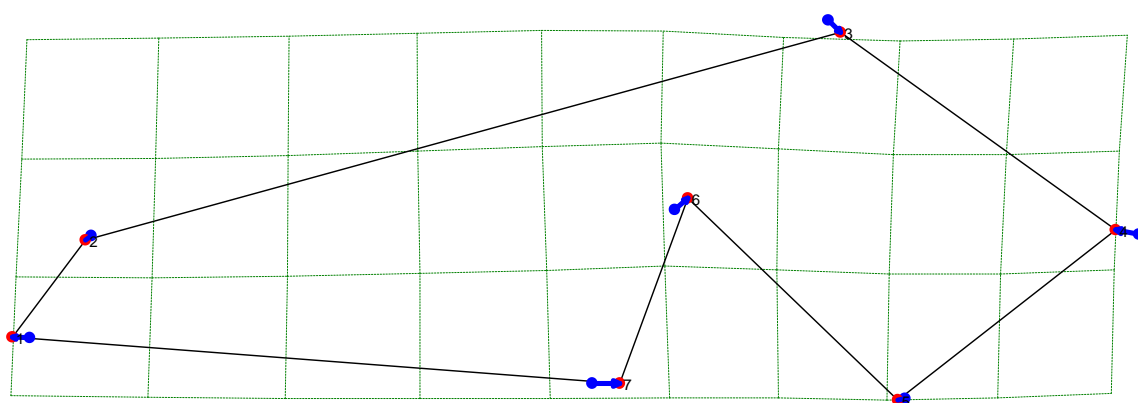


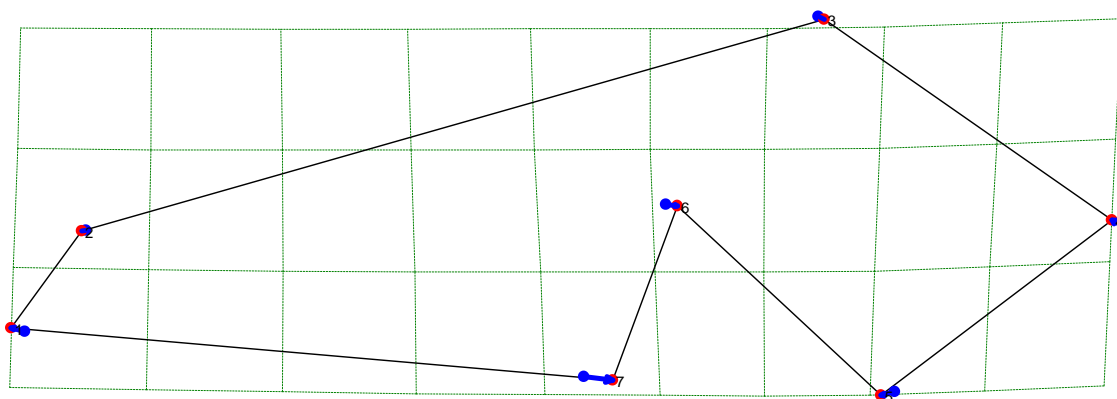
Figura 202. Estimación de la conformación Lateral generalizado para el ancestro de las especies holárticas del clado Vulpini Vfe, Vma y Vve en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.



Para los nodos del 10 y 11 se visualiza desplazamiento en todos los landmarks, en el landmark 1 se observa un desplazamiento hacia la izquierda, en el punto 2 se presenta movimiento hacia abajo y a la izquierda, con estos movimientos se visualiza un

alargamiento y adelgazamiento del rostro del cráneo, en el landmark 3 se observa que se dirige hacia abajo y a la derecha haciendo un poco más abovedado el neurocraneo, en el punto 4 se nota un desplazamiento hacia arriba y a la izquierda dando indicios del acortamiento hacia la parte de la sutura que une el occipital y parietal sobre la cresta nugal, el landmark 5 se desplaza hacia abajo y a la izquierda, en el punto 6 hay un movimiento hacia arriba y la derecha, estos movimientos podrían referir un acortamiento, curvado y engrosamiento del arco zigomático, el punto 7 presenta un fuerte movimiento hacia la izquierda que correspondería a un incremento en la superficie molar.

Figura 203. Estimación de la conformación Lateral generalizado para el ancestro de las especies holárticas del clado Vulpini Vma y Vve en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.



En el nodo 12 se observa desplazamiento en todos los landmarks, en el landmark 1 se observa un desplazamiento hacia arriba y a la izquierda, en el punto 2 se presenta movimiento hacia abajo y a la izquierda, con estos movimientos se visualiza un alargamiento del rostro del cráneo, en el landmark 3 se observa que se presenta un muy corto movimiento hacia abajo y a la derecha haciendo más comprimido pero más abovedado el neurocraneo, en el punto 4 se nota un desplazamiento hacia arriba y a la izquierda dando indicios del acortamiento hacia la parte de la sutura que une el occipital y parietal sobre la cresta nugal, el landmark 5 se desplaza hacia abajo y a la izquierda, en el punto 6 hay un movimiento hacia la derecha, estos movimientos podrían referir un acortamiento, curvado y engrosamiento del arco zigomático, el punto 7 presenta un fuerte movimiento hacia la izquierda que correspondería a un incremento en la superficie molar.

Figura 204. Estimación de la conformación Lateral generalizado para el ancestro de las especies de cánidos suramericanos Ami, Cth, Pse, Pve, Pfu, Pgy, Pcu y Pgr en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.

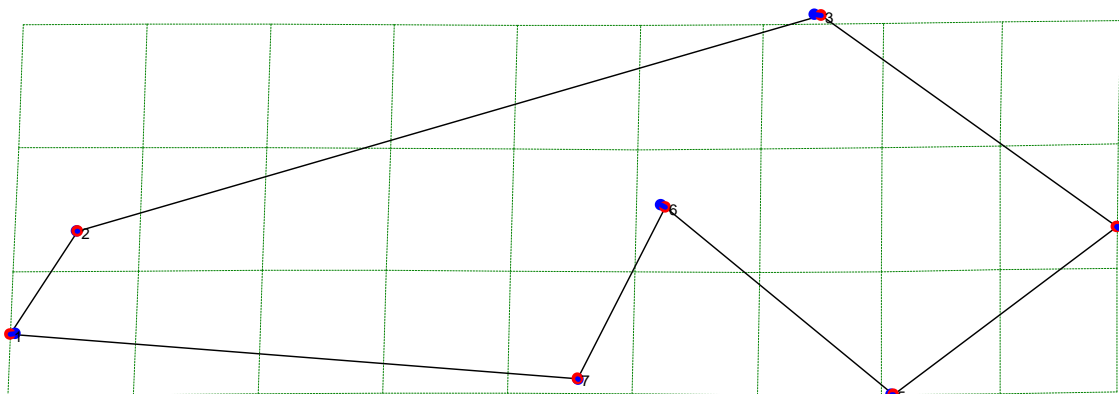
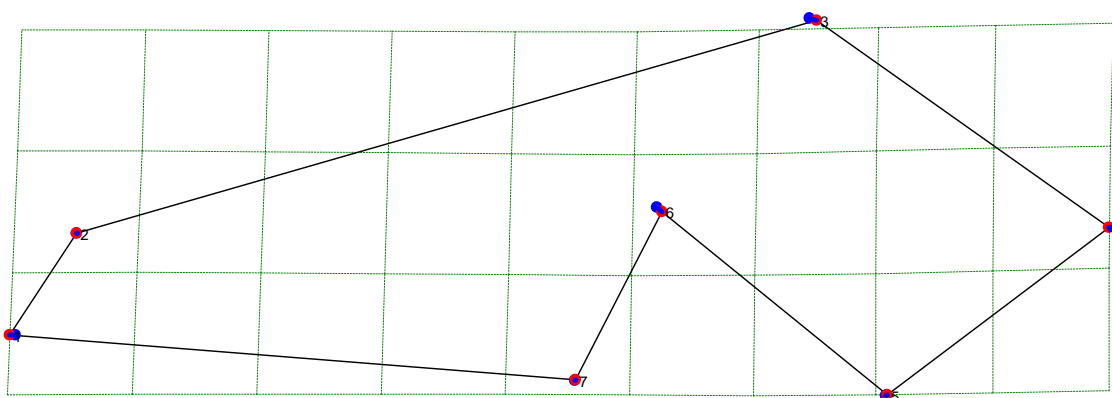


Figura 205. Estimación de la conformación Lateral generalizado para el ancestro de las especies de cánidos suramericanos Cth, Pse, Pve, Pfu, Pgy, Pcu y Pgr en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.



Para los nodos del 13 al 16 se puede observar desplazamiento en la mayoría de puntos, en el landmark 1 se observa un desplazamiento hacia la izquierda, en el punto 2 no se presenta movimiento, en el landmark 3 se observa que se presenta un corto movimiento hacia abajo y a la derecha haciendo más comprimido el neurocraneo, en el punto 4 se nota un desplazamiento hacia arriba y a la izquierda dando indicios del acortamiento hacia la parte de la sutura que une el occipital y parietal sobre la cresta nugal, el landmark 5 no se desplaza, en el punto 6 hay un movimiento hacia abajo, estos movimientos podrían referir un acortamiento del arco zigomático, mientras que el punto 7 no se presenta movimiento, conservando la superficie molar similar al ancestro.

Figura 206. Estimación de la conformación Lateral generalizado para el ancestro de las especies de cánidos suramericanos Pse, Pve, Pfu, Pgy, Pcu y Pgr en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae

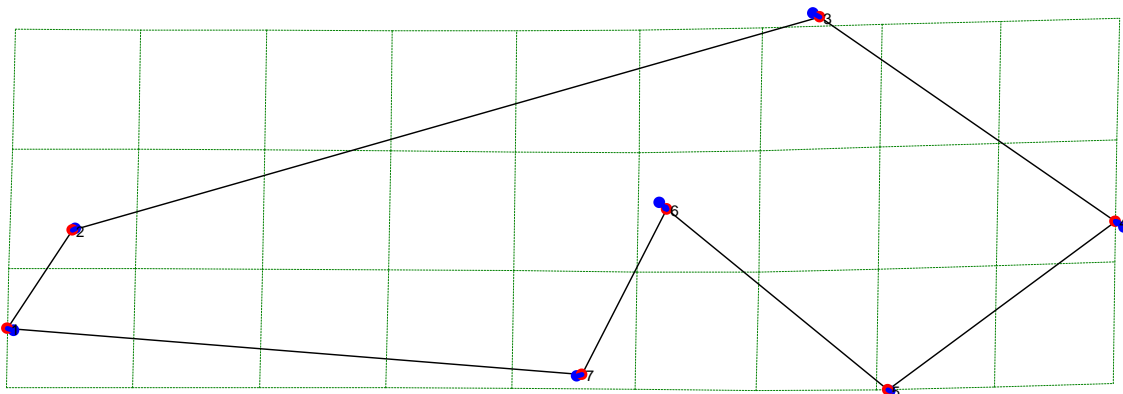


Figura 207. Estimación de la conformación Lateral generalizado para el ancestro de las especies de cánidos suramericanos Pve, Pfu, Pgy, Pcu y Pgr en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.

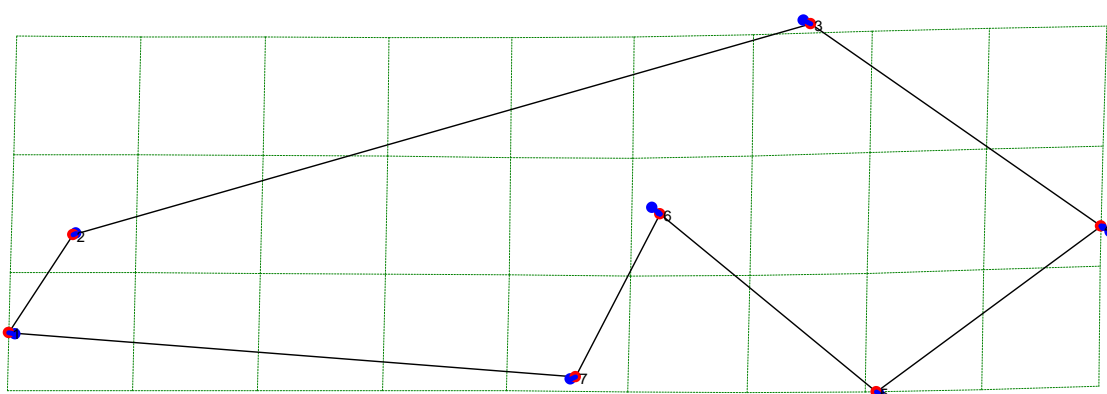


Figura 208. Estimación de la conformación Lateral generalizado para el ancestro de las especies de cánidos suramericanos Pfu, Pgy, Pcu y Pgr en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.

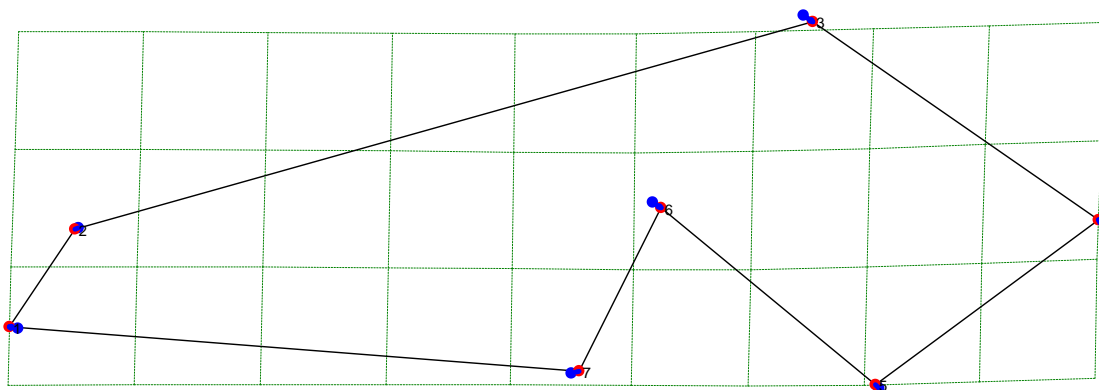


Figura 209. Estimación de la conformación Lateral generalizado para el ancestro de las especies de cánidos suramericanos Pgy, Pcu y Pgr en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.

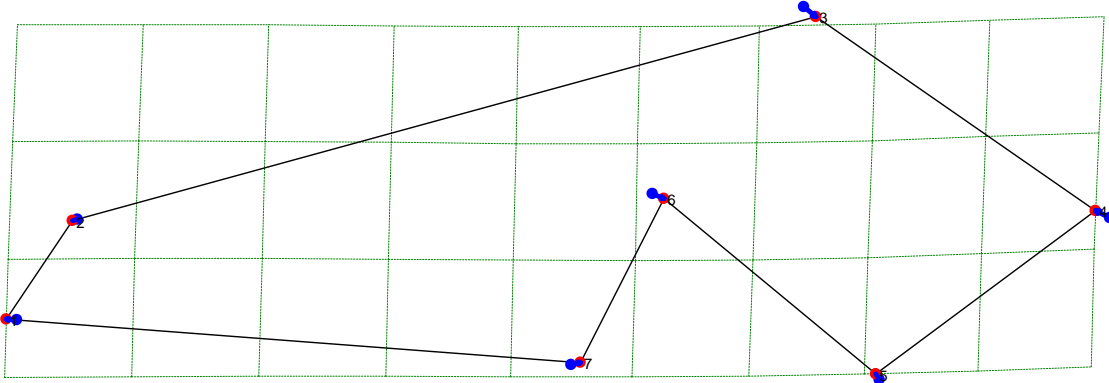
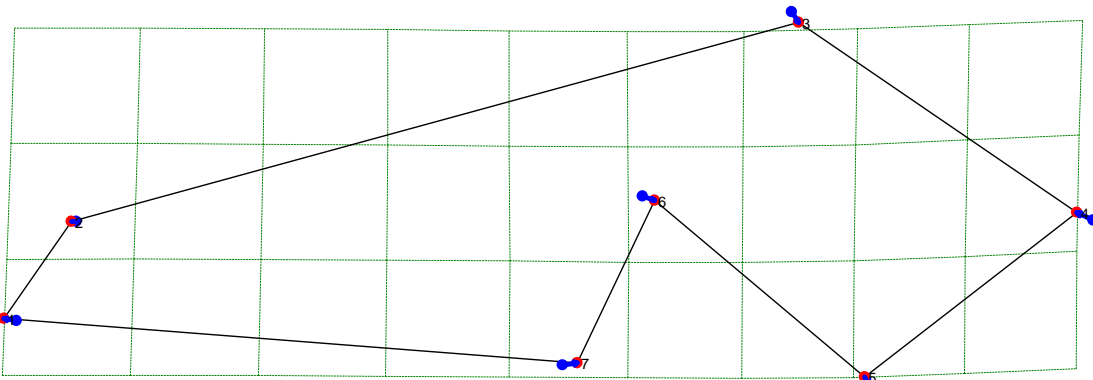
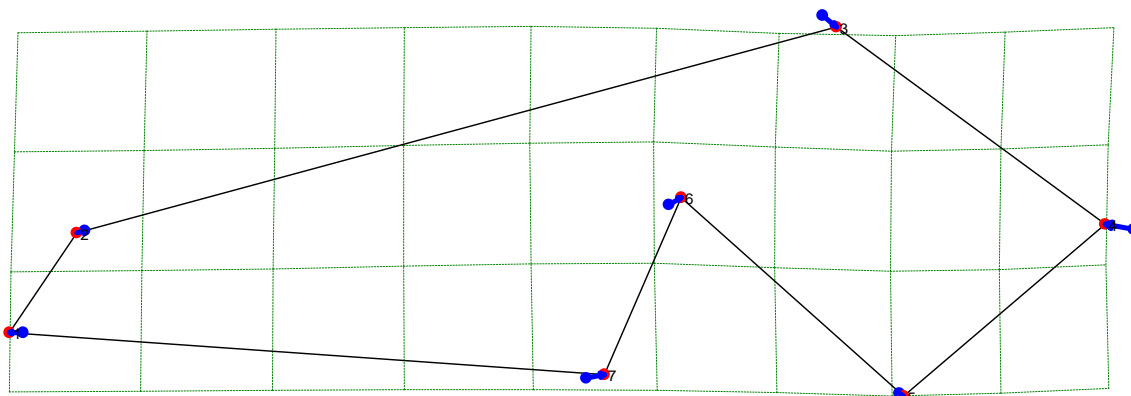


Figura 210. Estimación de la conformación Lateral generalizado para el ancestro de las especies de cánidos suramericanos Pcu y Pgr en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.



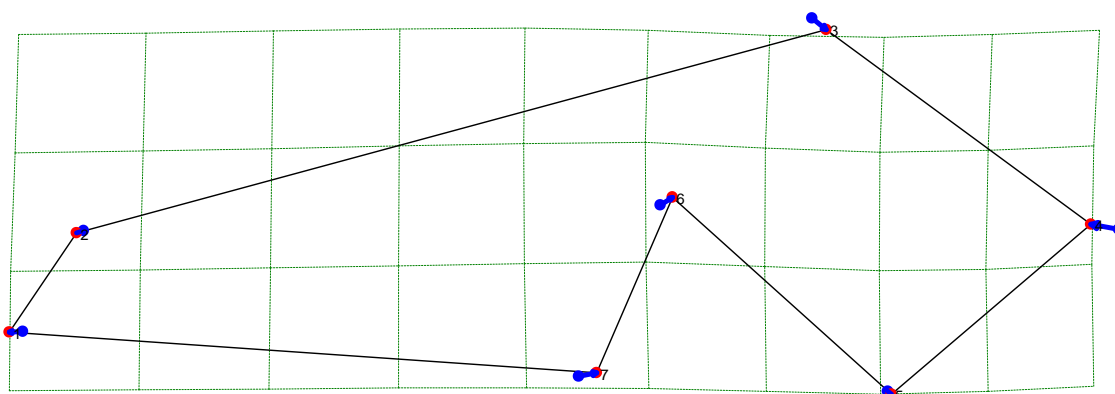
Para los nodos del 17 al 21 se detalla desplazamiento en todos los puntos, en el landmark 1 se observa un desplazamiento hacia la izquierda que se incrementa progresivamente desde el nodo 17 al 21, en el punto 2 se observa un movimiento hacia la izquierda incrementándose como el punto 1, con estos movimientos se visualiza un alargamiento del rostro del cráneo, en el landmark 3 se observa que se presenta un muy corto movimiento hacia abajo y a la derecha haciendo más comprimido el neurocraneo, en el punto 4 se nota un desplazamiento hacia la izquierda dando indicios del acortamiento hacia la parte de la sutura que une el occipital y parietal sobre la cresta nucal, el movimiento de los anteriores puntos se incrementa progresivamente desde el nodo 17 al 21. El landmark 5 se desplaza hacia arriba y a la izquierda, en el punto 6 hay un movimiento hacia abajo y a la derecha, estos movimientos podrían referir un acortamiento del arco zigomático, en el punto 7 se observa movimiento hacia la derecha incrementando la hilera de dientes, desplazamientos que tienen un incremento en forma progresiva desde el punto 17 al 21.

Figura 211. Estimación de la conformación Lateral generalizado para el ancestro de las especies de lobos Cme, Cal, Lpi, Sve, Csi, Cau, Cla y Clu en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.



En el nodo 23 se observa desplazamiento en la mayoría de los puntos, en el landmark 1 se observa un desplazamiento hacia la izquierda, en el punto 2 se observa un movimiento hacia abajo y a la izquierda, movimientos que evidencian un alargamiento y adelgazamiento del rostro del cráneo, en el landmark 3 se observa que se presenta un movimiento pronunciado hacia abajo que comprime fuertemente el neurocraneo, en el punto 4 se nota un desplazamiento marcado a la izquierda indicando un fuerte acortamiento hacia la parte de la sutura que une el occipital y parietal sobre la cresta nugal, el landmark 5 se desplaza hacia abajo, en el punto 9 hay un movimiento hacia arriba y a la derecha, estos movimientos podrían referir una forma más curvada del arco zigomático, en el punto 7 se observa movimiento hacia la derecha incrementando la hilera de dientes.

Figura 212. Estimación de la conformación Lateral generalizado para el ancestro de las especies de lobos Cal, Lpi, Sve, Csi, Cau, Cla y Clu en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.



En el nodo 24 se nota desplazamiento en todos los puntos, en el landmark 1 se observa un desplazamiento hacia la izquierda, en el punto 2 se observa un movimiento hacia abajo y a

la izquierda, movimientos que proyectan un alargamiento y adelgazamiento del rostro del cráneo, en el landmark 3 se observa que se presenta un movimiento pronunciado hacia abajo comprimiendo el neurocraneo, en el punto 4 se nota un desplazamiento marcado a la izquierda indicando un fuerte acortamiento hacia la parte de la sutura que une el occipital y parietal sobre la cresta nugal, el landmark 5 muestra un leve desplazamiento hacia abajo, en el punto 6 hay un movimiento hacia arriba y a la derecha estos movimientos podrían referir una forma más curvada del arco zigomático, en el punto 7 se observa movimiento hacia la derecha incrementando la hilera de dientes.

Figura 213. Estimación de la conformación Lateral generalizado para el ancestro de las especies de lobos Csi, Cau, Cla y Clu en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.

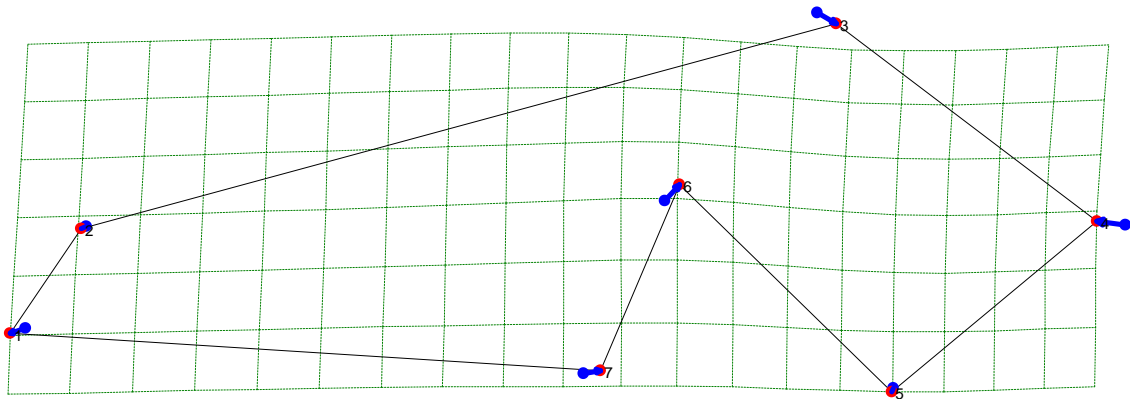
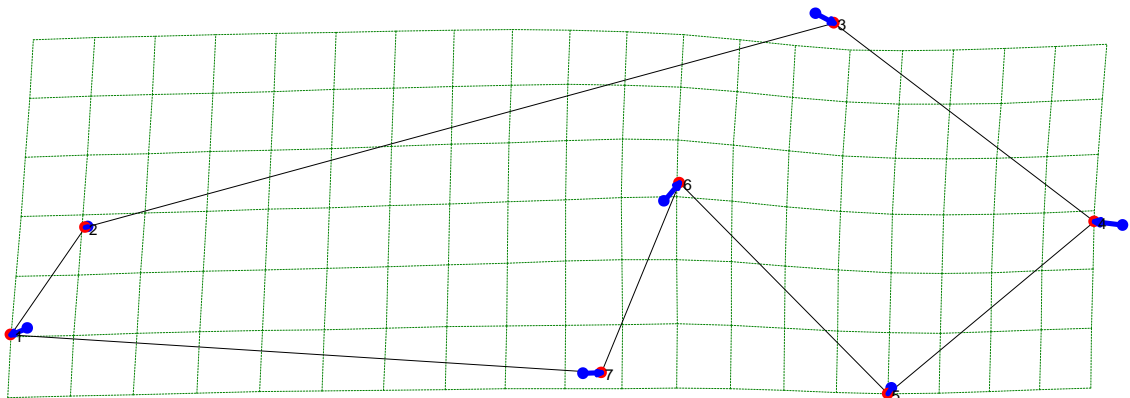


Figura 214. Estimación de la conformación Lateral generalizado para el ancestro de las especies de lobos Cau, Cla y Clu en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.



Para los nodos del 27 y 28 se observa desplazamiento en todos los puntos, en el landmark 1 se observa un desplazamiento hacia la izquierda, en el punto 2 se observa un leve movimiento hacia la izquierda, observándose un alargamiento del rostro del cráneo, en el landmark 3 se observa un movimiento hacia abajo y a la derecha presentando una reducción

en la bóveda del neurocraneo, en el punto 4 se nota un desplazamiento marcado hacia la izquierda indicando un fuerte acortamiento hacia la parte de la sutura que une el occipital y parietal sobre la cresta nuchal reduciendo el tamaño de la bóveda craneal, el landmark 5 tiene un desplazamiento hacia abajo, mientras que el punto 6 presenta un marcado movimiento hacia arriba y a la derecha, estos movimientos podrían referir un agrandamiento y curvado del arco zigomático, en el punto 7 se presenta un marcado movimiento hacia la derecha lo que muestra un incremento en la superficie dental.

Anexo 6. Análisis de los nodos reconstruidos para la vista Lateral parcial 1

Se mostraran los nodos restantes reconstruidos para la vista lateral parcial 1, se utilizaron seis landmarks. Las figuras muestran para cada landmark dos puntos sobrepuestos, uno de color azul que me indica el lugar de ubicación del landmark para el ancestro común de los cánidos de la subfamilia Caninae o punto de referencia, mientras que el punto de color rojo es la ubicación del landmark del nuevo nodo reconstruido o punto de comparación, quien me muestra el desplazamiento del punto con respecto al ancestral.

Figura 215. Estimación de la conformación Lateral parcial 1 para el ancestro de los clados Vulpini y Canini y comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae. No hay desplazamientos de los landmarks del nodo 2 (color rojo), frente a los del ancestro (color azul), indicando que las dos conformaciones tienden a ser muy similares.

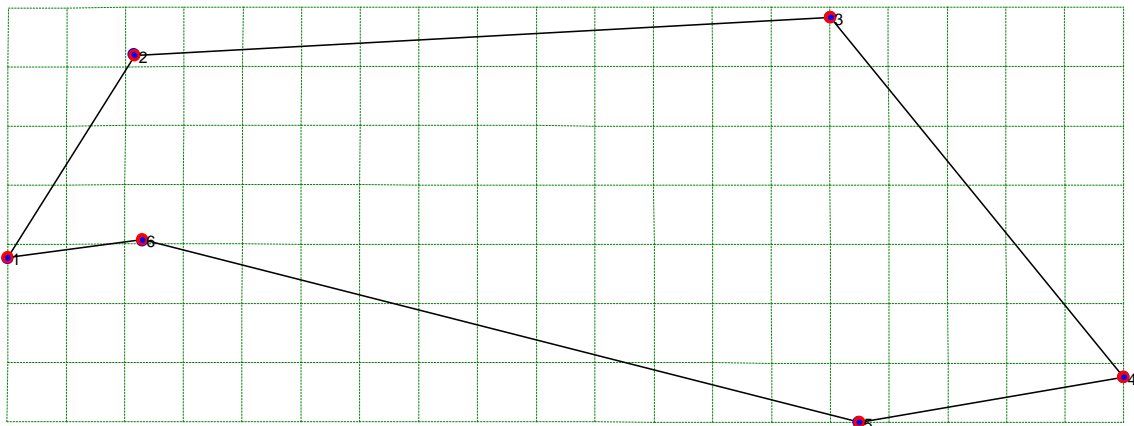
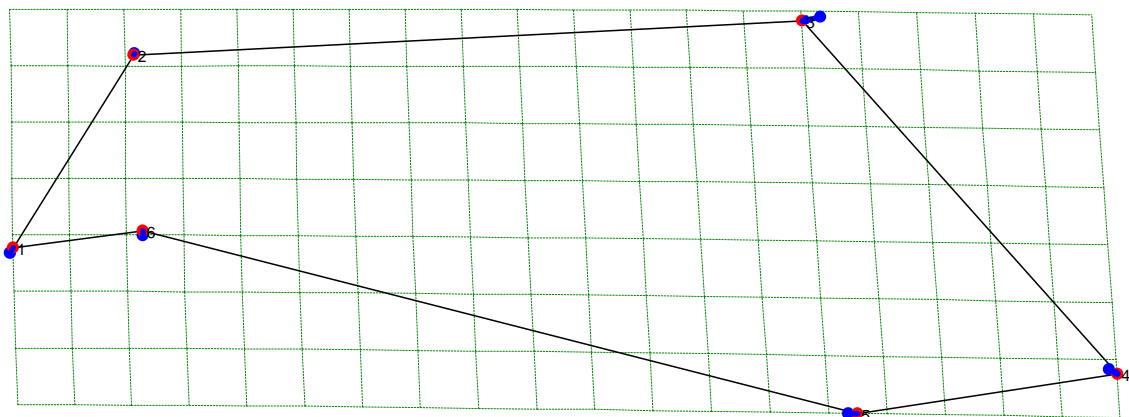


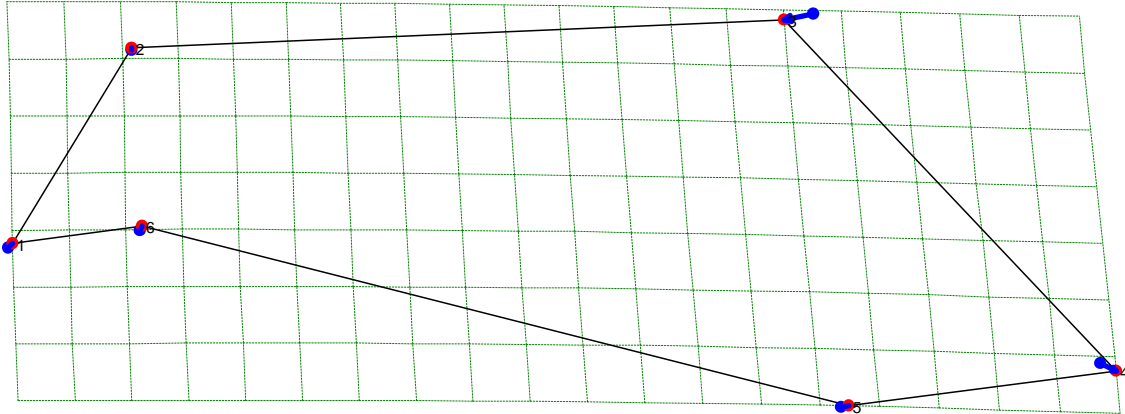
Figura 216. Estimación de la conformación Lateral parcial 1 para el ancestro del clado Vulpini y las especies Ome y Uci en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.



En el nodo 3 se observa desplazamiento en algunos puntos, en el landmark 1 se observa un pequeño desplazamiento hacia arriba en dirección hacia el punto 2 quien no presenta movimiento, con estos movimientos se visualiza un adelgazamiento del rostro del cráneo, hipótesis que se ratifica con el leve desplazamiento del punto 6 hacia arriba, el punto 3 se

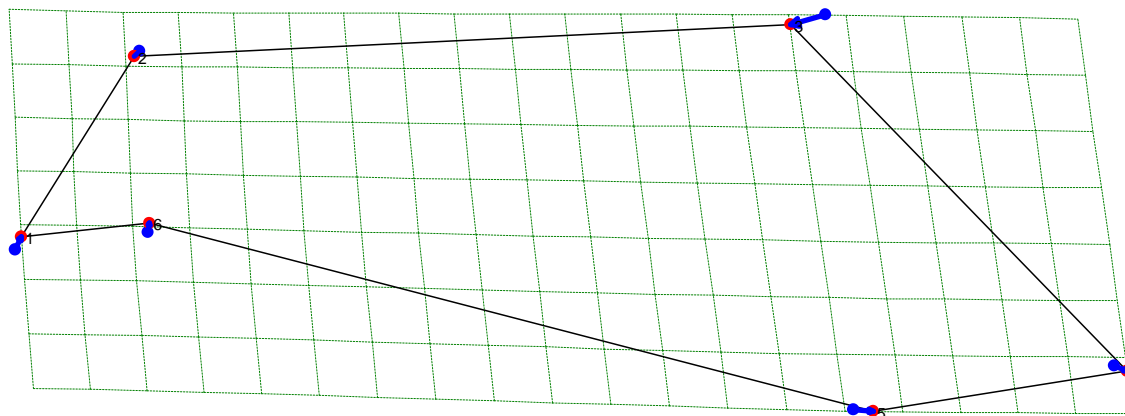
desplaza hacia la izquierda, para los puntos 4 y 5 se observa un movimiento hacia la derecha que correspondería a un incremento en la superficie molar.

Figura 217. Estimación de la conformación Lateral parcial 1 para el ancestro de las especies Ome y Uci en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.



En el nodo 4 se observa desplazamiento de todos los puntos, en el landmark 1 se observa un desplazamiento hacia arriba y a la derecha, en el punto 2 se presenta un leve movimiento hacia arriba, con estos movimientos se visualiza un acortamiento y adelgazamiento del rostro del cráneo, hipótesis que se ratifica con el leve desplazamiento del punto 6 hacia arriba y a la derecha y con el landmark 3 que se dirige hacia abajo y a la izquierda, en el punto 4 se observan movimientos hacia abajo y a la derecha, mientras que el 5 se desplaza hacia la derecha, movimientos que corresponderían de un incremento en la superficie molar.

Figura 218. Estimación de la conformación Lateral parcial 1 para el ancestro de las especies indomalayas y afrotropicales del clado Vulpini Vch, Vpa, Vru y Vze en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.



Para el nodo 7 se observa desplazamiento de todos los puntos, en el landmark 1 se observa un desplazamiento hacia arriba y a la derecha que se incrementa progresivamente desde el

nodo 5 al 7, en el punto 2 se observa un movimiento hacia abajo y a la izquierda proyectándose un alargamiento y adelgazamiento del rostro del cráneo, hipótesis que se ratifica con el leve desplazamiento del punto 6 hacia arriba y con el landmark 3 que se desplaza hacia abajo y a la izquierda quien se incrementa progresivamente desde el nodo 5 al 7, para los puntos 4 y 5 se observan un marcado movimiento hacia la derecha que correspondería a un incremento en la superficie molar.

Figura 219. Estimación de la conformación Lateral parcial 1 para el ancestro de las especies holárticas del clado Vulpini Vla, Vfe, Vma y Vve en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.

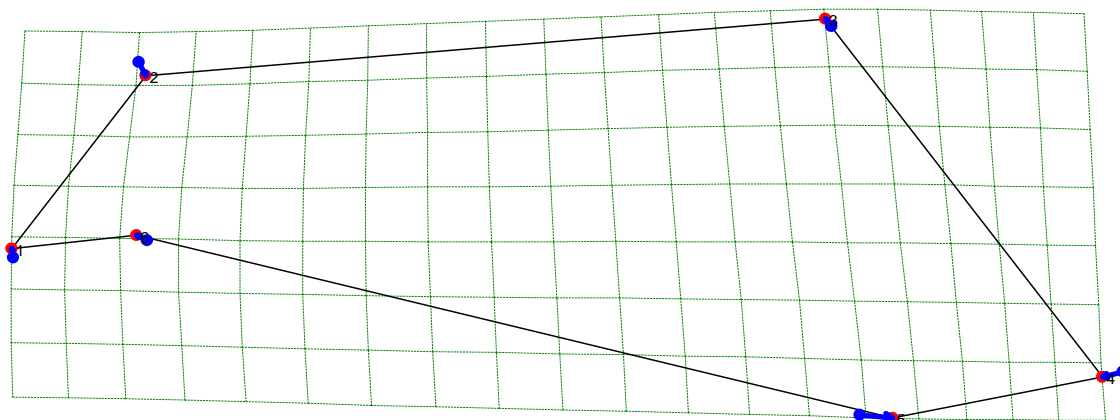
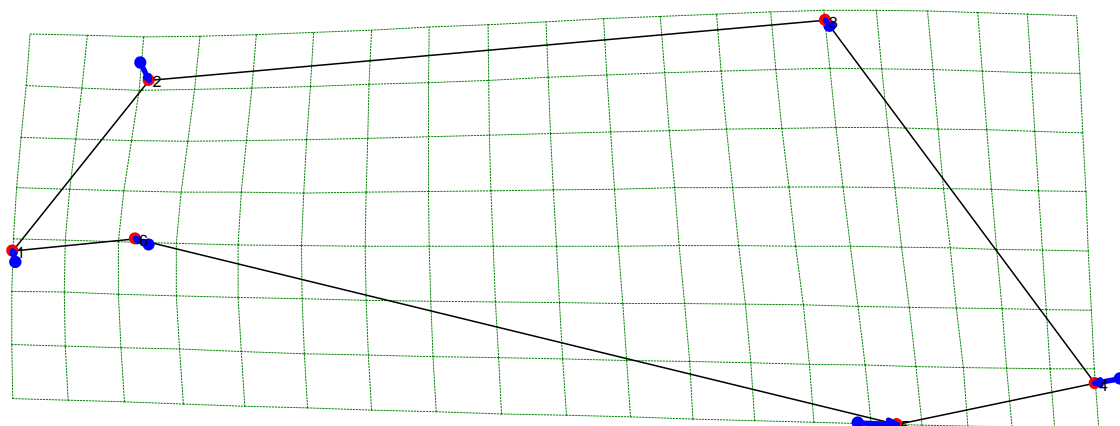


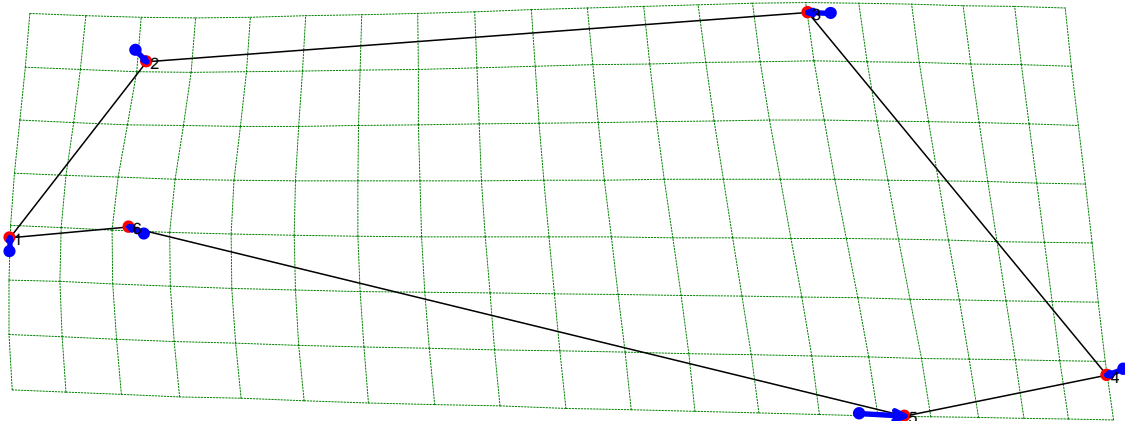
Figura 220. Estimación de la conformación Lateral parcial 1 para el ancestro de las especies holárticas del clado Vulpini Vfe, Vma y Vve en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.



Para los nodos del 10 y 11 se observa desplazamiento en todos los landmarks, en el landmark 1 se observa desplazamiento hacia arriba y a la izquierda, en el punto 2 se presenta movimiento hacia abajo y a la derecha, estos movimientos proyectan un alargamiento y adelgazamiento del rostro del cráneo, hipótesis que se ratifica con el desplazamiento del punto 6 hacia arriba y a la izquierda, el landmark 3 presenta un leve desplazamiento hacia arriba, en el punto 4 se presenta un movimiento hacia la derecha mientras que el punto 5 se observa un desplazamiento hacia la derecha, lo que

correspondería a un incremento en la superficie dental pero más por un mayor incremento en el tamaño del cuarto premolar o diente carnacial.

Figura 221. Estimación de la conformación Lateral parcial 1 para el ancestro de las especies holárticas del clado Vulpini Vma y Vve en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.



En el nodo 12 se visualiza desplazamiento en todos los landmarks, en el landmark 1 se observa un desplazamiento hacia arriba, en el punto 2 se presenta movimiento hacia abajo y a la derecha, estos movimientos proyectan un alargamiento y adelgazamiento del rostro del cráneo, hipótesis que se ratifica con el desplazamiento del punto 6 hacia arriba y a la izquierda, el landmark 3 presenta desplazamiento hacia la izquierda, en el punto 4 se presenta un movimiento hacia la derecha, mientras que el punto 5 se observa un desplazamiento hacia la derecha, lo que correspondería a un incremento en la superficie dental pero más por un mayor incremento en el tamaño del cuarto premolar o diente carnacial.

Figura 222. Estimación de la conformación Lateral parcial 1 para el ancestro de las especies de cánidos suramericanos Ami, Cth, Pse, Pve, Pfu, Pgy, Pcu y Pgr en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.

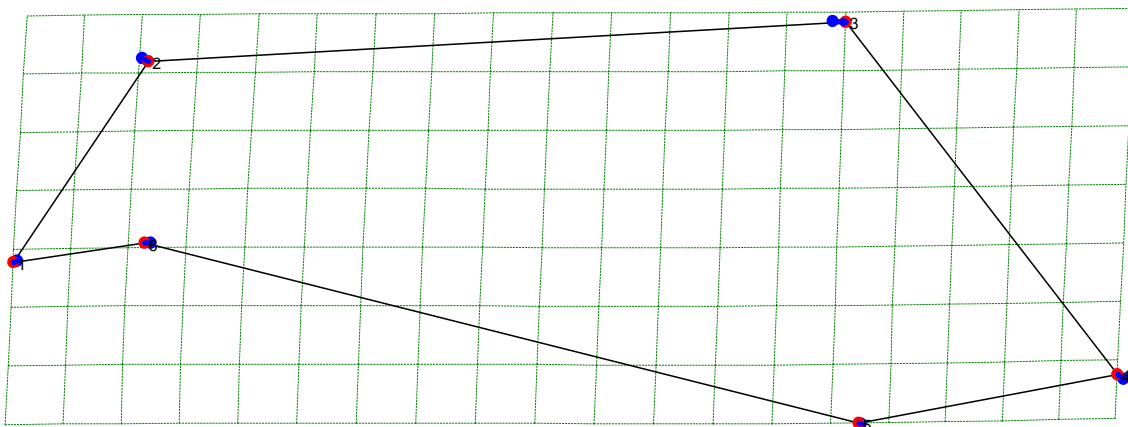
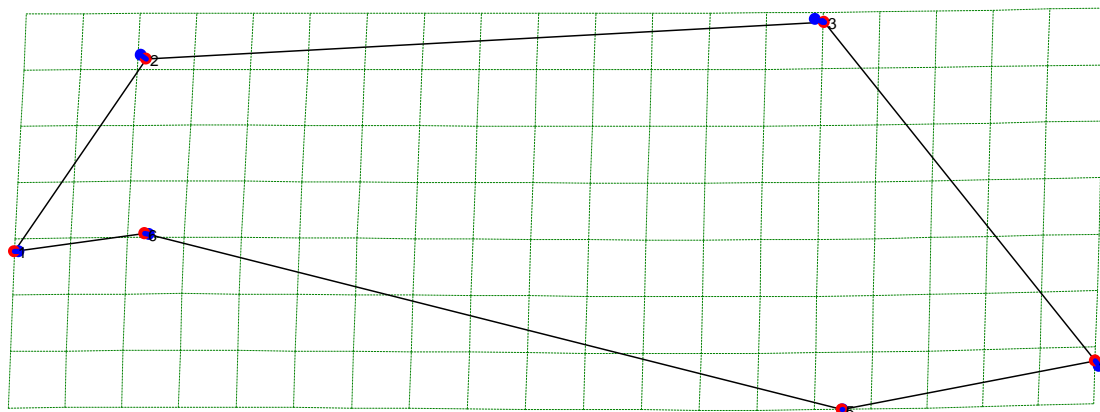


Figura 223. Estimación de la conformación Lateral parcial 1 para el ancestro de las especies de cánidos suramericanos Cth, Pse, Pve, Pfu, Pgy, Pcu y Pgr en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.



Para los nodos del 15 y 16 se nota desplazamiento en todos los puntos, en el landmark 1 se observa un desplazamiento hacia la izquierda, en el punto 2 se presenta movimiento hacia abajo y a la derecha, movimientos que proyectan un alargamiento y adelgazamiento del rostro del cráneo, hipótesis que se ratifica con el desplazamiento del punto 6 hacia la izquierda y el landmark 3 se desplaza hacia la derecha, en el punto 4 se observa un movimiento hacia arriba y a la derecha mientras que el punto 5 no presenta desplazamiento.

Figura 224. Estimación de la conformación Lateral parcial 1 para el ancestro de las especies de cánidos suramericanos Pse, Pve, Pfu, Pgy, Pcu y Pgr en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.

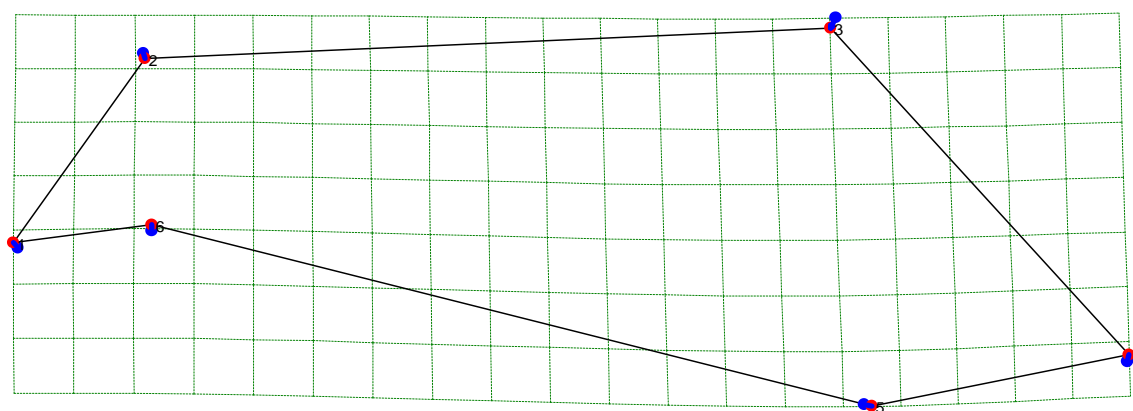


Figura 225. Estimación de la conformación Lateral parcial 1 para el ancestro de las especies de cánidos suramericanos Pve, Pfu, Pgy, Pcu y Pgr en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.

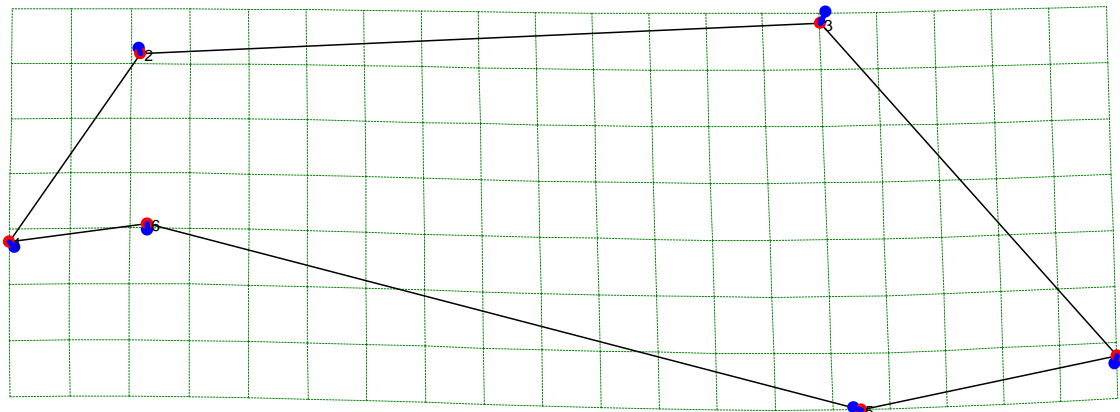


Figura 226. Estimación de la conformación Lateral parcial 1 para el ancestro de las especies de cánidos suramericanos Pfu, Pgy, Pcu y Pgr en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.

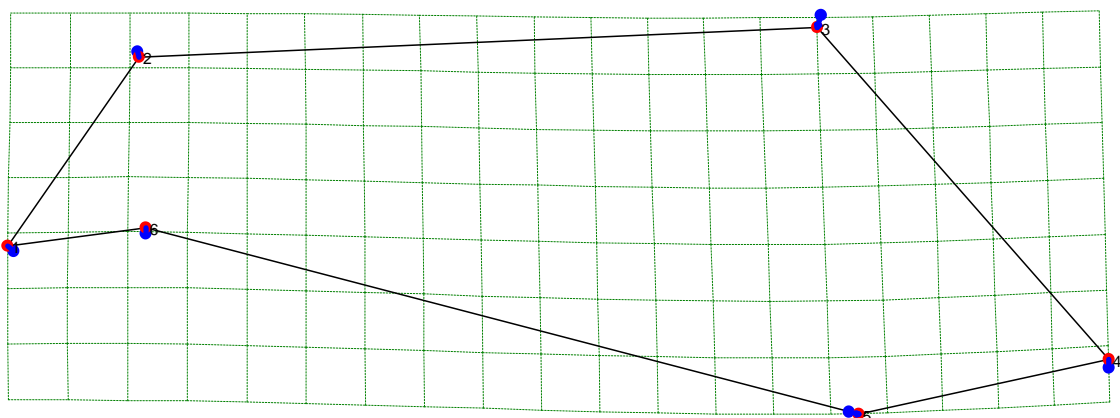


Figura 227. Estimación de la conformación Lateral parcial 1 para el ancestro de las especies de cánidos suramericanos Pgy, Pcu y Pgr en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.

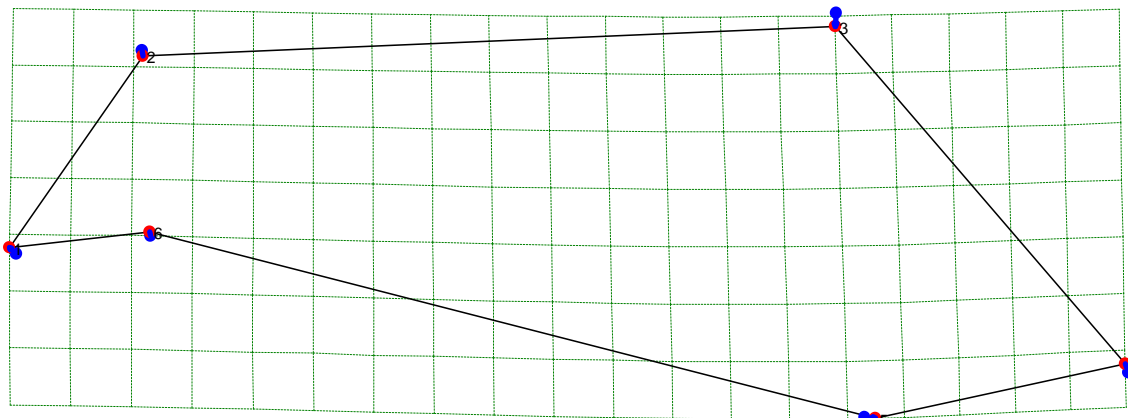
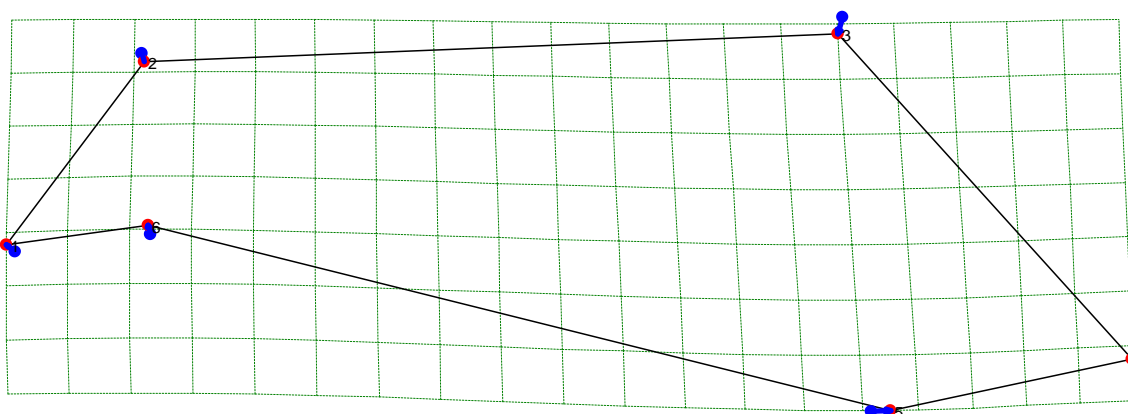


Figura 228. Estimación de la conformación Lateral parcial 1 para el ancestro de las especies de cánidos suramericanos Pcu y Pgr en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.



Para los nodos del 17 al 21 se observa desplazamiento en todos los puntos, en el landmark 1 se observa un desplazamiento hacia la izquierda que se incrementa progresivamente desde el nodo 17 al 21, en el punto 2 se observa un movimiento hacia abajo incrementándose como el punto 1, con estos movimientos se nota un alargamiento y adelgazamiento del rostro en el cráneo, hipótesis que se ratifica con el desplazamiento del punto 6 hacia arriba y el punto 3 que presenta un movimiento hacia abajo y se incrementa, como los puntos anteriores, en el punto 4 se presenta un movimiento hacia arriba, mientras que el punto 5 se mueve hacia la derecha incrementando la hilera de dientes, estos desplazamientos tienen un incremento en forma progresiva desde el punto 17 al 21.

Figura 229. Estimación de la conformación Lateral parcial 1 para el ancestro de las especies de lobos Cme, Cal, Lpi, Sve, Csi, Cau, Cla y Clu en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.

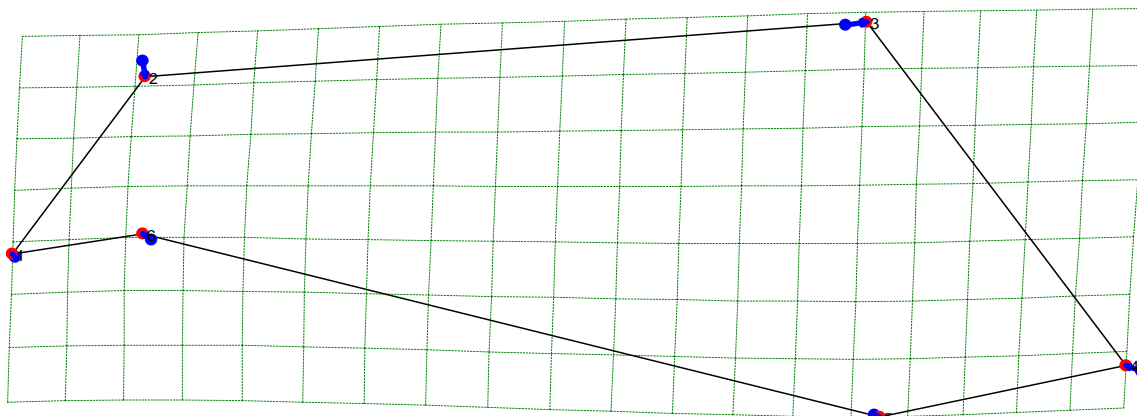
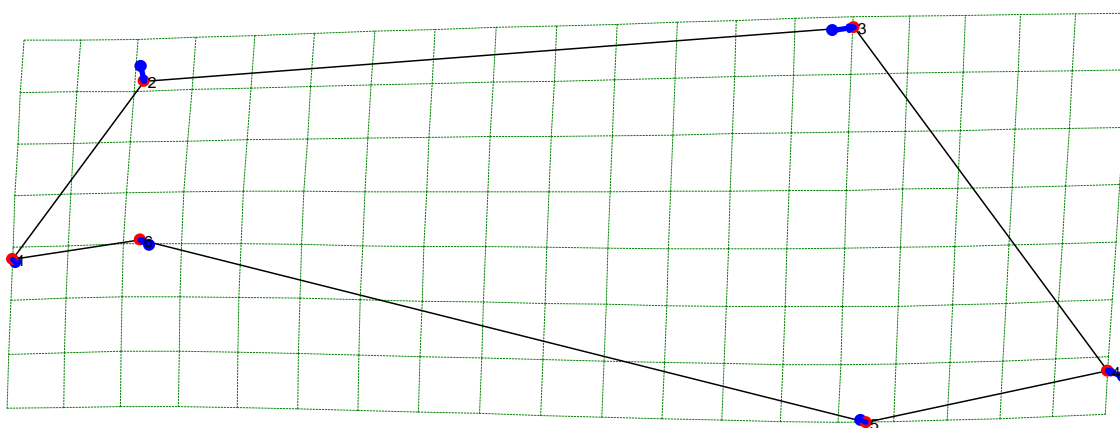


Figura 230. Estimación de la conformación Lateral parcial 1 para el ancestro de las especies de lobos Cal, Lpi, Sve, Csi, Cau, Cla y Clu en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.



Para los nodos 23 y 24 se observa desplazamientos en todos los puntos, en el landmark 1 se observa un desplazamiento hacia la izquierda hacia arriba y a la izquierda, en el punto 2 se observa un movimiento hacia abajo, con estos movimientos se visualiza un alargamiento y adelgazamiento más pronunciado del rostro en el cráneo, hipótesis que se ratifica con el desplazamiento del punto 6 hacia arriba y a la izquierda, el punto 3 se desplaza fuertemente hacia arriba y a la derecha ampliando la región del rostro que se encuentra sobre el diente carnasial, en el punto 4 se observa un desplazamiento hacia arriba y a la derecha mostrando un acortamiento de la superficie molar, pero al contrario de lo que muestra el punto 5 una pequeña ampliación de los dientes premolares y posiblemente influenciados por el diente carnasial.

Figura 231. Estimación de la conformación Lateral parcial 1 para el ancestro de las especies de lobos Csi, Cau, Cla y Clu en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.

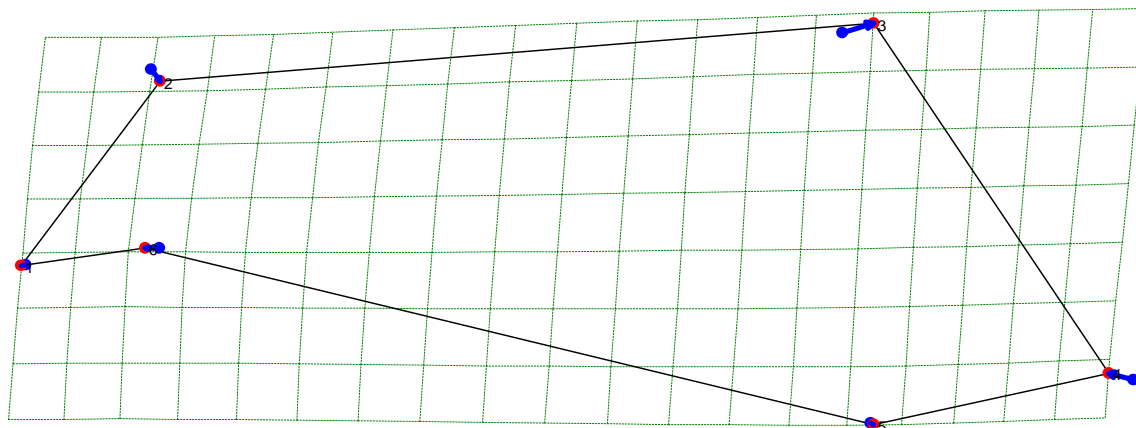
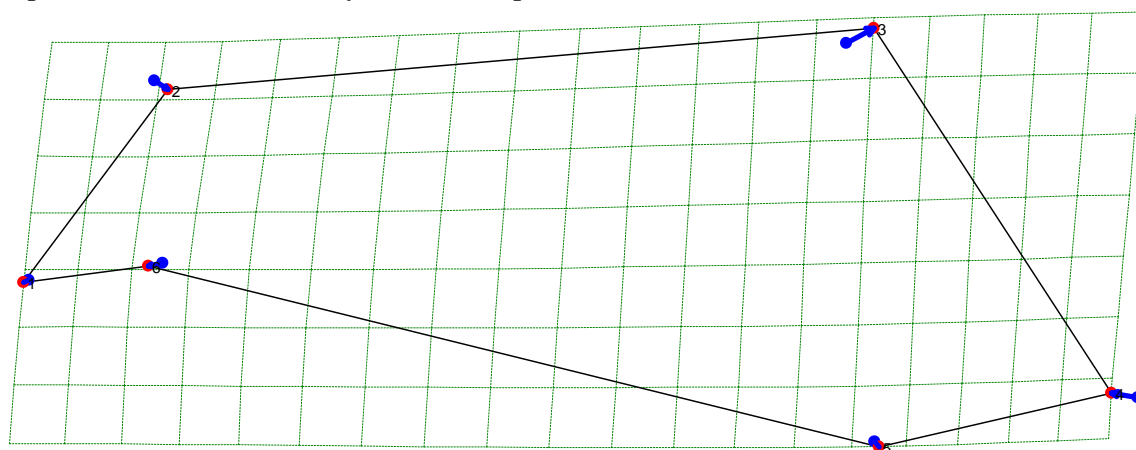


Figura 232. Estimación de la conformación Lateral parcial 1 para el ancestro de las especies de lobos Cau, Cla y Clu en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.



Para los nodos del 27 y 28 se observa desplazamiento en todos los puntos, en el landmark 1 se observa un desplazamiento hacia la izquierda, en el punto 2 se observa un movimiento hacia abajo y a la derecha, en el punto 6 se observa un movimiento hacia la izquierda, en estos desplazamientos se observa un adelgazamiento y alargamiento del rostro en el cráneo, el punto 3 se desplaza fuertemente hacia arriba y a la derecha ampliando la región del rostro que se encuentra sobre el diente carnasial, en el punto 4 se observa un desplazamiento hacia la izquierda y en el punto 5 se presenta un marcado movimiento hacia abajo y la derecha, lo que muestra una pérdida de la superficie molar o reducción de los molares y ampliación de la dentadura premolar influenciada por el diente carnasial.

Anexo 7. Análisis de los nodos reconstruidos para la vista Lateral parcial 2

Se mostraran los nodos restantes reconstruidos para la vista lateral parcial 2, se utilizaron seis landmarks. Las figuras muestran para cada landmark dos puntos sobrepuestos, uno de color azul que me indica el lugar de ubicación del landmark para el ancestro común de los cánidos de la subfamilia Caninae o punto de referencia, mientras que el punto de color rojo es la ubicación del landmark del nuevo nodo reconstruido o punto de comparación, quien me muestra el desplazamiento del punto con respecto al ancestral.

Figura 233. Estimación de la conformación Lateral parcial 2 para el ancestro de los clados Vulpini y Canini y comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae. No hay desplazamientos de los landmarks del nodo 2 (color rojo), frente a los del ancestro (color azul), indicando que las dos conformaciones tienden a ser muy similares.

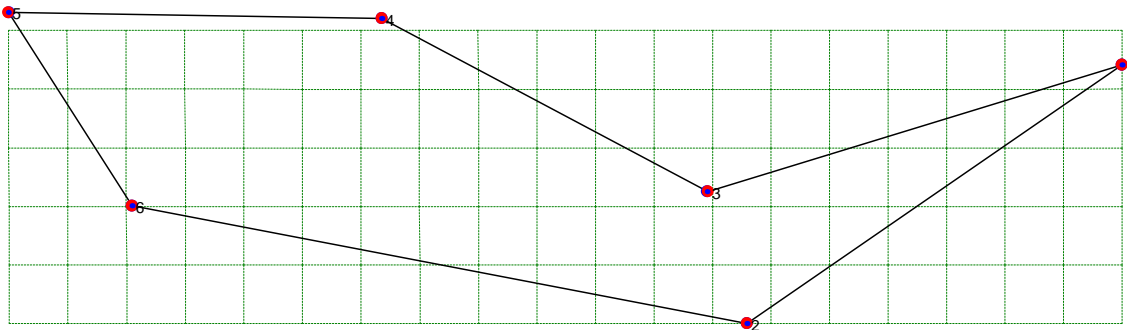
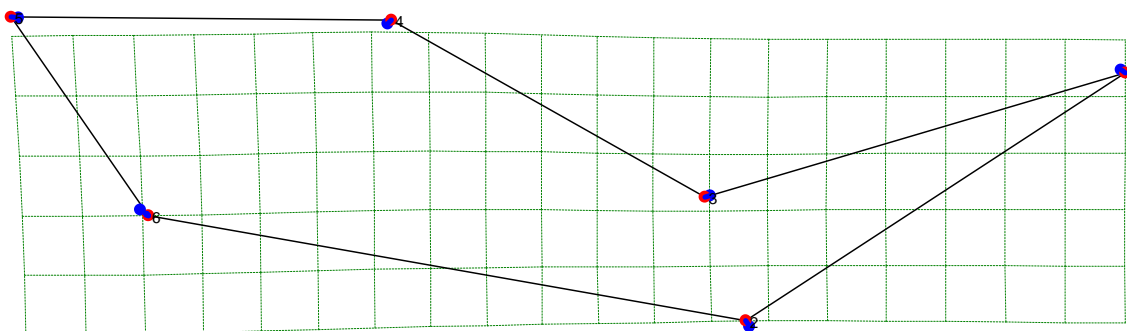
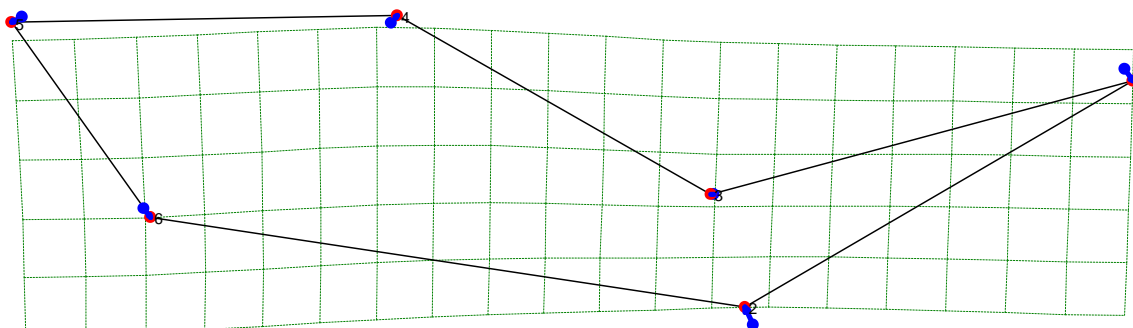


Figura 234. Estimación de la conformación Lateral parcial 2 para el ancestro del clado Vulpini y las especies Ome y Uci en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.



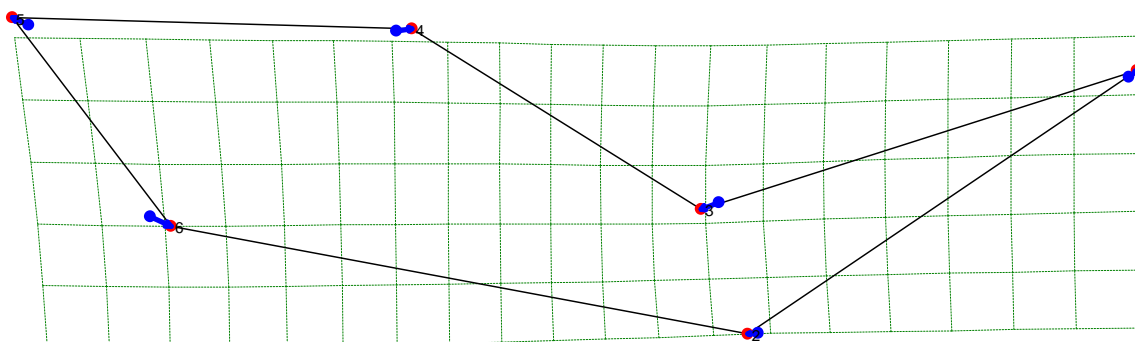
En el nodo 3 se observa desplazamiento en algunos puntos, en el landmark 1 se observa un desplazamiento hacia abajo y a la derecha dando indicios de un alargamiento hacia la parte de la sutura que une el occipital y parietal sobre la cresta nugal, el landmark 2 se desplaza hacia arriba, el punto 3 se mueve hacia abajo y a la izquierda, en el punto 4 hay un leve movimiento hacia arriba, mientras que el punto 5 se desplaza hacia la izquierda, finalmente el punto 6 hace un movimiento hacia abajo, estos movimientos podrían referir un alargamiento y adelgazamiento del arco zigomático haciéndolo menos resistente a tensiones fuertes.

Figura 235. Estimación de la conformación Lateral parcial 2 para el ancestro de las especies Ome y Uci en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.



En el nodo 4 se visualiza desplazamiento de todos los puntos, en el landmark 1 se nota un desplazamiento hacia abajo y a la derecha, dando indicios de un alargamiento hacia la parte de la sutura que une el occipital y parietal sobre la cresta nugal, el landmark 2 se desplaza hacia arriba, el punto 3 se mueve hacia abajo y a la izquierda, en el punto 4 hay un leve movimiento hacia arriba, mientras que el punto 5 se desplaza hacia abajo y a la izquierda, finalmente el punto 6 hace un movimiento hacia abajo, estos movimientos podrían referir un alargamiento y adelgazamiento del arco zigomático.

Figura 236. Estimación de la conformación Lateral parcial 2 para el ancestro de las especies indomalayas y afrotropicales del clado Vulpini Vch, Vpa, Vru y Vze en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.



En el nodo 7 se observa desplazamiento en todos los puntos, en el landmark 1 se observa un desplazamiento hacia arriba dando indicios de pequeño acortamiento hacia la parte de la sutura que une el occipital y parietal sobre la cresta nugal, el landmark 2 se desplaza hacia la izquierda, el punto 3 se mueve hacia la izquierda, en el punto 4 hay un leve movimiento hacia la derecha, mientras que el punto 5 se desplaza hacia la izquierda, finalmente el punto 6 hace un movimiento hacia abajo y a la derecha, estos movimientos podrían referir un alargamiento y curvado el arco zigomático.

Figura 237. Estimación de la conformación Lateral parcial 2 para el ancestro de las especies holárticas del clado Vulpini V1a, Vfe, Vma y Vve en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.

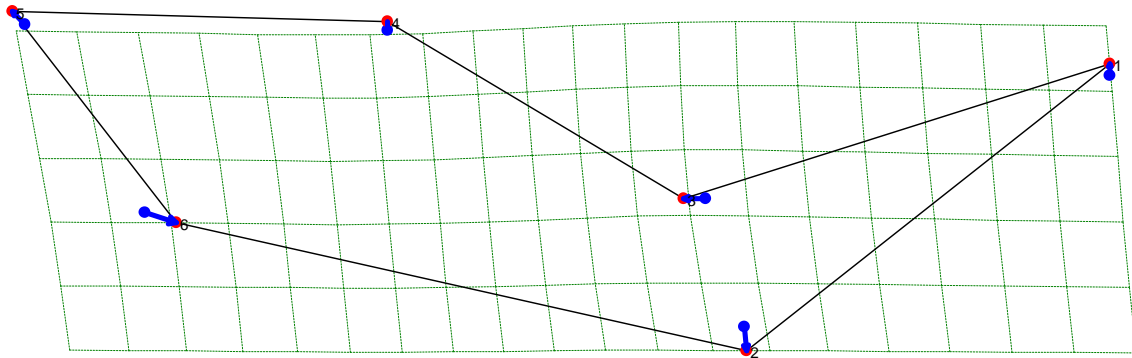
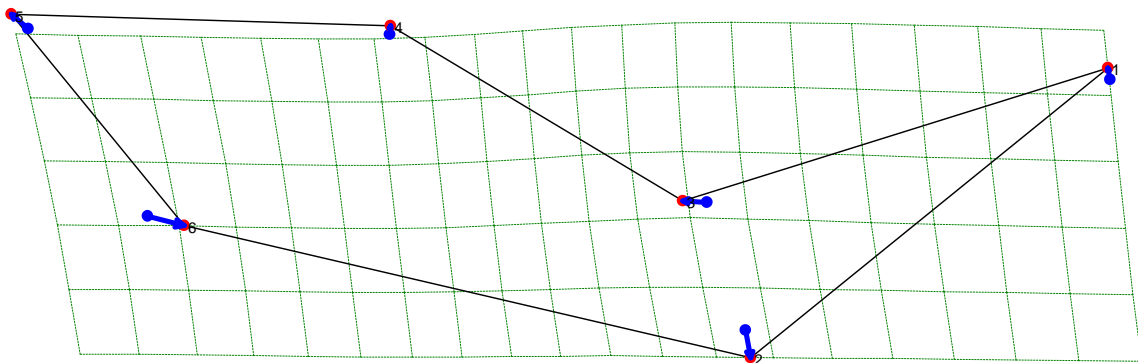
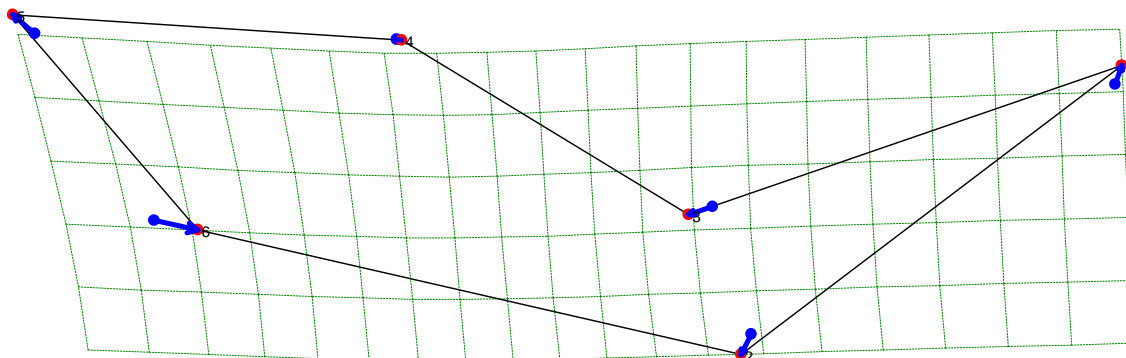


Figura 238. Estimación de la conformación Lateral parcial 2 para el ancestro de las especies holárticas del clado Vulpini Vfe, Vma y Vve en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.



Para los nodos del 10 y 11 se visualiza desplazamiento en todos los landmarks, en el landmark 1 se observa un desplazamiento hacia arriba y a la izquierda dando indicios del acortamiento hacia la parte de la sutura que une el occipital y parietal sobre la cresta nugal, el landmark 2 se desplaza hacia abajo, el punto 3 se mueve hacia arriba y a la izquierda, en el punto 4 hay un movimiento hacia arriba, mientras que el punto 5 se desplaza hacia arriba y a la izquierda, finalmente el punto 6 hace un movimiento hacia la derecha, estos movimientos podrían referir un acortamiento, curvado y engrosamiento del arco zigomático.

Figura 239. Estimación de la conformación Lateral parcial 2 para el ancestro de las especies holárticas del clado Vulpini Vma y Vve en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.



En el nodo 12 se observa desplazamiento en todos los landmarks, en el landmark 1 se observa un desplazamiento hacia arriba y a la izquierda dando indicios del acortamiento hacia la parte de la sutura que une el occipital y parietal sobre la cresta nupal, el landmark 2 se desplaza hacia abajo y a la izquierda, el punto 3 se mueve hacia la izquierda, en el punto 4 hay un movimiento hacia la derecha, mientras que el punto 5 se desplaza hacia arriba, finalmente el punto 6 hace un movimiento hacia la derecha, estos movimientos podrían referir un acortamiento, curvado y engrosamiento del arco zigomático.

Figura 240. Estimación de la conformación Lateral parcial 2 para el ancestro de las especies de cánidos suramericanos Ami, Cth, Pse, Pve, Pfu, Pgy, Pcu y Pgr en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.

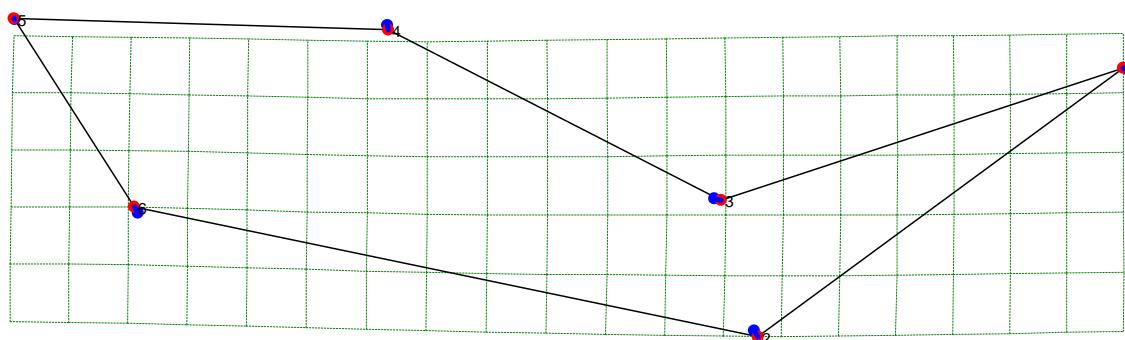
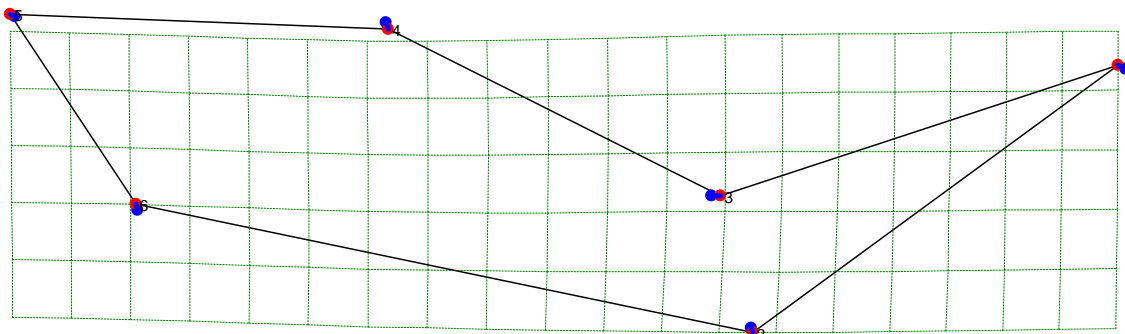


Figura 241. Estimación de la conformación Lateral parcial 2 para el ancestro de las especies de cánidos suramericanos Cth, Pse, Pve, Pfu, Pgy, Pcu y Pgr en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.



Para los nodos del 15 y 16 se nota desplazamiento en todos los puntos, en el landmark 1 se observa un desplazamiento hacia arriba y a la izquierda dando indicios del acortamiento hacia la parte de la sutura que une el occipital y parietal sobre la cresta nucal, el landmark 2 presenta leve desplazamiento, el punto 3 se mueve hacia la derecha, en el punto 4 hay un movimiento hacia abajo, mientras que el punto 5 se desplaza hacia la derecha, finalmente el punto 6 hace un movimiento hacia arriba y a la derecha, estos movimientos podrían referir un acortamiento, curvado y adelgazamiento del arco zigomático.

Figura 242. Estimación de la conformación Lateral parcial 2 para el ancestro de las especies de cánidos suramericanos Pse, Pve, Pfu, Pgy, Pcu y Pgr en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.

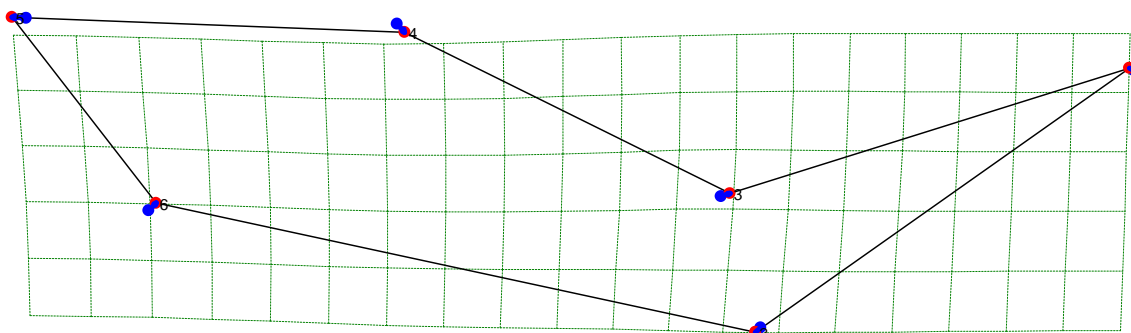


Figura 243. Estimación de la conformación Lateral parcial 2 para el ancestro de las especies de cánidos suramericanos Pve, Pfu, Pgy, Pcu y Pgr en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.

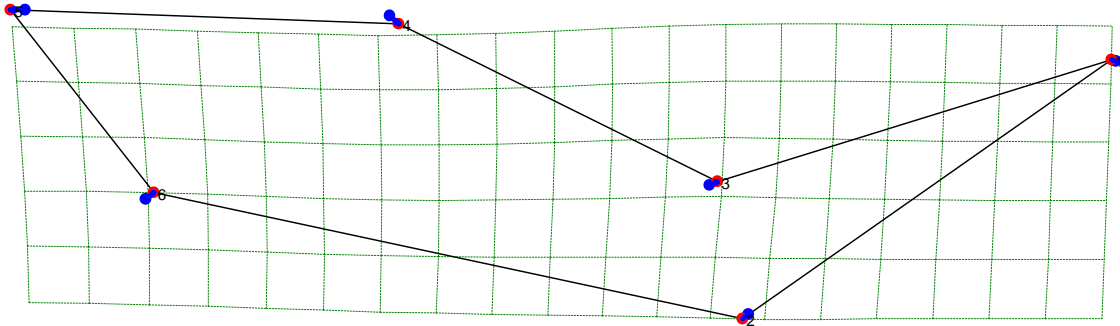


Figura 244. Estimación de la conformación Lateral parcial 2 para el ancestro de las especies de cánidos suramericanos Pfu, Pgy, Pcu y Pgr en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.

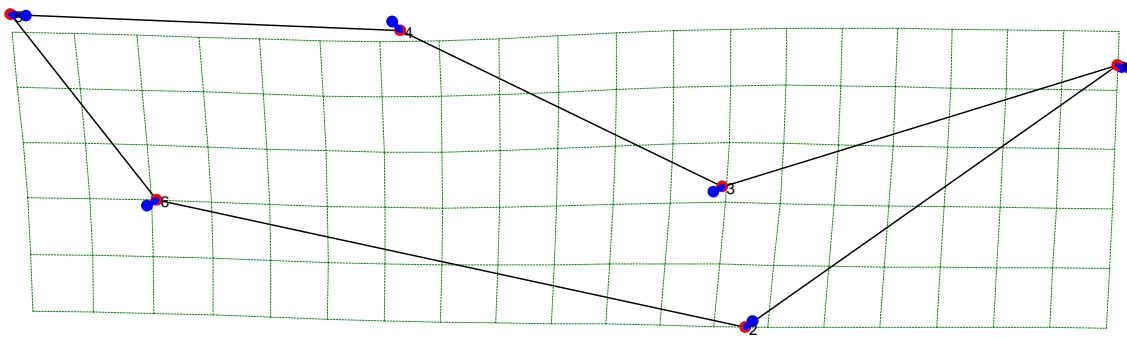


Figura 245. Estimación de la conformación Lateral parcial 2 para el ancestro de las especies de cánidos suramericanos Pgy, Pcu y Pgr en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.

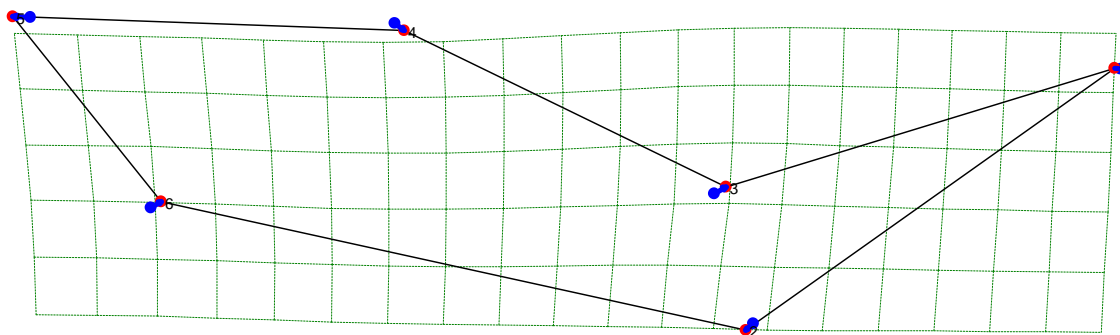
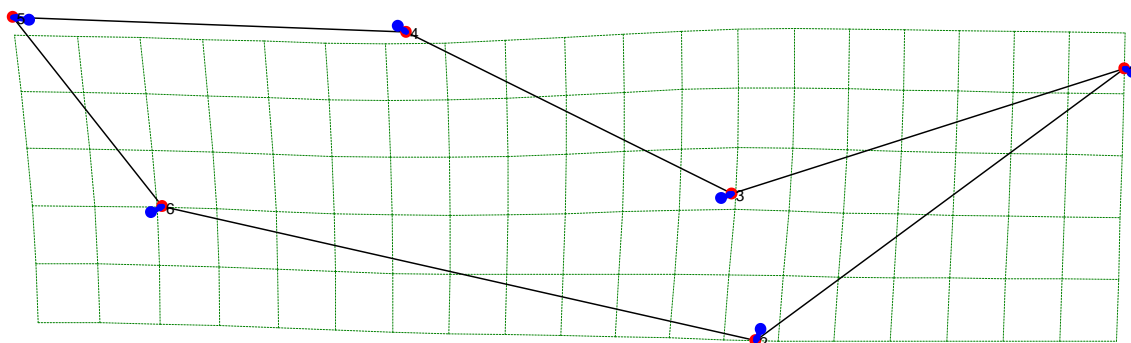
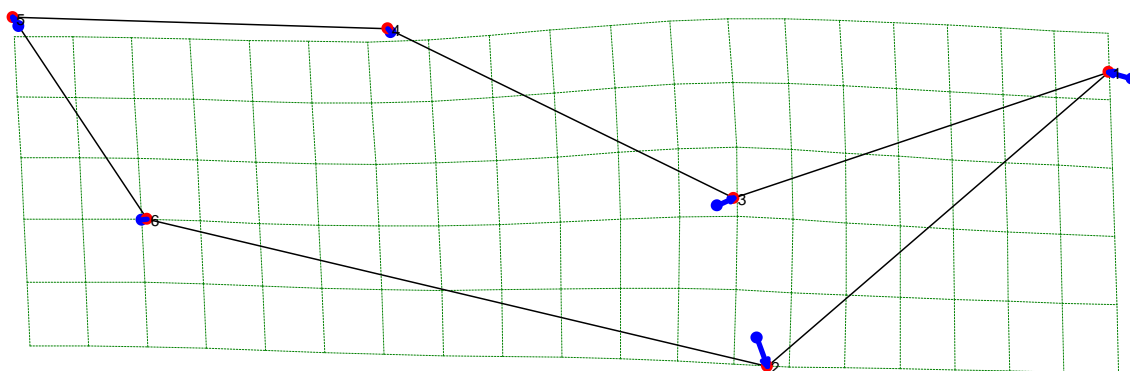


Figura 246. Estimación de la conformación Lateral parcial 2 para el ancestro de las especies de cánidos suramericanos Pcu y Pgr en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.



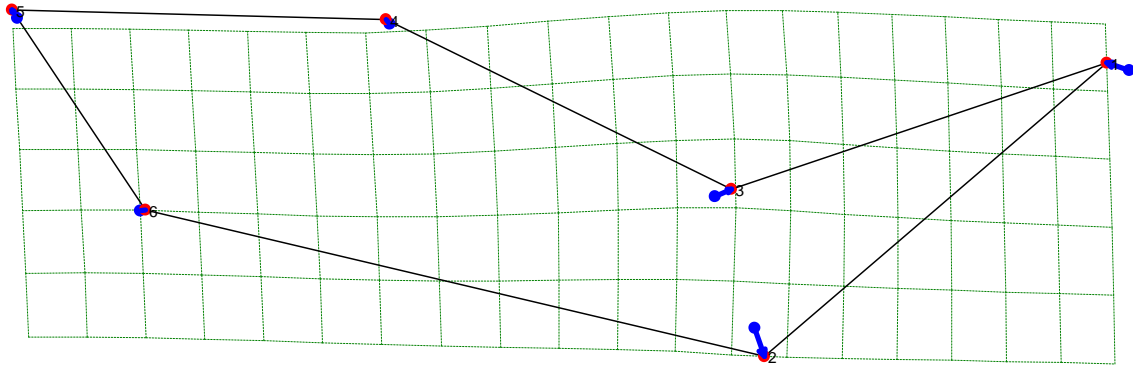
Para los nodos del 17 al 21 se visualiza desplazamiento en todos los puntos, en el landmark 1 se nota un desplazamiento hacia la izquierda dando indicios del acortamiento hacia la parte de la sutura que une el occipital y parietal sobre la cresta nucal, el landmark 2 se desplaza hacia abajo y a la izquierda, el punto 3 se mueve hacia arriba y a la derecha, en el punto 4 hay un movimiento hacia abajo, mientras que el punto 5 se desplaza hacia arriba y a la izquierda, finalmente el punto 6 hace un movimiento hacia arriba y a la derecha, estos movimientos podrían referir un acortamiento del arco zigomático.

Figura 247. Estimación de la conformación Lateral parcial 2 para el ancestro de las especies de lobos Cme, Cal, Lpi, Sve, Csi, Cau, Cla y Clu en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.



En el nodo 23 se observa desplazamiento en todos los puntos, en el landmark 1 se observa un desplazamiento marcado a la izquierda indicando un fuerte acortamiento hacia la parte de la sutura que une el occipital y parietal sobre la cresta nucal, el landmark 2 se desplaza hacia abajo, el punto 3 se mueve hacia arriba y a la derecha, en el punto 4 hay un movimiento hacia arriba, mientras que el punto 5 se desplaza fuertemente hacia arriba y a la izquierda, finalmente el punto 6 hace un movimiento hacia la derecha, estos movimientos podrían referir un acortamiento, curvado y engrosamiento del arco zigomático.

Figura 248. Estimación de la conformación Lateral parcial 2 para el ancestro de las especies de lobos Cal, Lpi, Sve, Csi, Cau, Cla y Clu en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.



En el nodo 24 se visualiza desplazamiento en la mayoría de los puntos, en el landmark 1 se observa un desplazamiento marcado a la izquierda indicando un fuerte acortamiento hacia la parte de la sutura que une el occipital y parietal sobre la cresta nucal, el landmark 2 se desplaza hacia abajo, el punto 3 se mueve hacia arriba y a la derecha, en el punto 4 hay un movimiento hacia arriba, mientras que el punto 5 se desplaza hacia arriba y a la izquierda, finalmente el punto 6 hace un movimiento hacia arriba y a la derecha, estos movimientos podrían referir un acortamiento, curvado y engrosamiento del arco zigomático.

Figura 249. Estimación de la conformación Lateral parcial 2 para el ancestro de las especies de lobos Csi, Cau, Cla y Clu en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.

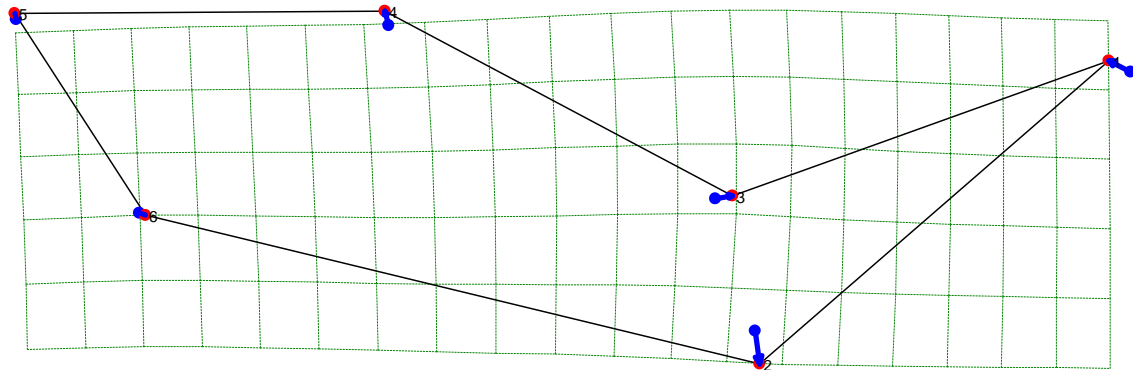
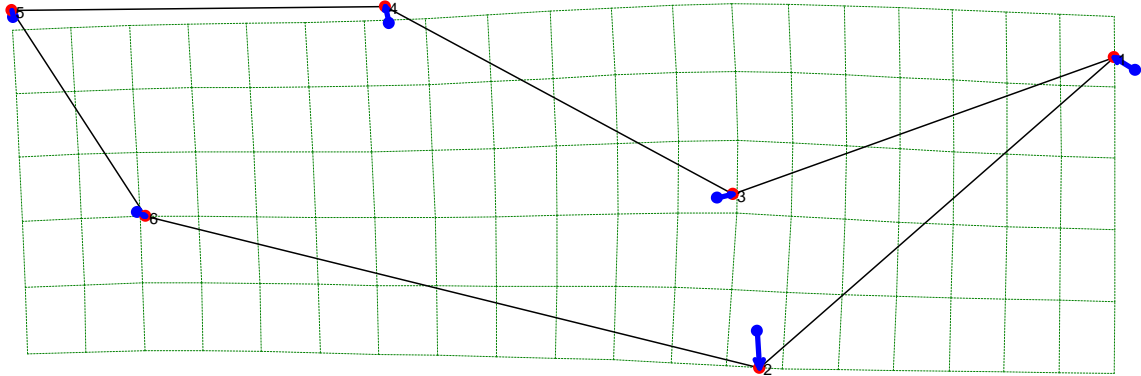


Figura 250. Estimación de la conformación Lateral parcial 2 para el ancestro de las especies de lobos Cau, Cla y Clu en comparación con el ancestro de la Subfamilia Caninae.



Para los nodos del 27 y 28 se observa desplazamiento en todos los puntos, en el landmark 1 se observa un desplazamiento marcado hacia la izquierda indicando un fuerte acortamiento hacia la parte de la sutura que une el occipital y parietal sobre la cresta nugal reduciendo el tamaño de la bóveda craneal, el landmark 2 tiene un fuerte desplazamiento hacia abajo, el punto 3 se mueve hacia arriba y a la derecha, mientras que los puntos 4, 5 presentan un marcado movimiento hacia arriba y a la derecha y el punto 6 se desplaza hacia la derecha, estos movimientos podrían referir un agrandamiento, curvado y engrosamiento del arco zigomático.