

**ESTRATEGIAS ALIMENTARIAS Y
COMPORTAMIENTO SOCIAL EN LA EVOLUCIÓN
DE LOS CÁNIDOS ACTUALES**

**ESTUDIANTE:
JESUALDO ARTURO FUENTES GONZÁLEZ**

**TUTOR:
JOAO MUÑOZ DURÁN**

**TESIS DE MAESTRÍA
BIOLOGÍA – LÍNEA ECOLOGÍA
UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA
FACULTAD CIENCIAS
DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA
BOGOTÁ
2011**

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo ha sido posible gracias a la valiosa contribución de muchas personas e instituciones; el siguiente listado está lejos de ser exhaustivo, tan sólo es un compendio que enuncia las contribuciones más evidentes.

A los míos, entre ellos mi familia, mis amigos y Lilian por todo su apoyo personal y académico.

Al Grupo de Ecología Evolutiva de la Universidad Nacional de Colombia por todo el respaldo, discusiones y ayuda en digitalización de imágenes, mediciones morfológicas y edición de bases de datos; resalto las contribuciones de los miembros Jimmy Quintero, Carlos Morantes, Ludwig Jiménez, Vanessa Pérez, Andrea Márquez, Paul Gil, Jair Mora, Rodrigo González Florián, Luisa Pallares y Lucía Sanabria. Y en especial agradezco al líder del grupo y mi tutor de Maestría, el Dr. Joao Muñoz Durán, por sus enseñanzas y apoyo durante todo el programa de postgrado, por invitarme a participar de este hermoso proyecto y especialmente por su amistad.

A la Universidad Nacional de Colombia por el respaldo y los espacios académicos, especialmente a la Facultad de Ciencias y al Departamento de Biología por el apoyo y la formación. Quiero hacer una mención especial al postgrado por la oportunidad de participar en el programa y por los aportes realizados a este trabajo.

A Colciencias y a la DIB por los recursos que hicieron posible la ejecución de esta investigación.

Al Dr. Paul Lewis de la Universidad de Connecticut por la asesoría en métodos probabilísticos para inferencia filogenética y evolución de caracteres. También a Daniel (Yu) Fan, Alejandro Rico, Rudy Cepeda, Jhon Díaz, Abdiel Rivera y Jens Schmidke por su ayuda durante la pasantía en Storrs.

Al Dr. Nicolás Jaramillo de la Universidad de Antioquia por la asesoría en Morfometría Geométrica. También a los profesores Pedro Sánchez Palomino y Kenneth Roy Cabrera por la asesoría en Métodos Estadísticos.

A Catalina Ruíz Arroyave por su ayuda en la obtención y procesamiento de datos sobre especímenes de museo, particularmente en el conteo de número de mamas y estimación del volumen craneal.

A los profesores Gabriel Pinilla, Olga Montenegro, Yaneth Muñoz Saba, Jairo Pérez Torres y Fernando Fernández por los comentarios efectuados sobre la propuesta de la cual derivó esta investigación.

A mis compañeros por sus valiosas discusiones y aportes, especialmente a Jayson Gutiérrez, Lucas Barrientos y Juan Manuel Carvajalino.

Las contribuciones más evidentes siguen siendo insuficientes, mil gracias a quienes han hecho aportes a este trabajo pero no han sido mencionados.

CONTENIDO

1. RESUMEN	5
1.1. Abstract	5
2. INTRODUCCIÓN	7
3. REVISIÓN	10
3.1. Los cánidos	10
3.1.1. Filogenia	11
3.1.2. Estrategias alimentarias	13
3.1.3. Comportamiento social	17
4. MÉTODOS	22
4.1. Comportamiento social	22
4.2. Estrategias alimentarias	23
4.2.1. Imágenes de referencia	25
4.2.2. Morfometría geométrica	26
4.2.2.1. Supuestos	27
4.2.2.2. Conformación	29
4.2.2.3. Tamaño	31
4.3. Filogenia	32
4.3.1. Datos	35
4.3.1.1. Alineamiento	37
4.3.1.2. Grupo externo	40
4.3.1.3. Matrices	41
4.3.2. Parsimonia	42
4.3.3. Inferencia Bayesiana	44
4.4. Evolución de caracteres	48
4.4.1. Parsimonia	49
4.4.1.1. Tasas evolutivas	49
4.4.1.2. Estados ancestrales	50
4.4.1.3. Evolución correlacionada	50
4.4.2. Modelos Markovianos Continuos en el Tiempo	51
4.4.2.1. Tasas evolutivas	54
4.4.2.2. Estados ancestrales	54
4.4.2.3. Evolución correlacionada	55
4.4.3. Mapeo Estocástico de Caracteres	55
4.4.3.1. Tasas evolutivas	57
4.4.3.2. Estados ancestrales	57
4.4.3.3. Evolución correlacionada	57
5. RESULTADOS	58
5.1. Comportamiento social	58
5.2. Estrategias alimentarias	58
5.2.1. Morfometría geométrica	58
5.2.1.1. Supuestos	58
5.2.1.2. Conformación	58
5.2.1.3. Tamaño	68
5.3. Filogenia	74
5.3.1. Parsimonia	77
5.3.2. Inferencia Bayesiana	78
5.4. Evolución de caracteres	82
5.4.1. Parsimonia	82

5.4.1.1. Tasas evolutivas	82
5.4.1.2. Estados ancestrales	83
5.4.1.3. Evolución correlacionada	86
5.4.2. Modelos Markovianos Continuos en el Tiempo	87
5.4.2.1. Tasas evolutivas	88
5.4.2.2. Estados ancestrales	92
5.4.2.3. Evolución correlacionada	95
5.4.3. Mapeo Estocástico de Caracteres	97
5.4.3.1. Tasas evolutivas	98
5.4.3.2. Estados ancestrales	99
5.4.3.3. Evolución correlacionada	100
6. DISCUSIÓN	101
6.1. Anatomía craneal	101
6.2. Filogenia	105
6.3. Estrategias alimentarias y comportamiento social	112
6.3.1. Dieta	113
6.3.2. Socialidad	119
6.3.3. Dieta y socialidad	122
7. CONCLUSIONES	137
8. RECOMENDACIONES	139
9. FIGURAS	140
10. TABLAS	190
11. BIBLIOGRAFÍA	213
12. ANEXOS	237

1. RESUMEN

La socialidad en los carnívoros parece haber evolucionado como una estrategia para depredar sobre otros mamíferos de gran tamaño y mejorar las ventajas de competición intragremiales. A pesar del efecto que la socialidad tiene en la estructuración de comunidades ancestrales y modernas de mamíferos, aún no se entiende el contexto histórico en el que este rasgo se originó y evolucionó. La familia Canidae ofrece muchas ventajas para enfrentar este problema en tanto que exhibe el fenómeno de la socialidad de manera compleja y variable en diferentes linajes del grupo, lo que permite establecer comparaciones relevantes. En esta investigación se enfrenta la posibilidad de que la socialidad se asocie al comportamiento alimentario en un contexto evolutivo. La información sobre socialidad se obtuvo mediante revisión bibliográfica. La información sobre comportamiento alimentario fue extraída a partir de relaciones morfogeométricas entre la variación anatómica craneodental y las estrategias alimentarias en 29 especies de cánidos actuales. Se evaluó la evolución de estos rasgos a partir de hipótesis filogenéticas derivadas de análisis de congruencia de caracteres bajo parsimonia e inferencia bayesiana. Esta evaluación incluyó la estimación de tasas evolutivas, la reconstrucción de estados ancestrales y pruebas de evolución correlacionada de caracteres, mediante métodos cladísticos a través de parsimonia, y mediante métodos probabilísticos a través de modelos markovianos continuos en el tiempo y mapeo estocástico de caracteres. La asociación entre las estrategias alimentarias y el comportamiento social en los cánidos actuales fue probada bajo los tres métodos, el modelo markoviano continuo en el tiempo permitió responder preguntas específicas con respecto a las tasas evolutivas de los estados de caracteres codificados como binarios, y el mapeo estocástico mutacional permitió identificar asociaciones específicas de estados de caracteres codificados como multiestado. La relación indirecta entre características anatómicas y niveles de socialidad permite abordar la misma pregunta bajo un contexto histórico más amplio, partiendo de hipótesis filogenéticas que involucren especies tanto actuales como extintas.

1.1. Abstract

Sociality in carnivores seems to have evolved as a predatory strategy to bring down other big mammals and to enhance intraguild competition advantages. Despite the impact of sociality over structuring of ancestral and modern mammal communities, the historical context in which this trait emerged and evolved is poorly understood. Family Canidae offers advantages to face this problem because it shows sociality in a complex and variable way in several lineages of the group, allowing relevant comparisons. This research explores the possible association between sociality and feeding behaviour in an evolutionary context. Information about sociality was obtained by means of literature revision. Information about feeding was obtained by means of geometric morphometrics relationships between anatomic craniodental variation and feeding strategies in 29 current canid species. Evolution of these traits was evaluated on phylogenetic hypothesis resulting from character congruence analysis with both parsimony and Bayesian estimation. This evaluation included evolutionary rates estimation, ancestral states reconstruction and correlated

evolution tests, by means of cladistic methods through parsimony, and by means of probabilistic methods through continuous – time Markov models and stochastic character mapping. Association between feeding strategies and social behaviour in extant canids was verified with all the three methods; continuous – time Markov models allowed to answer specific questions regarding evolutionary rates of character states with binary codification, and stochastic mutational mapping allowed to identify specific relationships between character states with multistate codification. The indirect relationship between anatomical features and social behaviour allows facing the same question under a broader historical context, involving phylogenetic hypothesis with both extant and extinct species.

2. INTRODUCCIÓN

El orden Carnivora incluye animales que ejercen múltiples impactos sobre los organismos con los que comparten el espacio. Desde el punto de vista intraespecífico, las estrategias de vida de los carnívoros pueden afectar las tasas de captura sobre las presas, la eficiencia depredatoria o forrajera en términos de relaciones costo – beneficio, el establecimiento de sistemas de apareamiento y las actividades de cuidado parental, entre otras. Por otra parte, desde el punto de vista interespecífico estos animales ejercen diversas influencias sobre parámetros poblacionales de las presas y otros carnívoros simpátricos, así como sobre algunos patrones de historia de vida, estrategias comportamentales y, a largo plazo, pueden incluso afectar las probabilidades de especiación y extinción de tales organismos.

La socialidad es una de las estrategias que más involucra estos impactos, tanto en aspectos intra como interespecíficos. Específicamente, la evolución de la socialidad puede afectar la estructura y organización de diferentes comunidades de mamíferos, ya sean antiguas o recientes. Para rescatar esta información histórica y dilucidar su impacto ecológico es importante saber cuáles son las especies sociales de carnívoros y establecer cuándo, dónde y bajo qué contexto ecológico evolucionaron.

Canidae es una familia de carnívoros que ofrece muchas ventajas para enfrentar este problema en tanto que exhibe el fenómeno de la socialidad de manera compleja y variable en diferentes linajes del grupo, lo que permite establecer relaciones y comparaciones relevantes. Por otro lado, los cánidos ofrecen en la actualidad bastante documentación que soporta sustancialmente el abordaje de estos temas, incluyendo aproximaciones emprendidas para establecer relaciones entre hipercarnivoría y socialidad.

Teniendo en cuenta estas ventajas y el panorama potencial de información que puede abrirnos, se hace oportuno y sumamente relevante determinar cuándo aparece la socialidad en los cánidos y cómo se desarrolla esta característica en la historia del grupo. Para aclarar el contexto ecológico bajo el cual evolucionó la socialidad en los cánidos actuales, la presente investigación se propuso establecer si este rasgo presenta alguna relación histórica con aspectos de la dieta.

Para poder abordarlo, este problema estuvo mediado por otros interrogantes. Primero que todo fue necesario diferenciar a los cánidos sociales de los no sociales, así como establecer diferencias entre las estrategias sociales.

Por otro lado fue necesario diferenciar las estrategias alimentarias de este grupo. Aunque es posible establecer estas diferencias mediante la codificación de observaciones directas del comportamiento alimentario, existen dudas acerca de la objetividad de estas observaciones y por ende acerca de la fortaleza de la codificación. Por otro lado, es importante tener en cuenta que este trabajo sólo considera especies actuales; si a largo plazo queremos extender esta metodología sobre especies extintas para poder estudiar los orígenes de la socialidad sobre toda la familia Canidae, es necesario poder

inferir características ecológicas a partir de rasgos susceptibles de ser estudiados en el registro fósil. En este sentido, además de diferenciar las estrategias alimentarias, este trabajo se propuso determinar cómo es la relación entre la variación anatómica craneodental con las estrategias alimentarias en las especies de cánidos actuales.

El estudio de estos dos rasgos tiene un enfoque evolutivo y por ende es fundamental contar con un marco histórico. Por eso este trabajo también se propuso establecer cuáles son las relaciones de parentesco que existen entre las especies de cánidos vivientes.

Ya con un marco histórico podemos proceder al estudio de la evolución de los dos caracteres de interés. El estudio de las estrategias alimentarias y el comportamiento social estuvo dirigido por varios interrogantes. Por una parte, identificar las tendencias de cambio de los dos caracteres por separado. Por otra parte, establecer qué linajes se encuentran caracterizados por estados de carácter específicos tanto para las estrategias alimentarias como para el comportamiento alimentario, lo cual da una idea de la historia evolutiva de cada rasgo en los Caninae. Y finalmente, determinar si existe una relación evolutiva entre estas dos características, y cómo es la relación.

A corto plazo, este trabajo busca saciar la sed de conocimiento que persiguen las preguntas de ciencia básica; pero a largo plazo puede ser una importante herramienta de conservación.

Como se mencionó anteriormente, los impactos de una estrategia como la socialidad en un grupo de carnívoros pueden ser considerables, no sólo para las presas y otros carnívoros simpátricos, sino también para la misma especie que exhibe el comportamiento social. El impacto de una población con 30 individuos solitarios puede ser muy diferente al impacto de una población con 30 individuos sociales; estos impactos a través del tiempo pueden afectar las tasas de especiación y extinción de varias especies de la comunidad a la cual pertenecen estos individuos. Para poder determinar la magnitud de estos impactos y el costo de la especialización de una estrategia como la socialidad, hay que adentrarnos en el estudio histórico del comportamiento social y el contexto ecológico bajo el cual evolucionó. Eso nos ayudará a entender bajo qué condiciones se desarrollaron las comunidades ancestrales de mamíferos, cuáles fueron los impactos de tales condiciones y qué tan preocupantes son las que estamos observando en las especies actuales. Por supuesto, este conocimiento nos dará más luces para establecer prioridades de conservación.

Aunque la aplicación descrita es una contribución importante de este tipo de trabajos, no es menos importante el aporte que hace a la ciencia básica. El propósito de la ciencia básica es conocer, por que no podemos respetar ni interactuar a cabalidad con lo que no conocemos. La apreciación de un fenómeno puede darnos una idea de qué es lo que observamos, pero no necesariamente nos ayudará a conocerlo. Los fenómenos se encuentran caracterizados por su historia pues es a través del tiempo como surgen, se desarrollan y se diversifican a través de interacciones, lo cual es difícil de entender con la mera apreciación. Al acercarnos a la historia de una especie y

sus características asociadas, aumentamos las posibilidades de entender cómo y por qué se desenvuelve de una manera determinada en la actualidad, y este entendimiento es crucial para apropiarnos del conocimiento de los fenómenos que estudiamos.

3. REVISIÓN

3.1. Los cánidos

Canidae es una familia de mamíferos perteneciente al orden Carnivora. Los miembros de este orden se distinguen por la considerable cantidad de vertebrados que hacen parte de sus dietas y por poseer un par de dientes carnasiales formados por el cuarto premolar superior y el primer molar inferior, caracterizados por bordes largos y filosos a modo de dispositivo cortante (Bekoff *et al.* 1984; Wang & Tedford 2007; Wang *et al.* 2004a). A pesar del fuerte impacto que tienen los dientes carnasiales en la dieta de este grupo, las excepciones a estas características generales son notorias y la variabilidad dietaria resulta siendo sorprendente (Bekoff *et al.* 1984; Wang & Tedford 2007). Al comparar grupos de carnívoros como félidos, hiénidos, úrsidos, mustélidos y cánidos bajo aspectos tanto morfológicos como ecológicos y comportamentales, se encuentran elementos constantes y variables que hacen del orden Carnivora un gran candidato para estudiar los patrones adaptativos de rasgos de historia de vida (Bekoff *et al.* 1984; Muñoz-Durán 2010).

Los cánidos pertenecen al suborden Caniformia dentro del orden Carnivora, que a su vez se divide en dos grupos hermanos: la superfamilia Arctoidea que incluye a las familias Ursidae, Ailuridae, Procyonidae, Mustelidae y la extinta Amphicyonidae, además de los pinnípedos acuáticos; y la superfamilia Cynoidea que incluye a la familia Canidae, la cual parece haber radiado temprano en la historia de los carnívoros caniformes (Wang & Tedford 2007). La radiación temprana de los cánidos dentro de los carnívoros ayuda a explicar 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. Como 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 dividida por un septo parcial a través de la sutura del entotimpánico y el ectotimpánico; pero además se distinguen por una longitud relativamente corta de las fosas temporal y masetérica, mandíbulas relativamente delgadas, arteria carótida interna situada anteriormente entre el entotimpánico y pérdida de la arteria estapedial (Radinsky 1982; Van Valkenburgh *et al.* 2004).

La familia Canidae presenta una radiación sucesiva de tres subfamilias: Hesperocyoninae, Borophaginae y Caninae, de las cuáles sólo la última no está extinta (Tedford *et al.* 1995; Wang 1993; Wang 1994; Wang *et al.* 1999). Los cánidos vivos son variables en muchos aspectos, como el tamaño, las preferencias de hábitat, la dieta y el comportamiento social. Toda esta variación hace que sean un muy buen modelo para estudiar patrones evolutivos de rasgos de historia de vida, además porque tienen mucha información ecológica y comportamental disponible gracias a sus hábitos diurnos y al considerable número de especies que albergan (Bekoff *et al.* 1984; Muñoz-Durán 2010; Sillero-Zubiri & Macdonald 2004). Por otro lado, la riqueza y conocimiento del registro fósil de toda la familia Canidae facilita la exploración de estos patrones evolutivos en contextos históricos más amplios (Van Valkenburgh *et al.* 2004).

3.1.1. Filogenia

Los esfuerzos dirigidos a reconstruir la historia evolutiva de los cánidos han sido numerosos y han involucrado múltiples fuentes de información, como datos morfológicos (Lyras & Van der Geer 2003; Tedford *et al.* 1995; Zrzavý & Řiřánková 2004), moleculares (Bardeleben *et al.* 2005a; Geffen *et al.* 1992; Wayne *et al.* 1997), citogenéticos (Wayne *et al.* 1987a; Wayne *et al.* 1987b), ecológicos y comportamentales (Zrzavý & Řiřánková 2004), de manera tanto particionada como combinada. No obstante, las relaciones filogenéticas de este grupo continúan siendo controversiales (Wang *et al.* 2004b; Wayne *et al.* 1997). Por ejemplo, no se tiene claridad con respecto a las relaciones filogenéticas existentes entre *Nyctereutes procyonoides*, *Urocyon cinereoargenteus* y *Otocyon megalotis* por un lado, ni las de *Chrysocyon brachyurus* y *Speothos venaticus* por el otro; no hay certeza acerca de la monofilia de los cánidos suramericanos ni el clado de los lobos; la posición filogenética de algunas especies es confusa, como es el caso de *Vulpes zerda* y *Lycaon pictus* (Bardeleben *et al.* 2005a; Geffen *et al.* 1992; Tedford *et al.* 1995; Wang *et al.* 2004b; Wayne *et al.* 1997; Wayne *et al.* 1987a; Wayne *et al.* 1987b; Zrzavý & Řiřánková 2004).

Algunos arreglos coinciden al bifurcar a la subfamilia en dos grupos hermanos generales (tribus Vulpini y Canini) y al ubicar a los zorros vulpinos hacia la base, los zorros suramericanos hacia el medio y los lobos y perros salvajes hacia las ramas terminales, pero muchas otras relaciones son contradictorias. Por ejemplo, *Otocyon megalotis* y *Urocyon cinereoargenteus* suelen aparecer como grupos hermanos y miembros del clado Vulpini osteológicamente, pero también como miembros del clado Canini mediante cromosomas y alozimas. Algunos arreglos citogenéticos llevan estas dos especies hacia la base sin importar su morfología dental altamente derivada al compararla con otros zorros, en cuyo caso pueden estar acompañadas por *Nyctereutes procyonoides*, que es claramente contradictorio al estar vinculado con zorros por datos moleculares a pesar de compartir numerosos caracteres morfológicos con algunas formas suramericanas. Análisis combinados pueden conservar a *Urocyon cinereoargenteus* en la base, pero *Otocyon megalotis* y *Nyctereutes procyonoides* siguen siendo conflictivos (Bardeleben *et al.* 2005a; Tedford *et al.* 1995; Wang *et al.* 2004b; Wayne *et al.* 1997; Zrzavý & Řiřánková 2004). Estas relaciones conflictivas hacen confuso el patrón de radiación de estos grupos con respecto al género *Vulpes*, el cual suele aparecer como monofilético en varios arreglos, pero no se mantiene en todos (Bardeleben *et al.* 2005a; Geffen *et al.* 1992; Wang *et al.* 2004b; Zrzavý & Řiřánková 2004).

Otras relaciones confusas son las del clado de los lobos incluyendo a *Canis*, el grupo más derivado en términos del tamaño y adaptaciones a la hipercarnivoría, pues además de que sus relaciones filogenéticas con los géneros *Cuon* y *Lycaon* son variables, los chacales suelen romper la monofilia del clado (Bardeleben *et al.* 2005a; Wang *et al.* 2004b; Wayne *et al.* 1997).

Uno de los aspectos más oscuros de la historia evolutiva de los cánidos es la evolución del Talón Cortante, una reducción en las cúspides del carnasial inferior que incrementa la longitud de la superficie cortante del molar y se

reconoce como una adaptación al incremento en la carnivoría. Este rasgo se usó antiguamente para agrupar a los géneros *Cuon*, *Lycaon* y *Speothos* en la subfamilia Simocyoninae (Venkataraman & Johnsingh 2004; Wang *et al.* 2004a; Wayne *et al.* 1997). No obstante, arreglos filogenéticos posteriores rompieron esta relación y se abogó por la evolución convergente de esta estructura que, aunque compleja, se supone surgiendo independientemente en varios linajes de carnívoros como una respuesta selectiva a múltiples orígenes del hábito de comer carne, aunque también se explica que la estructura pudo haber tenido un único origen dentro del clado de los lobos pero que sólo se conservó en las especies más carnívoras (Bardeleben *et al.* 2005a; Tedford *et al.* 1995; Wayne *et al.* 1997; Zrzavý & Řiřánková 2004). Por ejemplo, aunque la evidencia morfológica tiende a agrupar a *Lycaon pictus* y *Cuon alpinus* como grupos hermanos, ciertos datos moleculares sugieren orígenes independientes para estas dos especies (Wang *et al.* 2004b; Wayne *et al.* 1997). Pero mucho más confusa es la posición filogenética de *Speothos venaticus*, pues la evidencia osteológica, molecular y cromosómica lo agrupa con otros cánidos suramericanos mientras que las alozimas lo asocian a *Canis* (Tedford *et al.* 1995; Wayne *et al.* 1997).

La incertidumbre con respecto al origen y evolución del Talón Cortante oscurece el panorama histórico de los cánidos suramericanos, pues si *Speothos venaticus* es grupo hermano de *Atelocynus microtis* o *Chrysocyon brachyurus* como sugieren los datos morfológicos y moleculares, respectivamente, la evidencia para la evolución convergente del Talón Cortante sería alta; no obstante, si el Talón Cortante tiene un único origen, la evidencia a favor de la monofilia de los cánidos suramericanos sería débil. Pero estas discutidas relaciones no son el único problema que existe con la historia evolutiva de los cánidos suramericanos. Aunque la monofilia de *Pseudalopex* está relativamente bien soportada, las relaciones internas de este género son confusas, así como las posiciones filogenéticas de *Atelocynus microtis*, *Chrysocyon brachyurus* y *Cerdocyon thous* (Bardeleben *et al.* 2005a; Tedford *et al.* 1995; Wayne *et al.* 1997; Zrzavý & Řiřánková 2004).

La diversidad dentro de los cánidos suramericanos es muy alta, la más alta de la subfamilia Caninae en un solo continente. Para poder entender cómo evolucionó esta diversidad es importante aclarar la historia evolutiva del grupo y sus relaciones con otros cánidos. Si los cánidos suramericanos corresponden a un grupo monofilético, implicaría que la alta diversidad es resultado de una evolución rápida; pero si este grupo tiene múltiples orígenes, podemos suponer que la evolución que dio lugar a esa diversidad fue lenta. Lamentablemente el registro fósil provee poca evidencia para explicar el origen de especies suramericanas divergentes, como *Speothos venaticus* y *Chrysocyon brachyurus*, por lo que existen varias hipótesis que abordan el problema de las invasiones de los cánidos a Suramérica. (Wang *et al.* 2004b; Wayne *et al.* 1997). Para responder estas preguntas y otras de ecología evolutiva, como las de este trabajo, es fundamental contar con filogenias consistentes.

3.1.2. Estrategias alimentarias

Los depredadores pueden afectar notoriamente la historia de vida de una gran diversidad de especies en sus respectivas comunidades. Por ejemplo, pueden ejercer impactos sobre las pautas migratorias y la evolución del comportamiento social tanto en sus presas como en ellos mismos. Así los depredadores, más que los carroñeros, pueden afectar el desenvolvimiento y patrones evolutivos de sus presas; pero además, por efecto de la competencia, pueden afectar los parámetros poblacionales de sus conespecíficos y otros depredadores simpátricos a tal punto, que a largo plazo influyen sobre sus tasas de especiación y extinción (Maier 2001; Muñoz-Durán 2010; Van Valkenburgh *et al.* 2003).

Los dientes carnasiales, además de ser una sinapomorfía para los carnívoros, les da ventajas para incorporar más carne de otros vertebrados en sus dietas. No obstante, este grupo se ha diversificado y ha logrado ocupar nichos muy diversos, incluyendo grupos con tendencias altamente carnívoras como los félidos y mustélidos, otras más generalistas como los cánidos, insectívoras como los herpéstidos y omnívoras como los úrsidos y prociónidos, llegando a exhibir casos marcados de herbivoría. Estas variaciones también se manifiestan en otras características ecológicas, así como de morfología y comportamiento (Holliday & Stepan 2004; Muñoz-Durán 2010; Van Valkenburgh 1991).

Existen múltiples criterios para determinar a qué gremio alimentario pertenece una especie del orden Carnivora, que involucran usualmente la proporción de ítems incorporados en la dieta y, cuando hablamos de cazadores, el tamaño de las presas acechadas; por ejemplo, las especies hipercarnívoras no sólo se caracterizan por ingerir considerables cantidades de carne de otros vertebrados en sus dietas, sino también por someter a presas usualmente más grandes que ellas mismas (Holliday & Stepan 2004; Muñoz-Durán 2002; Slater *et al.* 2009; Van Valkenburgh 1991; Van Valkenburgh & Koepfli 1993).

Como puede verse, estas asignaciones corresponden fundamentalmente a criterios observacionales bastante ligados a la calidad del muestreo *in situ*. No obstante, mucha información ecológica, incluyendo la dieta, puede ser abordada mediante el estudio de la anatomía. Entre los depredadores y las presas se establece una especie de carrera de armamentos evolutiva en la que cada gremio se afianza en las adaptaciones que lo aventajan con respecto al otro (Maier 2001). Esto hace que la dieta no sólo tenga impactos sobre otras características ecológicas de los carnívoros, sino también sobre aspectos comportamentales y morfológicos (Bekoff *et al.* 1984; Gittleman 1986b; Radinsky 1981; Radinsky 1982; Slater *et al.* 2009). La relación entre dieta y morfología tiene gran sustento en el significado funcional de esta última, lo cual es bastante evidente en los huesos pues soportan cargas, resisten contracciones musculares y facilitan los movimientos del cuerpo (Polly 2008; Van Valkenburgh & Koepfli 1993). Este aspecto funcional es tan fuerte que varios depredadores con historias evolutivas diferentes exhiben adaptaciones sorprendentemente similares, pues aún cuando las presas adquieran estructuras que las aventajen en su carrera de armamentos, siguen estando

compuestas de piel, músculo, hueso y vísceras, vulnerables a las cuchillas, dagas y martillos que desarrollan los depredadores para poder capturarlas y comérselas (Van Valkenburgh 1999).

Uno de los aspectos morfológicos más estudiados es el tamaño, no sólo por su relación con variables ecológicas, sino también por su relación con otras variables morfológicas (Bekoff *et al.* 1984; Geffen *et al.* 1996; Macdonald *et al.* 2004). En los mamíferos se ha detectado comúnmente una tendencia evolutiva al incremento de tamaño, promoviendo las habilidades para evadir depredadores y capturar presas, incrementar el éxito reproductivo y mejorar la eficiencia térmica (Macdonald *et al.* 2004; Van Valkenburgh *et al.* 2003; Van Valkenburgh *et al.* 2004). Pero además de esto, los carnívoros se benefician con el incremento de tamaño al mejorar sus condiciones competitivas tanto interespecíficas como intraespecíficas, con efectos considerables a largo plazo (Van Valkenburgh 1991; Van Valkenburgh *et al.* 2004). Se ha argumentado que esta tendencia debería tener profundos impactos sobre la dieta porque, a partir de cierto tamaño, aquellos carnívoros que se especialicen en presas grandes no compensarán el tiempo y el esfuerzo de captura cuando cacen presas pequeñas (Bekoff *et al.* 1984; Macdonald *et al.* 2004; Van Valkenburgh *et al.* 2003; Van Valkenburgh *et al.* 2004).

Esta tendencia también parece aplicarse a los cánidos, los cuales exhiben amplia variación tanto en el tamaño corporal como en la dieta (Bekoff *et al.* 1984a; Macdonald *et al.* 2004). En las tres subfamilias de cánidos se detecta un patrón creciente de hipercarnivoría y tamaño corporal a lo largo del tiempo, donde las formas hipocarnívoras tienden a retener tamaños pequeños y medianos (Finarelli 2007; Wang *et al.* 2004a). Además de las causas energéticas, este patrón puede ser el resultado de la alta competencia interespecífica que se establece entre depredadores simpátricos de gran tamaño, pues un carnívoro grande debería dominar más fácilmente a los pequeños y esto a su vez debería darle ventajas para defender presas que de por sí son difíciles de capturar (Wang *et al.* 2004a).

No obstante, este aparente patrón tiene varios puntos flacos. Aunque parezca raro, existen cánidos medianos y pequeños con tendencias carnívoras, como *Vulpes lagopus*, *Vulpes macrotis*, *Speothos venaticus* y varias especies de la subfamilia Hesperocyoninae (Wang *et al.* 2004b). Más aún, existen cánidos grandes que son menos carnívoros de lo que se esperaría para un animal de su tamaño, como *Chrysocyon brachyurus*, *Canis latrans*, *Canis mesomelas* y *Canis aureus* (Van Valkenburgh & Koepfli 1993; Wang *et al.* 2004b). Curiosamente *Canis lupus*, quizá el cánido más grande entre las especies actuales, tiene hábitos alimentarios más flexibles que otras especies hipercarnívoras como *Speothos venaticus*, que suele ser omitido en análisis de este tipo debido al poco conocimiento que hay de su historia natural (Van Valkenburgh & Koepfli 1993). De hecho, no es del todo cierto que los depredadores más grandes defiendan sus presas más efectivamente que otros de menor tamaño, como se puede evidenciar con algunas interacciones entre carnívoros simpátricos de África (Caro & Stoner 2003). Por otro lado, aunque el tamaño es comúnmente utilizado para estudiar la variación en múltiples rasgos de historia de vida en mamíferos, su poder explicativo no parece ser tan

elevado y sus relaciones no son ampliamente corroboradas (Geffen *et al.* 1996; Macdonald *et al.* 2004; Moehlman & Hofer 1997). Es decir, si bien es cierto que el tamaño de los depredadores y las presas puede ser una ficha importante en el estudio de diversos rasgos de historia de vida en carnívoros, otros factores pueden ser necesarios para entender cabalmente la variación de tales rasgos (Moehlman & Hofer 1997; Van Valkenburgh 1991). Incluso desde el punto de vista meramente morfológico, el aumento de tamaño no es la única característica asociada con la hipercarnivoría, comúnmente también se habla de adaptaciones craneodentales que se pueden abordar a través del aspecto conformacional de la forma (Bekoff *et al.* 1984; Van Valkenburgh *et al.* 2004).

Las adaptaciones craneodentales relacionadas con la carnivoría incrementada en cánidos producen considerables fuerzas de mordida y hacen más eficiente el corte de carne en los carnasiales. Estas adaptaciones involucran un cráneo firme, acinético y robusto para soportar la potente acción de los músculos y la resistencia ofrecida por las presas, áreas de maceración relativamente reducidas en la dentición, superficies de corte acentuadas en los carnasiales, caninos e incisivos grandes, hocicos y occipitales anchos, mandíbulas profundas, mayor ventaja mecánica de los músculos temporal y masetero (especialmente del temporal), reducida movilidad lateral de fosa y cóndilo mandibular, nivelación del punto de articulación craneal con respecto a la línea dental y crestas sagitales desarrolladas para la inserción de músculos, entre otras modificaciones (Kardong 1999; Van Valkenburgh & Koepfli 1993; Van Valkenburgh *et al.* 2003; Walker & Homberger 1992; Wang *et al.* 2004b). Pero comparados con otros carnívoros, los cánidos no han alcanzado marcados niveles de especialización en estas adaptaciones, conservando características plesiomórficas comúnmente asociadas a la dieta omnívora, como la retención de pequeños talónidos y molares postcarnasiales (Van Valkenburgh 1991). Aunque no hay claridad con respecto a sus causas, estas retenciones han permitido que los cánidos evolucionen rápidamente en sus dientes y en su dieta (Slater *et al.* 2009; Van Valkenburgh 1991).

A través de su historia, los cánidos han exhibido una variedad dietaria considerable, albergando especies con tendencias a la omnivoría, frugivoría, insectivoría, carnivoría, hipercarnivoría y durofagia (Muñoz-Durán 2010; Slater *et al.* 2009; Van Valkenburgh 1991; Van Valkenburgh & Koepfli 1993; Van Valkenburgh *et al.* 2003; Wang & Tedford 2007). No obstante, la tendencia general de este grupo ha sido la omnivoría y, dentalmente, son los más cercanos al morfotipo ancestral entre los carnívoros, especialmente por su fórmula dental poco reducida y molares tribosfénicos relativamente inmodificados, a excepción los carnasiales (Wang & Tedford 2007; Wayne *et al.* 1997). De este plan conservativo con tendencias mesocarnívoras, los cánidos han podido evolucionar hacia patrones dentales hipocarnívoros e hipercarnívoros, mostrando una sorprendente versatilidad evolutiva comparados con carnívoros más especializados (Van Valkenburgh 1991; Van Valkenburgh 1999; Van Valkenburgh *et al.* 2004; Wang & Tedford 2007; Wang *et al.* 2004b). En el patrón hipercarnívoro hay una tendencia general de crecimiento de los dientes carnasiales, reducción de la dentadura postcarnasial y acortamiento del hocico, mientras que en el patrón hipocarnívoro hay una tendencia al desarrollo de la superficie de maceración en la dentición a

expensas de la superficie cortante, con mandíbulas alargadas y angostas (Holliday & Steppan 2004; Slater *et al.* 2009; Van Valkenburgh 1991; Van Valkenburgh 1999; Van Valkenburgh & Koepfli 1993; Wang & Tedford 2007; Wang *et al.* 2004b). Presiones selectivas relacionadas con la dieta a través del tiempo parecen haber conducido la evolución de la conformación craneal en cánidos, dando lugar a toda esta variación fenotípica (Radinsky 1981; Radinsky 1982; Slater *et al.* 2009; Van Valkenburgh & Koepfli 1993).

De por sí, la alimentación ha jugado un papel importante en la evolución de la captura y la deglución del alimento en muchos mamíferos, influyendo profundamente en el diseño del cráneo (Crompton & Parker 1978; Kardong 1999). Pero al parecer, esta influencia podría ser más alta para los cánidos que para otros grupos de carnívoros. Mientras que algunos carnívoros utilizan sus garras para la captura y secundariamente las mandíbulas para controlar la presa o proporcionarle una mordida mortal, otros utilizan directamente sus mandíbulas para la captura (Kardong 1999). Los félidos por ejemplo, cuentan con extremidades superiores fuertes y flexibles que se pueden supinar y están equipadas con garras retráctiles, afiladas y curvas, por lo que funcionan más como armas para cazar que como estructuras locomotoras (Gonyea & Ashworth 1975; Van Valkenburgh & Ruff 1987; Van Valkenburgh *et al.* 2003). Gracias a estas adaptaciones los félidos pueden incursionar con facilidad en hábitos escansoriales y son eficientes en la cacería por emboscada, aferrándose fuertemente a sus presas (Van Valkenburgh & Ruff 1987; Wang 1993). Los cánidos por otro lado, han adquirido adaptaciones altamente cursoriales que les permite correr rápido y maniobrar sobre superficies planas, pero les impide supinar las extremidades superiores debido a la morfología de la articulación radioulnar, por lo que sus hábitos son estrictamente terrestres con excepciones ocasionales de *Urocyon cinereoargenteus*, *Vulpes zerda* y algunos perros domésticos entrenados para trepar árboles. Sumado a esto, las garras de los cánidos son romas, derechas y no retráctiles, por lo que en general sus extremidades resultan útiles en carreras prolongadas para perseguir presas, pero no para capturarlas (Bekoff *et al.* 1984; Gonyea & Ashworth 1975; Polly 2008; Slater *et al.* 2009; Van Valkenburgh *et al.* 2003; Wang 1993; Wang & Tedford 2007). Las principales estructuras involucradas en capturar, sujetar y matar presas en los cánidos son las mandíbulas (Bekoff *et al.* 1984; Gonyea & Ashworth 1975; Slater *et al.* 2009; Van Valkenburgh *et al.* 2003). La fortaleza de los caninos también difiere entre estas familias de carnívoros, pues mientras los félidos cuentan con caninos redondeados para matar con una única mordida profunda y contundente, los caninos de los cánidos son más angostos y comprimidos por lo que deben suministrar múltiples mordidas desgarrantes y poco profundas (Radinsky 1982; Van Valkenburgh & Koepfli 1993; Van Valkenburgh & Ruff 1987).

Este paralelo permite puntualizar dos aspectos importantes: a) La variabilidad dietaria en los cánidos puede ser consistentemente evaluada a través de la morfología craneal, no sólo porque es la estructura por excelencia para estudiar el comportamiento alimentario en muchos vertebrados, sino también porque concentra la mayoría de presiones selectivas relacionadas con la captura y procesamiento del alimento en esta familia de carnívoros (Kardong 1999; Radinsky 1981; Slater *et al.* 2009). b) Aún sin las adaptaciones morfológicas de

otros carnívoros, los cánidos vivientes están entre los depredadores más exitosos y pueden derribar presas tan grandes como las de los félidos; ¿cómo es esto posible? La solución a este problema puede estar relacionada con la socialidad (Radinsky 1982; Van Valkenburgh & Ruff 1987; Van Valkenburgh *et al.* 2003; Wang & Tedford 2007).

3.1.3. Comportamiento social

Aún cuando la socialidad es un fenómeno raro en la naturaleza, tiene profundos impactos sobre diversos aspectos de la historia de vida de los organismos que cooperan y de aquellos con los que interactúan; entre estos aspectos se encuentran la sobreposición generacional, la dispersión, el cuidado parental, el aprendizaje, los sistemas de apareamiento, el dimorfismo sexual, la competición y las relaciones depredador – presa (Andersson 1984; Avil 1999; Bekoff 1977b; Bekoff *et al.* 1984; Carranza 1996; Clutton-Brock 1989; Maier 2001; Muñoz-Durán 2010; Smith & Reichman 1984). Debido a estos impactos, la cooperación puede estabilizar o desestabilizar la dinámica de un grupo social con efectos considerables a largo plazo por la forma en como las presiones de selección cambian para los individuos que cooperan, lo cual convierte a la socialidad en un fenómeno valioso para el estudio de propiedades emergentes y selección jerárquica (Avil 1999; Muñoz-Durán 2009; Muñoz-Durán 2010).

Diversas presiones selectivas pueden haber contribuido en la evolución de los linajes actuales de carnívoros sociales, relacionadas con las ventajas ecológicas que confiere la socialidad: ventajas en la cacería de vertebrados de gran tamaño y competición intragremial; disminución de la intensa competencia intraespecífica; vigilancia e intimidación de otros depredadores; cuidado y protección de otros miembros del grupo, lo que acarrea beneficios directos para los consanguíneos e indirectos por la reciprocidad que se establece entre los individuos que participan de la coalición, aún no estando emparentados; transferencia de información y aprendizaje, lo que incrementa la complejidad de las interacciones grupales; y colonización de ambientes adversos (Andersson 1984; Avil 1999; Macdonald 1983; Maier 2001; Muñoz-Durán 2002; Muñoz-Durán 2010). No obstante, no todos los efectos de la socialidad son benéficos para los carnívoros ya que son más propensos a procesos de extinción debido al efecto Allee, los tamaños efectivos poblacionales reducidos, los efectos de la actividad migratoria y la especialización trófica, la competición intragrupal incrementada ante la escasez de recursos y posiblemente también a una probabilidad mayor de dispersar enfermedades y parásitos (Courchamp *et al.* 1999; Macdonald 1983; Muñoz-Durán 2002; Muñoz-Durán 2010; Van Valkenburgh 1999).

Se presume que la socialidad aparece en los cánidos hace 7.8 millones de años en Norte América y en las hienas hace 9 millones de años en Eurasia. Estas estimaciones son interesantes pues se remontan al Mioceno tardío durante el cual el cambio climático ocasiona la disminución de bosques cerrados y la ampliación de sabanas y praderas en Norte América, Asia, India y el norte de África. Estas novedades ambientales promovieron en los ungulados un cambio de dieta ramoneadora a una de pastoreo y los dejaron más expuestos al acecho de los depredadores. Estos y otros factores impactaron la

morfología y el comportamiento de estos mamíferos, promoviendo incrementos en el tamaño corporal y tendencias gregarias. Estos cambios a su vez tuvieron impacto en la morfología y comportamiento de los carnívoros, dado que los ungulados son sus principales objetivos de cacería (Muñoz-Durán 2010).

Como se vio en la sección anterior, las adaptaciones de los diferentes linajes de carnívoros han tomado vías distintas. Los cuerpos robustos con cabezas relativamente pequeñas de los félidos son el rastro morfológico de la vía que ha tomado este linaje. Por un lado, las extremidades musculosas facilitan los hábitos escansoriales y el agarre de presas; y por otro lado, los cráneos cortos les confieren ventajas biomecánicas para la mordida. Debido a esto, muchos félidos pueden derribar presas más grandes que ellos mismos de manera individual (Gonyea & Ashworth 1975; Van Valkenburgh & Ruff 1987; Van Valkenburgh *et al.* 2003). Mientras tanto, los cánidos exhiben cuerpos gráciles con cabezas relativamente grandes, indicadores de una estrategia sustancialmente diferente. Por un lado, pocos cánidos trepan árboles y los más carnívoros tienen tendencias cursoriales; y por otro lado, las mandíbulas y dientes son las principales armas de cacería, pero adolecen de las ventajas biomecánicas propias de cráneos más cortos. Debido a esto, los cánidos no confieren una única mordida mortal a sus presas, sino múltiples mordidas desgarrantes durante persecuciones prolongadas, estrategia que resulta más efectiva con el trabajo coordinado de un grupo que coopera; así, el grupo completo fatiga a la presa durante la persecución mientras algunos individuos la sostienen y otros la hieren (Bekoff *et al.* 1984; Maier 2001; Radinsky 1982; Van Valkenburgh & Koepfli 1993; Van Valkenburgh & Ruff 1987; Van Valkenburgh *et al.* 2003; Wang & Tedford 2007). Además de que la cooperación incrementa el espectro potencial de presas, el trabajo en equipo les permite a los cánidos ser mejores competidores ante adversarios tan fuertes como las hienas y los felinos (Fanshawe & Fitzgibbon 1993).

Curiosamente, los argumentos que existen para justificar esta relación son mucho más abundantes que los intentos por ponerla a prueba. Al parecer las restricciones morfológicas y las observaciones comportamentales son tan evidentes, que probar la asociación entre estrategias alimentarias y comportamiento social ha resultado innecesario. Por ejemplo, dado que los cánidos actuales que cazan solos rara vez toman presas más grandes que ellos, y que las adaptaciones hipercarnívoras son tan conspicuas, se supone que los cánidos fósiles que muestren adaptaciones similares a las de las cuatro especies hipercarnívoras actuales tuvieron que haber contado con esta misma preferencia alimentaria y, más aún, debieron ser cazadores grupales (Van Valkenburgh & Koepfli 1993). No obstante, esta generalización tiene dos problemas principales. En primer lugar, los carnívoros no son análogos morfológicos como lo muestran las diversas adaptaciones que exhiben para responder a presiones dietarias similares (Radinsky 1981; Radinsky 1982), por ejemplo: los leones son sociales aún exhibiendo las características típicas de los hipercarnívoros solitarios grandes (Muñoz-Durán 2010); los cánidos no presentan hocicos cortos y los félidos no presentan hocicos largos, independientemente del nivel de especialización a la carnivoría (Radinsky 1981). En segundo lugar, al asociar rasgos entre especies diferentes sin involucrar una corrección filogenética se asume que los datos a comparar son

independientes (Muñoz-Durán 2010), lo cual no es cierto pues el estudio de un rasgo en un contexto evolutivo implica una dependencia debida a la ancestría en común que tienen los taxones involucrados en el análisis. Para entender la variación de la morfología craneal en los carnívoros debe partirse de contextos biomecánicos, ecológicos y comportamentales más amplios (Radinsky 1982), por lo que tanto las relaciones entre morfología y dieta como las de dieta y socialidad deben ser puestas a prueba; y aunque las suposiciones que ligan a estas características sean muy fuertes, no deben ser tomadas como evidencia.

Estas generalizaciones también confunden la exploración de la socialidad en los grupos extintos, cuyo comportamiento no puede ser observado directamente (Wang & Tedford 2007). Muchas especies de la subfamilia Borophaginae mostraron más movilidad en la articulación del codo que otros miembros de la familia Canidae, y es de esperar que tuviesen capacidad de supinación moderada en las extremidades anteriores. Aunque no contaron con las garras filosas, curvas y retráctiles de los félidos, sus habilidades moderadas de supinación les pudieron haber permitido golpear y tumbar a las presas de una forma similar a como los osos pardos cazan ungulados hoy en día (Van Valkenburgh *et al.* 2003). Esto podría indicar que los cánidos de la subfamilia Borophaginae tenían más herramientas para cazar solos que los de la subfamilia Caniane; no obstante, comparaciones ecológicas y morfológicas de hienas actuales con los Borophaginae más grandes y comunes parecen indicar que estos cazaban la mayor parte de su comida cooperativamente. El panorama se complica al observar algunos aspectos morfológicos de esta subfamilia extinta, como los esqueletos robustos y rasgos de la anatomía craneodental ligados a la durofagia, que aunados a una anatomía cerebral externa diferente a la de los cánidos sociales actuales, postulan más a los Borophaginae como carroñeros que como cazadores. El papel de carroñeros les daría a estos cánidos extintos un papel muy diferente al de cazadores en la ecología y evolución de sus respectivas comunidades (Van Valkenburgh *et al.* 2003). Si bien es cierto que se puede argumentar un origen independiente de la hipercarnivoría para los Borophaginae (Van Valkenburgh *et al.* 2003), es importante resaltar el papel dual que pueden jugar este tipo de generalizaciones en el estudio de la ecología evolutiva de cánidos actuales y extintos, por lo que se hace relevante dirigir esfuerzos a entender las relaciones evolutivas que puedan existir entre dieta y socialidad.

Exploraciones recientes sugieren que la carnivoría y la socialidad se encuentran relacionadas en un contexto filogenético para los cánidos, pero no para todos los carnívoros (Muñoz-Durán 2011); estas exploraciones, siendo un antecedente valioso para este trabajo, pueden ser complementadas de varias formas. Por una parte, se puede hacer una aproximación más exhaustiva a la filogenia de los Caninae, que incluya no sólo más taxones y más caracteres, sino también que muchos caracteres nuevos provengan de distintas fuentes de información, y que algunos caracteres viejos problemáticos sean depurados. Por otro lado, es valioso reevaluar los criterios de codificación de los rasgos a mapear, para contar con varias estrategias simultáneas de mapeo y para incorporar información morfológica en la codificación de las estrategias alimentarias. Finalmente, es importante aplicar un espectro más amplio de métodos de filogenética comparada, no sólo para escapar a las limitaciones

propias de métodos concretos, sino también para aprovechar la información extra que se puede obtener con herramientas novedosas que no fueron incluidas en la investigación de Muñoz – Durán (2011). De todas formas estas investigaciones tienen focos diferentes, pues mientras el trabajo de Muñoz – Durán (2011) abarca todos los carnívoros, el presente estudio se concentra fundamentalmente en los cánidos.

Pero la dieta no ha sido el único rasgo que se ha buscado relacionar con la socialidad. Algunas investigaciones relacionan el tamaño corporal con estrategias altamente carnívoras, y de una manera similar, se ha buscado asociar el tamaño corporal con niveles de socialidad en cánidos (Van Valkenburgh *et al.* 2003). No obstante, como se mencionó en la sección anterior, el poder explicativo del tamaño corporal sobre la dieta no parece ser muy alto, y algo similar puede estar ocurriendo con la socialidad. Por ejemplo, *Chrysocyon brachyurus* y *Speothos venaticus*, dos especies que rompen el patrón de dieta y tamaño corporal, también ponen en duda la relación entre tamaño y socialidad, en tanto que *Chrysocyon brachyurus*, un cánido grande que se supone debería ser social, es en realidad solitario (Macdonald *et al.* 2004); mientras que *Speothos venaticus*, un cánido mediano que se supone podría ser solitario o familiar, es en realidad altamente social (Muñoz-Durán 2010). La idea de que el tamaño corporal impone diferentes restricciones energéticas sobre la reproducción de cánidos pequeños y grandes también ha sido cuestionada (Geffen *et al.* 1996), con lo que se desmiente que el tamaño corporal sea la influencia decisiva en su organización social (Macdonald *et al.* 2004). De manera que, aunque los cánidos grandes tienden a formar grupos numerosos que tienen mayores ventajas depredatorias, la masa corporal aumentada no implica necesariamente la ocurrencia de caza cooperativa o consumo de presas de gran tamaño (Moehlman & Hofer 1997).

Debido a que se han encontrado relaciones estrechas entre tamaño cerebral y aspectos de la historia de vida de los mamíferos euterios (Bekoff *et al.* 1984), no es de extrañar que se hayan realizado exploraciones del comportamiento social basadas en el estudio del cerebro. (Gittleman 1986a; Gittleman 1994; Van Valkenburgh *et al.* 2003). Aunque algunas observaciones parecen sugerir que los cánidos sociales tienen cerebros más grandes, la evidencia reciente cuestiona este patrón, por lo que su veracidad queda puesta en tela de juicio (Gittleman 1986a). También se ha propuesto que los cerebros de los cánidos tienen el giro porreano más grande que el de los félidos, y que esta región está aún más expandida en los cánidos que cazan en manadas. No obstante, la relación funcional entre anatomía cerebral externa y fenómenos complejos como la inteligencia y la socialidad no está bien establecida, por lo que parece un criterio débil para determinar los niveles de socialidad en cánidos actuales y extintos (Van Valkenburgh *et al.* 2003).

Como puede verse, no hay suficiente claridad en cómo la socialidad se relaciona con otros elementos morfológicos y ecológicos de los carnívoros. Estas relaciones no sólo son importantes para entender el contexto ecológico en el cual evolucionó la socialidad misma, sino también para encontrar luces que permitan estudiar mejor otros aspectos que caracterizan la vida en grupo, como el cuidado parental, los períodos de gestación, los sistemas de

apareamiento, los patrones de dispersión, la territorialidad y la comunicación, entre otros (Asa 1997; Bekoff *et al.* 1984; Macdonald *et al.* 2004; Moehlman & Hofer 1997; Naaktgeboren 1968).

4. MÉTODOS

4.1. Comportamiento social

La información acerca del comportamiento social fue obtenida a partir de revisión bibliográfica. Como la socialidad resulta de la combinación de múltiples factores, es difícil encontrar un rasgo único que pueda codificarse para estudiar la evolución de este fenómeno (Andersson 1984). Debido a esto, se tuvieron en cuenta varias características ligadas a la vida en grupo para proponer una codificación que tuviese sentido en un contexto filogenético, y así poder utilizarla en el estudio de la evolución de la socialidad.

Este grupo de atributos que en conjunto hablan de la socialidad no suelen aparecer de la misma forma en todos los cánidos. Mientras que algunas especies escasamente se congregan durante la época reproductiva o exhiben un cuidado parental limitado, otras viven en grupos sociales numerosos y complejos en los que sus miembros cooperan en el cuidado de las crías, la cacería y la defensa territorial, aún cuando algunos de ellos no estén cercanamente emparentados (Asa 1997; Muñoz-Durán 2010). Vale decir: Hay una considerable variación interespecífica en la organización social de la subfamilia Caninae, y los atributos involucrados en cada especie permiten reconocer diferencias en sus niveles de socialidad.

Para albergar esta complejidad y variabilidad, la codificación inicial se propuso como multiestado, basándose en los tres estados de carácter propuestos por Muñoz-Durán (2002):

- *Solitarios*: Establecen un área de acción pero no conviven con una pareja allí, básicamente permanecen juntos lo que dura la época reproductiva. La relación más duradera es la que se establece entre la hembra con sus crías, quienes finalmente tienden a dispersarse de su territorio natal. La naturaleza temporal de estos vínculos hace que los individuos permanezcan generalmente solos o en grupos muy reducidos, y que el cuidado parental recaiga principalmente en la madre, aunque en algunas especies el macho puede participar de forma directa o indirecta. Suelen permanecer solos para forrajear o cazar presas pequeñas.
- *Familiares*: Las parejas tienden a estar juntas todo el año y algunas crías, especialmente las hembras, permanecen en su territorio natal hasta la siguiente temporada reproductiva o incluso hasta después de la misma, en cuyo caso pueden ayudar con el cuidado de los nuevos cachorros. El carácter más duradero de estos vínculos resulta en agregaciones familiares que se refugian de manera conjunta y pueden forrajear o cazar cooperativamente.
- *Sociales*: Viven en grupos numerosos de individuos que pueden o no estar emparentados. Estas manadas o clanes ocupan territorios y los defienden; además suelen cazar, alimentarse y refugiarse de manera conjunta. Los grupos altamente sociales exhiben jerarquías de

dominancia estrictas, donde machos y hembras de menor rango permanecen en el grupo como ayudadores no reproductivos.

Debido a que algunos métodos de filogenética comparada funcionan exclusivamente con caracteres binarios, esta codificación de partida tuvo dos variantes: En la primera se agruparon las especies con tendencias sociales y se dejaron las solitarias en un solo estado de carácter. Los dos estados resultantes son: *Solitarios* y *Familiares* (donde *Familiares* alberga dos de los estados de carácter originales: *Familiares* y *Sociales*). En la segunda se dejaron las especies altamente sociales en un solo estado de carácter y se agruparon las especies restantes; los dos estados resultantes son: *Solitarios* y *Sociales* (donde *Solitarios* alberga dos de los estados de carácter originales: *Solitarios* y *Familiares*).

Todas las especies vivientes de cánidos, a excepción de *Canis rufus* y *Urocyon littoralis* fueron evaluadas según estos criterios y asignadas a un estado de carácter particular, partiendo de la información disponible en la literatura.

4.2. Estrategias alimentarias

Las estrategias alimentarias fueron propuestas a partir de la relación entre morfología craneal e información disponible en la literatura sobre dieta. El estudio morfológico del cráneo en función de variables ecológicas tiene varias ventajas: A corto plazo aporta rigurosidad a los grupos propuestos en este trabajo, pues la identificación de algunos gremios alimentarios puede volverse subjetiva y por ende variar de acuerdo a la opinión de los investigadores (Holliday & Steppan 2004); esta subjetividad puede enfrentarse mediante la aplicación de métodos cuantitativos que de un tiempo para acá han resultado valiosos para analizar las formas biológicas, en contraposición a los métodos descriptivos usados antiguamente (Van der Molen *et al.* 2007). A largo plazo permite comenzar a construir una línea de base para trasladar preguntas de ecología evolutiva a especies extintas, mediante análisis morfológicos directos sobre el registro fósil y contraste de inferencias indirectas llevadas a cabo con métodos de filogenética comparada (Polly 2008; Van Valkenburgh & Koepfli 1993).

En este trabajo el cráneo fue estudiado mediante análisis de morfometría geométrica. Esta aproximación permite estudiar el tamaño y la conformación por separado, manteniendo la organización espacial de las estructuras bajo estudio y centrando la atención en efectos adaptativos más que en efectos ambientales que influyen sobre la variación morfológica (Van der Molen *et al.* 2007). Esto constituye una ventaja con respecto a varias aproximaciones previas que han estado fundamentalmente centradas en el tamaño (Macdonald *et al.* 2004; Wang *et al.* 2004b; Van Valkenburgh *et al.* 2003); y otras que han abordado el problema de la conformación pero mediante medidas craneodentales y cocientes (Van Valkenburgh & Koepfli 1993). Si bien es cierto que las medidas lineales aportan valiosa información morfológica, a menudo fallan en controlar el efecto del tamaño sobre la conformación; algunas falencias dimensionales de este tipo pueden superarse computando cocientes con las medidas lineales, pero muchas veces esto no es suficiente para

capturar la variación conformacional (Van der Molen *et al.* 2007). La pericia del investigador es fundamental en la selección de medidas y el ensamble de cocientes para que los resultados obtenidos capturen información relacionada con la funcionalidad de las estructuras estudiadas, el problema es que esto puede generar resultados sesgados. Por ejemplo, los cocientes empleados por Van Valkenburgh & Koepfli (1993) partieron de medidas fundamentalmente relacionadas con las adaptaciones a los hábitos altamente carnívoros, y si bien es cierto que lograron separar las especies hipercarnívoras del resto, la estructuración de las especies menos carnívoras no fue clara. De hecho, este sesgo se ve confirmado al excluir a *Otocyon megalotis* del análisis por sus tendencias altamente insectívoras y dentición atípica (Van Valkenburgh & Koepfli 1993). En este sentido, la morfometría geométrica puede ser una alternativa interesante pues hace una aproximación menos direccional al estudio de la conformación (Van der Molen *et al.* 2007).

La codificación de estrategias alimentarias a partir de la revisión bibliográfica se basó en la propuesta de (Muñoz-Durán 2002):

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

Así como en el comportamiento social, esta codificación de partida también se segmentó en dos variantes con el objeto de tratar este rasgo como un carácter binario en algunos métodos de filogenética comparada. En la primera se asignaron las especies con tendencias carnívoras a un estado de carácter y se agruparon las especies restantes en otro; los dos estados resultantes son: *Omnívoros* y *Carnívoros* (donde *Omnívoros* alberga dos de los estados de carácter originales: *Omnívoros* e *Insectívoros*; así mismo, *Carnívoros* alberga dos de los estados de carácter originales: *Carnívoros* e *Hipercarnívoros*). En la segunda se alojaron las especies altamente carnívoras en un estado de carácter y se agruparon las especies restantes en otro; los dos estados resultantes son: *Omnívoros* e *Hipercarnívoros* (donde *Omnívoros* alberga tres de los estados de carácter originales: *Omnívoros*, *Insectívoros* y *Carnívoros*).

Además de que en algunas especies de cánidos el dimorfismo sexual es marcado, ciertos aspectos de la anatomía funcional en carnívoros pueden variar dependiendo del sexo (Del Moral Sachetti *et al.* 2009); debido a esto, los análisis morfogeométricos se hicieron para cada sexo por separado y también para todos los individuos juntos (incluyendo a los que no tenían determinado el sexo). En todos los casos, la muestra estuvo restringida a especímenes adultos

para evitar sesgos debidos a efectos alométricos de crecimiento ontogenético (Caumul & Polly 2005). Los criterios para seleccionar individuos adultos fueron los siguientes:

- Presencia del tercer molar inferior; es lo más confiable en especies donde este diente no se ha perdido.
- Cresta sagital desarrollada.
- Proceso postorbital desarrollado.
- Cresta nucal desarrollada.

4.2.1. Imágenes de referencia

Los análisis de morfometría geométrica se efectuaron sobre imágenes bidimensionales del cráneo de 33 especies de cánidos actuales (Anexo 1). Las imágenes se obtuvieron mediante registro fotográfico, efectuado sobre el cráneo en vista lateral y el dentario. Los especímenes a los cuales se les tomaron las fotografías se encontraban almacenados en colecciones alojadas en museos de Alemania, París, Inglaterra, Estados Unidos y Colombia (Anexo 1).

Las fotografías fueron tomadas por un solo miembro del grupo de Ecología Evolutiva de la Universidad Nacional de Colombia, para evitar sesgos relacionados con imprecisiones entre observadores. Aunque cada cráneo exigía condiciones de captura diferentes, se trataron de estandarizar algunas de ellas para homogenizar la presentación de las imágenes sobre las cuales se tomarían los datos posteriormente, esto permite disminuir la variación relacionada con artificios de la fotografía. Todas las fotografías fueron tomadas con una cámara Canon Rebel XTI instalada sobre un trípode y conectada a un computador, esto permitió dispararla de manera remota y chequear cada imagen al instante, con el fin evitar la trepidación y repetir exclusivamente las fotografías que tuvieran problemas. Aunque se cuidó que la distancia focal se mantuviera cercana a los 40 cm., se utilizó el zoom en ocasiones debido a que los cráneos tenían diferente tamaño, es decir, se pretendía que en cada toma el cráneo ocupara la mayor área posible de la fotografía.

Debido a que los cráneos son estructuras tridimensionales, hay un alto riesgo de incurrir en errores de paralaje al capturarlos bidimensionalmente. Para reducir este riesgo, la cámara permaneció en un ángulo de tiro constante y los cráneos fueron alineados con respecto a la misma mediante el uso de una regleta cuadrículada.

En cada fotografía debía registrarse una medida de referencia que luego sería utilizada para establecer la escala de la imagen, sin esta información, el tamaño del cráneo sería sobre o subdimensionado dependiendo de variaciones en la distancia focal o el zoom. En la mayoría de casos esta medida de referencia fue tomada directamente sobre las estructuras, con regla o pie de rey digital con resolución de 0.01 mm. No obstante, una regleta también fue ubicada en sitios estratégicos para tener un respaldo y para usar como alternativa cuando el estado de preservación del espécimen no permitiera efectuar la medición directa (Vg. Cuando el cráneo tenía porciones destruidas o

cortadas). En estos casos la ubicación de la regleta era importante, pues la profundidad con respecto al objetivo podía hacer que la escala fuera sobre o subdimensionada. 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.

Como puede verse, aunque hubo preferencias en las caras a registrar, la selección final se hizo por conveniencia, utilizando los lados mejor preservados o donde las estructuras se vieran más claras. Este trabajo asume la simetría craneal que los cánidos deben exhibir por ser animales bilaterios (Hickman *et al.* 2002). El problema de la asimetría en los cánidos exigiría aproximaciones analíticas complejas y extensas que no son propósito de este trabajo.

Trató de aprovecharse la iluminación natural en la medida de lo posible, 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 flash. También se procuró usar 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 pues se dejó activada la programación automática de la cámara.

4.2.2. Morfometría geométrica

Para proceder a la digitalización de las fotografías tomadas, se seleccionaron varios puntos morfométricos o *landmarks*, que no corresponden a dimensiones lineales sino a caracteres basados en coordenadas (Van der Molen *et al.* 2007). Aunque la elección de *landmarks* puede estar basada en un criterio meramente operativo (es decir, que sean de fácil reconocimiento en todas las imágenes de referencia), en este estudio se procuró seleccionar estructuras homólogas para el posicionamiento de *landmarks* (Van der Molen *et al.* 2007), es decir, que ocurrieran en todos los especímenes porque las habían heredado del mismo ancestro. Adicionalmente se procuró que los puntos albergaran significado funcional, relacionado especialmente con las ventajas biomecánicas del cráneo para la mordida.

Las nubes densas de *landmarks* a menudo fallan en proveer información relevante acerca de la variación en la estructura completa, o pueden ser parcialmente redundantes. Debido a esto, los puntos anatómicos seleccionados fueron repartidos en varias combinaciones de *landmarks* para llevar a cabo los análisis de morfometría geométrica, dando lugar a cinco combinaciones en la vista lateral del cráneo y dos combinaciones en el dentario (Figura 1). Esto permitió manejar un número discreto de *landmarks* en cada uno de los análisis propuestos para no abusar del tamaño muestral, y también permitió estudiar más a fondo regiones específicas del cráneo.

Los puntos anatómicos seleccionados fueron convertidos a coordenadas en un plano bidimensional con el programa tpsDig2 (Rohlf 2006), que también permitió establecer la escala de las imágenes a partir de las medidas de referencia. Con los *landmarks* posicionados se obtuvo una matriz de coordenadas que fue procesada mediante el Análisis Generalizado de Procrustes (GPA); esto se logró con el programa tpsRelw (Rohlf 2007), quien también generó las variables de tamaño y conformación que fueron utilizadas posteriormente para análisis morfológicos. El programa utilitario tpsUtil (Rohlf 2008) facilitó la construcción, modificación y transformación de múltiples archivos.

En esta investigación se procuró usar tantos *landmarks* tipo I como fuera posible, es decir, aquellos que están respaldados por una sólida evidencia biológica (Vg. suturas y forámenes). No obstante, la cantidad de este tipo de estructuras en los cráneos es limitada y fue necesario recurrir a *landmarks* tipo II (respaldados más por evidencia geométrica que por evidencia anatómica) y *landmarks* tipo III (poseen al menos una coordenada deficiente), que son menos rigurosos y por ende pueden añadir más variación (Van der Molen *et al.* 2007). Para evaluar el impacto de esta variación se hicieron exploraciones en vista lateral, tratando algunos de estos puntos como *semilandmarks*. Con esta aproximación, el punto marcado como *semilandmark* es resbalado sobre una tangente definida por otros dos puntos de referencia (que en lo posible deben ser *landmarks* claros) para capturar algo de la variabilidad del punto, rescatando en cierta medida la homología posicional. Los puntos de referencia fueron seleccionados por conveniencia posicional con respecto al *semilandmark*, es decir, que conformaran triángulos bien definidos donde la tangente se correspondiera con la curva por la que se pretendía poner a deslizar el punto morfométrico. En el análisis Lateral 1 el punto 5 fue marcado como *semilandmark*, empleando como referencia los puntos 3 y 4; en el análisis Lateral 2 se implementó la misma estrategia que en el análisis Lateral 1; en el análisis Lateral 4 los puntos 11 y 6 fueron marcados como *semilandmarks*, empleando como referencia los puntos 7 y 10 para el 11, y los puntos 4 y 7 para el 6; en el análisis Lateral 5 el punto 5 fue marcado como *semilandmark*, empleando como referencia los puntos 4 y 8.

4.2.2.1. Supuestos

Antes de proceder con los análisis morfológicos era necesario identificar si el criterio de posicionamiento de *landmarks* era claro, de otra forma la variación encontrada no se debería a efectos biológicos sino a problemas con la toma de

datos. Para lograrlo se llevaron a cabo pruebas de Repetibilidad sobre las matrices de coordenadas alineadas de todos los individuos (sin discriminar por sexo), y también sobre las variables de tamaño. La repetibilidad indica qué tanta correlación existe entre dos medidas del mismo individuo, señalando la precisión con que fueron colocados los *landmarks*.

Para llevarla a cabo, se seleccionó una submuestra aleatoria de 50 individuos para cada región (Lateral y dentario) con tpsUtil, y se hizo un reposicionamiento de todos los *landmarks* con los mismos criterios utilizados en la digitalización original, mediante 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), de manera que los datos originales y los reposicionados quedaron en un mismo archivo. Se aplicó el Análisis Generalizado de Procrustes sobre estos archivos ensamblados mediante el programa MOG (Dujardin 2003a), que a su vez permitió hacer una exploración gráfica de la Repetibilidad tanto para las coordenadas alineadas como para las variables de tamaño. Los archivos de coordenadas alineadas y tamaño obtenidos con MOG (Dujardin 2003a) fueron procesados en VAR (Dujardin 2003b) donde se realizaron las pruebas de Repetibilidad. La prueba se consideró aprobada cuando la Repetibilidad era mayor al 90%.

La Repetibilidad es prueba suficiente de que los datos pueden ser utilizados en análisis morfogeométricos posteriores, no obstante, dado que el procedimiento exige una submuestra aleatoria y que varias pruebas estadísticas parten del supuesto de aleatoriedad, se corrieron pruebas de Bartels para los componentes de cada eje en las coordenadas alineadas y para las variables de tamaño, haciendo uso del paquete lawstat (Noguchi *et al.* 2009) para el programa R (R Development Core Team 2009); la prueba de Bartels para la aleatoriedad está basada en la versión ranqueada de cocientes de von Neumann.

Se hicieron algunas pruebas de normalidad y homocedasticidad para explorar la posibilidad de utilizar estadística paramétrica sobre las variables de tamaño y conformación. Para esta exploración se utilizaron las combinaciones de *landmarks* Lateral 1 y Lateral 3 con machos y hembras mezclados, haciendo uso del programa PAST (Hammer *et al.* 2001). La prueba de Shapiro – Wilk sobre las matrices de tamaño centroide con todos los especímenes dieron soporte para la normalidad en la muestra de cánidos insectívoros ($W = 0.9779$, $p=0.2679$) y carnívoros ($W = 0.9878$, $p=0.05336$), pero no para omnívoros ($W = 0.9178$, $p=7.609 \times 10^{-16}$) ni hipercarnívoros ($W = 0.9755$, $p=0.01341$) en la combinación Lateral 1; sobre la combinación Lateral 2 la normalidad fue soportada para la muestra de cánidos insectívoros ($W = 0.992$, $p=0.949$), pero no para hipercarnívoros ($W = 0.9703$, $p=0.004161$), omnívoros ($W = 0.9192$, $p=7.177 \times 10^{-16}$) ni carnívoros ($W = 0.979$, $p=0.001696$). Estos resultados no mejoraron mucho tras aplicar transformaciones logarítmicas ni tras recurrir a otras pruebas como Jarque – Bera o la prueba de bondad de ajuste χ^2 . La prueba de Welch detectó heterocedasticidad en estas muestras tanto en la combinación Lateral 1 ($F = 142.1$, g.l. = 291.8, $p=9.208 \times 10^{-57}$) como en la combinación Lateral 2 ($F = 212.1$, g.l. = 338.4, $p=2.159 \times 10^{-77}$). La prueba

ómnibus de Doornik y Hansen sobre las matrices de pesos de los consensos dieron soporte para la normalidad multivariada tanto de Lateral 1 ($E_p = 20.17$, $p=0.4474$) como de Lateral 2 ($E_p = 17.24$, $p=0.3703$); no obstante, la prueba M de Box reportó desigualdad en las matrices de covarianza tanto para el primer ($M = 140.96$, $p=0.0019231$) como para el segundo caso ($M = 95.054$, $p=0.0011486$). Pero en el caso de la matriz de pesos con todos los individuos, la prueba ómnibus de Doornik y Hansen no dio soporte para la normalidad multivariada de la combinación Lateral 1 ($E_p = 298.1$, $p=1.995 \cdot 10^{-51}$), ni tampoco para la Lateral 3 ($E_p = 341.1$, $p=7.305 \cdot 10^{-63}$), así como la prueba M de Box reportó desigualdad de matrices de covarianza tanto para el primer ($M = 921.88$, $p=2.333 \cdot 10^{-155}$) como para el segundo caso ($M = 836.82$, $p=9.7029 \cdot 10^{-151}$). La exploración con estos dos subanálisis mostró inestabilidad en el cumplimiento de supuestos, lo que de entrada indicó que la implementación de estadística paramétrica tendría limitaciones. Dado que múltiples subanálisis fueron ensayados, las transformaciones no representaban una buena opción por lo variables que terminarían siendo bajo diferentes combinaciones de *landmarks*, más teniendo en cuenta el pobre desempeño que las transformaciones logarítmicas tuvieron en estas exploraciones. Así, con el objeto de concretar la estandarización del procedimiento, se optó por implementar aproximaciones no paramétricas.

4.2.2.2. Conformación

El Análisis Generalizado de Procrustes controla los efectos de tamaño, posición y orientación de las configuraciones en el espacio, por lo que las variables resultantes incorporan fundamentalmente información conformacional poco influenciada por variación no biológica (Van der Molen *et al.* 2007); el efecto de la reflexión es controlado por el investigador durante la digitalización. Estas transformaciones tienen lugar en un espacio multidimensional curvo de donde las configuraciones alineadas deben ser proyectadas a un hiperplano tangencial, para ser susceptibles de análisis mediante métodos estadísticos convencionales; para este propósito se recurrió a la proyección ortogonal. La evaluación espacial de las deformaciones se logró mediante la Lámina Delgada Deformada (TPS), una técnica que descompone la conformación en componentes uniformes y no – uniformes, los cuales reflejan la variación global y las deformaciones localizadas en las estructuras estudiadas, respectivamente (Van der Molen *et al.* 2007). Los componentes uniformes y no uniformes de cada espécimen fueron almacenados en una Matriz de Pesos obtenida con el programa tpsRelw, el cual permitió también hacer la evaluación gráfica en las rejillas de conformación mediante la comparación de taxones con hábitos alimentarios marcados.

Para poder aplicar análisis multivariados sobre la Matriz de Pesos proveniente de tpsRelw, fue necesario transformarla por medio del programa TET (Dujardin 2002c). Sobre las Matrices de pesos transformadas se usaron métodos exploratorios y clasificatorios para probar la asociación entre dieta y conformación craneal.

Los métodos exploratorios permiten manejar los problemas complejos con mayor facilidad. Un ejemplo típico es el Análisis de Componentes Principales,

que permite identificar la combinación de variables que explican la máxima variación entre múltiples ejes ortogonales (Andersson 2003; Holliday & Stepan 2004). 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).

La aproximación exploratoria se llevó a cabo mediante Análisis de Deformaciones Relativas, efectuados sobre los consensos de cada especie para poder identificar las tendencias de los datos, ya que es difícil detectar patrones en las espesas nubes de puntos que resultan de la evaluación directa de tantos especímenes. Los consensos son configuraciones de referencia que en este caso resumen la conformación para cada especie, y fueron obtenidos con el programa tpsRelw. Matemáticamente, el Análisis de Deformaciones Relativas hace lo mismo que el Análisis de Componentes Principales, pero en términos morfológicos representan cosas diferentes. En un Análisis de Componentes Principales aplicado sobre una matriz morfométrica tradicional, los coeficientes están altamente correlacionados con las variables originales y siempre muestran el mismo signo, además el primer componente principal da cuenta del tamaño. Mientras tanto, en un Análisis de Deformaciones Relativas los coeficientes no tienen alta correlación con las variables originales y hay polaridad (es decir, pueden tener diferente signo), además el primer componente principal no da cuenta del tamaño. Adicionalmente, los Análisis de Deformaciones Relativas se restringen a las matrices de covarianza, entre otras cosas porque las variables de conformación no son heterogéneas en términos de sus unidades; además las matrices de correlación no son constantes en los cambios que hacen a cada *landmark* y sus resultados pueden variar dependiendo de la orientación de la configuración. Para los Análisis de Deformaciones Relativas se hizo uso del programa BAC (Dujardin 2002a). En cada análisis de este tipo se aplicaron 1000 iteraciones de Bootstrap cuyos resultados fueron presentados en el primer componente principal, para dar mayor soporte a la distribución de los datos en la ordenación. En la representación gráfica de este componente principal se evaluó la dispersión de los grupos alimentarios mediante polígonos convexos que englobaban a las especies pertenecientes a una misma categoría. Aquellos Análisis de Deformaciones Relativas donde las combinaciones de *landmarks* mostraban una correspondencia con las categorías alimentarias preestablecidas, fueron utilizados como punto de partida para dirigir las pruebas posteriores, no sólo sobre la conformación (clasificadoras) sino también sobre el tamaño.

Para efectos comparativos (Sección 4.2.2.), los *semilandmarks* fueron especificados con el programa tpsUtil y los análisis morfogeométricos posteriores de los cuales derivaron las matrices conformacionales fueron efectuados con tpsRelw. La comparación de matrices conformacionales de *landmarks* y *semilandmarks* se llevó a cabo mediante inspección gráfica de los Análisis de Deformaciones Relativas, llevados a cabo con PAST.

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 & Stepan 2004). Esta aproximación es bastante robusta pero difícil de aplicar a datos biológicos, ya que difícilmente cumplen los requisitos de normalidad multivariada, igualdad de matrices de covarianza, grupos balanceados y tamaño muestral considerable.

En este trabajo se calcularon distancias de Mahalanobis durante los análisis discriminantes, y su significancia estadística fue computada por medio de pruebas de permutación no paramétricas, superando en gran medida las fuertes exigencias de los supuestos. En cada análisis se utilizaron 1000 permutaciones para probar si las distancias de Mahalanobis de los grupos reconocidos en los Análisis de Deformaciones Relativas eran producto del azar. Las comparaciones fueron corregidas por Bonferroni cuando involucraban más de dos grupos, es decir, cuando se utilizó la codificación multiestado de partida. Estas distancias fueron usadas para construir dendrogramas mediante el algoritmo UPGMA, reflejando las similitudes de las estrategias alimentarias en términos de la conformación craneal (estos dendrogramas tienen sentido cuando se comparan más de dos grupos, por lo que sólo se reportan para la codificación multiestado). Las distancias de Mahalanobis son apropiadas para estudiar la variación morfológica, ya que tienen en cuenta tendencias de los datos que pueden estar relacionadas con los fenómenos biológicos asociados a los cambios conformacionales.

Estas distancias también permiten conocer qué tan alejada está cada conformación de la media de su especie, permitiendo construir una reclasificación. La reclasificación tuvo lugar mediante Chequeo de Clasificación Cruzado, que funciona como un soporte de las agrupaciones propuestas originalmente. De esta manera, cuando el Chequeo de Clasificación Cruzado indicaba que menos del 80% de los individuos estaba correctamente asignado (Holliday & Stepan 2004), se evaluaba cada individuo del grupo para identificar si alguna especie tendía a quedar reclasificada en alguna categoría dietaria diferente. Este procedimiento fue aplicado a partir de todos los especímenes (no los consensos) con el módulo PAD (Dujardin 2002b) del programa CLIC (versión 35), que a su vez incorpora al programa PHYLIP (Felsenstein 2005) para la construcción de los dendrogramas. Se usaron todos los especímenes porque en este caso la inferencia requiere de un elevado tamaño muestral por grupo (Dujardin 2000). La solidez de las clasificaciones propuestas fue contrastada con las reclasificaciones mediante el estadístico Kappa, haciendo uso del paquete irr (Gamer *et al.* 2009) para el programa R (R Development Core Team 2009). El estadístico Kappa fue interpretado a partir de la escala de valoración propuesta por Landis & Koch (1977), en la que se contrasta la concordancia de dos observaciones diferentes (Tabla 1).

4.2.2.3. Tamaño

Antes del Análisis Generalizado de Procrustes el tpsRelw calcula el tamaño centroide, un estimador isométrico que funciona bien como una variable de tamaño porque muestra la magnitud de la dispersión de *landmarks* alrededor

del centro de la configuración (Van der Molen *et al.* 2007). De esta manera, todos los especímenes recibieron un valor de tamaño centroide que fue comparado en términos de la dieta mediante pruebas univariadas. Las estrategias alimentarias contrastadas derivaron en cada región craneal a partir de la exploración realizada con el Análisis de Deformaciones Relativas.

Para las comparaciones de las cuatro estrategias alimentarias básicas se aplicaron pruebas Kruskal – Wallis; en caso de encontrar diferencias significativas, se aplicaron pruebas pareadas de Mann – Whitney corregidas por Bonferroni para determinar en qué categorías se concentraban las diferencias. Para las dos variantes binarias se aplicaron pruebas U de Mann – Whitney. Todas estas pruebas fueron ejecutadas con el paquete stats del programa R (R Development Core Team 2009). También se hicieron comparaciones visuales mediante gráficos de cajas y bigotes, empleando el paquete graphics del programa R (R Development Core Team 2009).

4.3. Filogenia

Como esta investigación está dirigida a entender aspectos evolutivos de la ecología y comportamiento de los cánidos, se hace supremamente necesario contar con una filogenia del grupo que proporcione un contexto histórico sobre el cual puedan explorarse estos rasgos (Zrzavý & Říčanová 2004). Si bien es cierto que muchos intentos se han propuesto generar topologías confiables de cánidos, muchos de ellos han puesto una atención especial en defender ciertas fuentes de información como generadores irremplazables de caracteres filogenéticos. Los conflictos topológicos son notables en muchos casos, y las relaciones internas de ciertos grupos tienden a variar dependiendo de la evidencia usada (Tedford *et al.* 1995). De un tiempo para acá los datos moleculares han sido fuertemente promocionados por la gran cantidad de caracteres que proporcionan, su delimitación objetiva y su supuesta historia conservada, en la que convergencias y reversiones parecen ser mínimas (Eernisse & Kluge 1993). Tradicionalmente, las relaciones filogenéticas estuvieron soportadas por caracteres morfológicos, pero argumentos como los recién expuestos han ido desplazando a estos rasgos como fuentes de información filogenética, lo que no sólo ha incrementado el número de topologías disponibles, sino también el número de controversias (Eernisse & Kluge 1993; Wang & Tedford 2007).

Entre las principales críticas que han promovido el uso de caracteres moleculares para estimar relaciones filogenéticas en cánidos, se encuentra que los rasgos morfológicos son homoplásicos debido a lo convergentes que pueden llegar a resultar ante presiones similares (Bardleben *et al.* 2005a; Wayne *et al.* 1997). No obstante, los caracteres morfológicos siguen siendo cruciales en la estimación filogenética de la familia Canidae, en parte porque una porción sustancial de su historia sólo puede ser conocida a través del registro fósil (Wang & Tedford 2007). Incluso desde el punto de vista citogenético los cánidos son una familia poco usual de Carnívoros, en la que los cariotipos varían considerablemente en el número y morfología de cromosomas (Wayne *et al.* 1987a). En defensa de los caracteres morfológicos, algunos investigadores indican que el número de caracteres no es un indicador

de su calidad, y que preguntas relacionadas con el alineamiento y la interpretación de sitios faltantes generan dudas con respecto a la afamada objetividad de los datos moleculares, que además no son inmunes a las homoplasias (Eernisse & Kluge 1993). Por otro lado, así las topologías derivadas de análisis moleculares sean contundentes, sigue existiendo la duda de si las topologías resultantes reflejan árboles de genes o árboles de especies (Wang & Tedford 2007). Es más, se ha encontrado que la señal filogenética sigue siendo recuperable aún cuando parezca estar diluida en rasgos presumiblemente adaptativos. Aún cuando los rasgos morfológicos (entre ellos los esqueléticos, que son comúnmente usados en mamíferos) sean funcionales, siguen teniendo un considerable espectro óptimo de reconstrucción filogenética. Mientras que la tasa evolutiva sea lo suficientemente lenta y las longitudes de ramas lo suficientemente cortas, la reconstrucción filogenética a partir de datos morfológicos es posible. En suma, los caracteres morfológicos siguen siendo relevantes en la medida que la adaptación funcional puede seguir siendo compatible con la reconstrucción filogenética: La adaptación funcional es un proceso filogenético y la transformación filogenética ocurre dentro de un contexto funcional. Curiosamente, la crítica sobre los caracteres morfológicos relacionados con la homoplasia podría aplicarse también sobre los caracteres moleculares, en la medida que así como los datos de morfología van a estar influenciados por respuestas adaptativas, los genes también lo estarán por tasas mutacionales, longitudes de secuencias, y selección sobre sitios no sinónimos, aspectos que no escapan a cuestiones funcionales (Caumul & Polly 2005; Polly 2008).

Y si estos aspectos funcionales no deslegitiman el uso de caracteres morfológicos (y en cierta medida el de los moleculares), tampoco deberían deslegitimar el uso de caracteres de ecología y comportamiento, fuertemente criticados por albergar altos niveles de homoplasia. Curiosamente, esta supuesta homoplasia desproporcionada de los caracteres ecológicos y comportamentales no ha sido constatada en el campo experimental, al compararla con niveles de homoplasia en caracteres morfológicos (de Queiroz & Wimberger 1993). Aunque es común la creencia de que los rasgos ecológicos y comportamentales son evolutivamente lábiles, existen varias razones para pensar que esto no es suficiente motivo para descartarlos como fuente de información filogenética. Por una parte, algunos caracteres comportamentales pueden ser altamente conservativos, lo cual se explica por la homeostasis evolutiva, vale decir, la tendencia de los organismos a evitar adaptarse ante cualquier situación extrema; esta homeostasis evolutiva protege a los animales de desarrollar comportamientos extremos que eventualmente resultarían no adaptativos. El resultado final es una homogeneidad beneficiosa en tanto que mantiene el reconocimiento intraespecífico de los animales, así como un desarrollo relativamente consistente bajo condiciones normales. Pero por otro lado, da lugar a cierta flexibilidad para hacer frente a nuevos estímulos, que permite a los animales adaptarse a los cambios que tengan lugar en el medio. El que algunos rasgos sean constantes y otros variables no es una condición exclusiva de la ecología y el comportamiento, pues lo mismo ocurre con las estructuras morfológicas y las secuencias génicas. Por eso una de las premisas básicas de la etología es que el comportamiento evoluciona esencialmente en la misma manera que la morfología (de Queiroz & Wimberger

1993; Maier 2001). Es cierto que la ecología y el comportamiento pueden cambiar más rápidamente que muchos rasgos morfológicos durante la vida de un individuo, pero eso no justifica que la plasticidad fenotípica en términos generales sea más alta para los primeros que para los segundos (de Queiroz & Wimberger 1993). De hecho, dentro de las mismas secuencias moleculares y entre rasgos morfológicos de la misma naturaleza (Vg. Esqueléticos), puede haber alta variabilidad, por lo que no hay uniformidad en la señal filogenética embebida en estos datos (Caumul & Polly 2005; Polly 2008). Particularmente en carnívoros, la consistencia de ciertos rasgos de ecología y comportamiento entre familias es notable, y su contribución en la reconstrucción filogenética puede ser sustancial (Bekoff *et al.* 1984; Zrzavý & Řičánková 2004).

En vista de las abundantes controversias topológicas en las filogenias de cánidos, en esta investigación se optó por generar una hipótesis propia. Los análisis de congruencia taxonómica no fueron utilizados para justificar el uso de cierto tipo de caracteres sobre otros, sino para explorar los datos. Las relaciones de parentesco propuestas en esta investigación derivaron de análisis de evidencia total. Esta aproximación es ventajosa porque usa la congruencia de caracteres para encontrar la hipótesis filogenética que mejor se ajuste a un grupo de sinapomorfías no particionadas, donde idealmente se encuentran todos los datos relevantes de los organismos bajo estudio (Eernisse & Kluge 1993). Esto permite que todos los caracteres participen como candidatos a hipótesis de homología, restando la responsabilidad a los consensos (topologías que representan relaciones de parentesco, pero que no son datos) de proponer los árboles definitivos. Si un organismo está integrado por diversos constituyentes (secuencias génicas, rasgos morfológicos y aspectos de historia de vida, entre otros) que se encuentran caracterizados por una historia (es decir, que son filogenéticamente informativos), todos ellos son relevantes para tratar de entender las relaciones evolutivas entre este organismo y otros. Si algún carácter está fallando en proveer información relevante para obtener un árbol de especies, será más fácil detectarlo a través de las incongruencias que afloran de la interacción de este con otros caracteres portadores de señal filogenética, independientemente de su naturaleza. Esto es particularmente importante cuando se estudian especies del Orden Carnivora, caracterizadas por un amplio espectro de adaptaciones comportamentales, ecológicas y morfológicas, así como una variabilidad intraespecífica sustancial que no resta relevancia a la remarcable consistencia con la que estos mamíferos se adaptan a sus hábitats. Es importante porque para poder resaltar tendencias de historia de vida sobre la filogenia de este grupo, se hace necesario contar con datos provenientes de muchas disciplinas, incluyendo a la anatomía, la fisiología, la taxonomía, el comportamiento y la ecología (Bekoff *et al.* 1984). En una filogenia, la participación de estos datos provenientes de múltiples fuentes será más activa mediante la implementación de análisis de congruencia de caracteres.

La combinación de matrices moleculares para análisis de congruencia de caracteres ha sido validada en análisis filogenéticos previos, pero no así la combinación de estas con matrices morfológicas (Bardeleben *et al.* 2005a; Wayne *et al.* 1997). La información de múltiples secuencias moleculares puede ser ventajosa por la complementariedad que proporcionan en términos

temporales. Por ejemplo, dado que los genes mitocondriales evolucionan rápidamente, pueden aportar relaciones relevantes en grupos con ancestros recientes; mientras tanto, los genes nucleares tienen un contenido de información vasto que potencialmente puede resolver mejor las relaciones entre grupos que tienen historias más largas (Wang & Tedford 2007). Pero por otro lado, el veto para combinar datos moleculares con morfológicos parece descansar en el hecho de que sus matrices son muy diferentes (Wayne *et al.* 1997). Esta observación convida más a revisar los datos y métodos para procesar matrices, que a inhabilitar el uso de análisis de congruencia de caracteres. La historia filogenética deja huella en múltiples fuentes de información, y el reto, más que identificar la fuente óptima, radica en determinar la interacción entre ancestría común y convergencia adaptativa, es decir, a hacer un buen procesamiento de los datos (Polly 2008). Con el desarrollo de nuevos métodos que posibilitan el análisis simultáneo de múltiples matrices, los análisis combinados no sólo son interesantes porque permiten usar todo el set de datos, sino también porque las topologías resultantes de diferentes algoritmos pueden ser contrastadas (Glennner *et al.* 2004; Jenner *et al.* 2009; Masters *et al.* 2007).

4.3.1. Datos

Como fuente de información para los análisis filogenéticos se utilizaron datos morfológicos, ecológicos, comportamentales, citogenéticos y moleculares (Anexo 2). El trabajo de Tedford *et al.* (1995) aportó una buena porción de los caracteres morfológicos utilizados en esta investigación, al igual que Zrzavý & Řiřánková (2004) quienes hicieron una compilación de datos dispersos en varias publicaciones. En ambos casos los datos fueron revisados detalladamente y cuando se encontraron inconsistencias en algunos caracteres, estos fueron chequeados y replanteados. Otros caracteres fueron propuestos por esta investigación y compilados a partir de revisión bibliográfica (Anexo 2). La toma, chequeo y complemento de diversos datos morfológicos se logró mediante la observación directa de especímenes o sus fotografías (Ver sección 4.2.), lo que eventualmente posibilitó la proposición de algunos caracteres adicionales (Caracteres 11, 19, 43, 44 y 46). Otros caracteres novedosos fueron compilados a partir de fuentes bibliográficas adicionales, como los relacionados con la postura (Caracteres 97, 98 y 99) a partir de los índices propuestos por Polly (2010), quien encontró señal filogenética en estos datos para varios grupos de carnívoros.

Diversos caracteres relacionados con el tamaño corporal también fueron compilados. Debido a que los tamaños corporales están reportados con un número de muestra desigual en diversas fuentes, se calcularon promedios ponderados con toda la información disponible (Caracteres 1, 2 y 3) antes de la discretización de sus caracteres asociados (Muñoz-Durán 2002). El peso neonatal específicamente (Carácter 3) fue controlado mediante el peso ponderado adulto, para evitar correlaciones con el tamaño corporal. La disponibilidad del número de mamas (Carácter 112) para los cánidos no es muy alta en la literatura, por lo que fue necesario recopilar mucha de esta información mediante la observación de pieles alojadas en museos (Anexo 3).

También se compilaron algunos datos cerebrales que no han sido muy explorados antes, aún cuando ya se ha discutido, por ejemplo, el valor potencial que algunos rasgos de anatomía cerebral externa (Caracteres 103 y 104) podrían tener sobre análisis filogenéticos (Lyras & Van der Geer 2003). Los volúmenes encefálicos pueden ser usados como estimadores de peso cerebral (Gittleman 1986a), por lo que se pueden construir algunos caracteres relacionados con la encefalización (Caracteres 100 y 101). Aunque ya hay mucha de esta información disponible para cánidos (Gittleman 1986a; Gittleman 1986b; Gittleman 1991), no todas las especies han sido muestreadas por lo que resultaban varios datos faltantes en la matriz filogenética tras la discretización. Para llenar estos datos faltantes fue necesario calcular el volumen aproximado de la cavidad craneal utilizando especímenes alojados en museos (especímenes 259450, 121171, 121172, 545110, 181150, 210323, 271418, 210324; Anexo 1). Para conseguirlo, se usó como referencia el peso de 100 ml. de quinua y se llenó cada cráneo con esta hasta quedar a nivel del foramen magnum, cuidando los orificios por los cuales la quinua pudiera escaparse; la quinua alojada en cada cráneo fue pesada y el volumen fue estimado a partir del peso de referencia.

Los datos de ecología y comportamiento fueron obtenidos mediante revisión de literatura. Con todos los datos disponibles se procedió a la codificación mediante estrategias conservativas con el objeto de disminuir el efecto de posibles cambios debidos a anagénesis. Se procuró que la información de la cual derivaron estos caracteres hubiese sido obtenida en condiciones silvestres, para evitar sesgos relacionados con las conductas aberrantes que pueden desarrollarse en el cautiverio (Maier 2001). Con mayor razón, la combinación de datos *in situ* y *ex situ* en un mismo carácter fue evitada en la medida de lo posible, por la variabilidad artificial que puede introducirse al equiparar dos respuestas que no se han producido bajo contextos análogos.

Tanto para los caracteres morfológicos como para los ecológicos y comportamentales se prefirió la discretización por saltos en la codificación de rasgos continuos. Los saltos fueron obtenidos a través de la desviación estándar, que fue multiplicada por algún coeficiente cuando el salto fallaba en discriminar la estructura propia del rasgo. Cuando esta estrategia generaba muchas autapomorfías en los extremos inferior y superior de la distribución, los primeros y últimos saltos más conspicuos fueron asignados a un mismo estado de carácter; esta práctica es consistente con la distribución de muchos rasgos continuos que se aproximan a la normalidad, donde la mayor ocurrencia de los datos se concentra en los valores centrales, mientras que en las colas de la distribución suelen encontrarse escasos valores dispersos. Cuando no había claridad en los saltos o estos eran muy abundantes (generando marcadas simplesiomorfías o autapomorfías, respectivamente) se recurrió a la discretización por percentiles; los percentiles del 33% fueron preferidos, pero en contados casos se recurrió a los percentiles del 25 y 50%. Los percentiles del 25% permitieron ganar estructura donde la información estaba disponible para un buen número de especies y la transición de valores continuos no era muy difusa; mientras que los percentiles del 50% fueron útiles donde la disponibilidad de información era escasa y mayor la probabilidad de proponer agrupaciones artificiosas.

Se utilizó la estrategia de codificación propuesta por Zrzavý & Řičánková (2004) para los caracteres citogenéticos, en gran parte derivados de Wayne *et al.* (1987a) y Wayne *et al.* (1987b). En cuanto a los datos moleculares, se utilizaron tres marcadores mitocondriales y seis marcadores nucleares (Anexo 2). Las secuencias mitocondriales derivaron fundamentalmente de Wayne *et al.* (1997) con algunas correcciones planteadas por Bardeleben *et al.* (2005a); este último trabajo fue además la principal fuente de secuencias nucleares. En ambos casos, se buscaron secuencias para las especies faltantes en el GenBank, tanto del grupo externo como del grupo interno.

4.3.1.1. Alineamiento

El alineamiento fue efectuado sobre cada marcador molecular por separado empleando el programa ClustalW a través de la interfaz para Windows de ClustalX2 (Larkin *et al.* 2007). Los alineamientos fueron efectuados bajo la opción de alineamiento completo, es decir, efectuando primero alineamientos pareados de secuencias con posterior alineamiento múltiple utilizando dendrogramas como guía. El retraso para adición de secuencias en el alineamiento múltiple se mantuvo en un nivel de identidad del 30%, de manera que secuencias que estuviesen por debajo de este nivel de identidad serían alineadas posteriormente. No se asumieron tendencias de transición debidas a la relación entre secuencias, por lo que el peso para las transiciones se mantuvo en 0.5. Para el alineamiento de cada marcador se ensayaron estrategias tanto restrictivas como permisivas, variando los costos de apertura y extensión de saltos, y corriendo tres iteraciones sobre el alineamiento final. Las diferentes estrategias fueron comparadas evaluando su efecto en la magnitud de supuestos generados (es decir, cantidad y longitud de saltos), las zonas de alineamiento ambiguo, las regiones y nucleótidos residuales, y la similitud resultante entre las secuencias. Para evaluar el efecto del alineamiento en términos de las relaciones entre las especies involucradas, se compararon fenogramas de las diferentes estrategias, obtenidos mediante el método de *Neighbor – joining* y corregidos por sustituciones múltiples; esta aproximación se llevó a cabo teniendo en cuenta los saltos y también omitiéndolos. Cada estrategia seleccionada como candidata fue comparada con un alineamiento obtenido bajo las mismas condiciones, pero iterando en cada paso; esta aproximación fue contrastada con el alineamiento iterado al final, obteniendo una versión final de alineamiento nucleotídico bajo ClustalX2.

Con las secuencias codificantes se hicieron algunas exploraciones adicionales. Debido al carácter funcional de las secuencias codificantes, algunas homologías posicionales pueden relucir más fácilmente mediante un alineamiento sobre aminoácidos, más que sobre las secuencias de DNA directamente. Esta exploración se hizo con el programa TranslatorX (Abascal *et al.* 2010), que permite alinear secuencias codificantes a partir del alineamiento de aminoácidos. Para evitar problemas con el marco de lectura en la traducción, los codones de inicio fueron consultados en GenBank para las secuencias que lo tuviesen disponible, y las inconsistencias encontradas entre especies fueron suplidas mediante la adición de saltos sobre los archivos en formato FASTA. De todas formas se le permitió al programa hacer una

estimación automática del marco de lectura más probable. Para realizar el alineamiento múltiple en TransalorX se recurrió a los algoritmos de ClustalW. Para la traducción de secuencias codificantes mitocondriales se seleccionó el código genético mitocondrial de vertebrados; y para las nucleares se seleccionó el código genético estándar/universal. Se implementó la opción de limpieza de alineamiento para remover las regiones altamente homoplásicas y construir un alineamiento nucleotídico con las regiones estables; esto sólo se hizo para determinar la magnitud de homoplasia resultante bajo esta estrategia mediante el reconocimiento de la cantidad de sitios descartados en el alineamiento limpiado. Los alineamientos de nucleótidos y aminoácidos resultantes fueron chequeados sitio a sitio y también mediante la observación de dendrogramas obtenidos con el método de *Neighbor – joining*. Finalmente se evaluó el análisis composicional para detectar posibles secuencias problemáticas, a partir de la similitud de secuencias.

Los alineamientos resultantes de ClustalX2 y TranslatorX fueron comparados haciendo uso del programa MEGA versión 4.0 (Tamura *et al.* 2007). Para lograrlo, los alineamientos nucleotídicos derivados de ambos programas fueron traducidos a aminoácidos en MEGA, tras lo cual se hizo un nuevo alineamiento con el cual se obtuvieron las secuencias finales de nucleótidos. Para realizar el alineamiento múltiple en MEGA se recurrió a los algoritmos de ClustalW. Para la traducción de secuencias codificantes mitocondriales se seleccionó el código genético mitocondrial de vertebrados; y para las nucleares se seleccionó el código genético estándar/universal. Los costos de apertura y extensión de saltos se mantuvieron constantes para no confundir la comparación de los alineamientos, por lo que las penalizaciones para el alineamiento pareado se dejaron en 10 para aperturas y 0.1 para las extensiones, mientras que para el alineamiento múltiple se dejaron en 10 para las aperturas y 0.2 para las extensiones. La secuencia más sólida fue seleccionada y revisada sitio por sitio. Esta revisión permitió hacer cambios mediante alineamiento manual cuando la falta de homología posicional en algunas regiones era detectable a simple vista (Borsch *et al.* 2003).

Durante la depuración manual en MEGA también se ultimaron detalles referentes a la codificación. Por una parte, los saltos ubicados al inicio y al final de las secuencias fueron codificados como datos faltantes, pues muchos de estos vacíos pueden deberse a carencia de información (debida a las particularidades del proceso de secuenciación) y no a eventos evolutivos. Por otra parte, los taxones que mostraron saltos abundantes e intermitentes en regiones estables para las demás secuencias, fueron codificados como datos faltantes para reducir el efecto de posibles autapomorfías inexistentes; algunos de estos saltos pueden deberse a regiones difíciles de secuenciar en muestras poco conservadas, lo que puede dar lugar a ambigüedades en los análisis filogenéticos. Adicionalmente, las regiones de saltos fueron reducidas en dos casos: a) Cuando eran propiciadas únicamente por el grupo externo y b) cuando eran propiciadas por un único taxón, aún si se trataba del grupo interno.

La reducción debida al grupo externo (a) se llevó a cabo en vista de que nuestro interés principal con estas secuencias estuvo relacionado con la

polarización, no con las relaciones internas que existieran entre sus taxones. La no exclusión de estas regiones pudo haber tenido un efecto sobre la estimación de las longitudes de ramas y los parámetros de los modelos de sustitución bajo los métodos probabilísticos, por lo cual sólo las contribuciones del grupo interno eran relevantes en esta investigación. No se puede excluir la posibilidad de que estos contrastes tan notables tengan que ver con diferencias en la secuenciación de los marcadores. En cualquier caso, la acción tomada con estas regiones fue eliminar todo el segmento donde se producía el salto del grupo interno.

La reducción debida a un único taxón (b) se llevó a cabo porque en estas regiones la comparabilidad entre secuencias es nula, mientras que los efectos sobre los análisis filogenéticos, independientemente del método, son indeseables: Por el lado de parsimonia, las regiones con los saltos van a dar lugar a caracteres no informativos que de cualquier forma van a ser excluidos del análisis; por el lado de Inferencia Bayesiana, las regiones con saltos van a influir en la estimación de parámetros, y dado que no hay claridad con respecto a los eventos evolutivos que dieron lugar a esos saltos, la estimación de tales parámetros puede verse sesgada por fenómenos no comparables. En realidad este tipo de evento es raro, y su detección tras un alineamiento no deja de despertar dudas. De hecho, así como en el primer caso, no se puede excluir la posibilidad de que estas rarezas tengan que ver con diferencias en la secuenciación de marcadores. De todas formas, para no desconocer la ocurrencia del fenómeno en una o varias secuencias, se conservó el primer nucleótido de la región que generaba el salto y el resto de bases fueron eliminadas. Como puede verse, esta acción no acarrea problemas de homología pues el único nucleótido resultante en la región del salto no es comparable con ningún otro nucleótido en la misma región; podría acarrear problemas en la estimación de la proporción de nucleótidos, pero en vista de que estos eventos son tan raros, es improbable que la ocurrencia de este único nucleótido alcance a sesgar tales cálculos.

Ahora bien, si este tipo de regiones (de pocos taxones con nucleótidos y abundantes taxones con saltos) se localizaban al comienzo o al final de las secuencias donde los saltos fueron codificados como datos faltantes, fueron eliminadas en su totalidad, para no promover similitudes producidas por diferencias en los procesos de secuenciación, que son altamente probables (Vg. Que una secuencia inicie varios pares de bases más adelante que otra, en cuyo caso sus regiones de inicio no son comparables). De esta manera, las zonas de inicio y final de las matrices moleculares están caracterizadas por un buen número de nucleótidos en secuencias del grupo interno.

Los saltos fueron reconocidos como quinto carácter en los análisis filogenéticos. Esta estrategia ha sido criticada por la asignación de un sobrepeso a un único evento evolutivo de apertura que puede dar lugar a muchos saltos en la matriz (Simmons & Ochoterena 2000). A pesar de que esta crítica es válida especialmente cuando la apertura del salto es mayor que 1, esta aproximación sigue resultando menos perjudicial que otras estrategias propuestas para estos casos. El argumento de sobrepeso está sesgado a delecciones, es decir, tiene más sentido cuando una única región se pierde, no

cuando una o varias se ganan (inserciones). Adicionalmente, es más parsimonioso pensar en caracteres independientes que en caracteres ligados a un único evento evolutivo, ya que estas interacciones hacen el problema inabordable; otros casos donde caracteres posiblemente relacionados son tratados como caracteres independientes son las secuencias codificantes (asociadas por codones), las regiones sometidas a presiones de selección o reguladas por redes génicas, y los rasgos de una fuente particular que podrían estar asociados a rasgos de otra fuente de información (Vg. Un gen que tiene impacto sobre una estructura anatómica). De todas formas, es importante aclarar que lo que se codifica con el salto no es un *indel*, sino la posición dentro de una secuencia. Codificar el *indel* involucraría tener evidencia relacionada con los procesos que afectaron la evolución molecular, que usualmente son desconocidos; la codificación como quinto carácter no asume hipótesis específicas sobre el sinnúmero de explicaciones tentativas que podrían justificar la apertura de un salto, sólo indica que en esa secuencia no ocurre un nucleótido (así como en diversos caracteres no moleculares algunos estados de carácter se definen como “Ausentes”, cuando no hay evidencia de aparición o reversión del rasgo en un taxón). Otras alternativas para tratar los saltos involucran excluir las regiones, utilizar pesos derivados del alineamiento, o codificarlos ya sea como datos faltantes, caracteres aparte o mediante una combinación de ambas (Simmons & Ochoterena 2000). Estas alternativas son problemáticas porque involucran pérdida de información, sobrepesos en nuevas regiones de la matriz, asignaciones arbitrarias de homología, generación de numerosas hipótesis alternativas, procedimientos engorrosos (y a veces peligrosos) sobre las matrices, inaplicabilidad bajo diferentes métodos de optimización filogenética, y generación de datos a partir de fenómenos no observados que además producen caracteres claramente dependientes.

4.3.1.2. Grupo externo

Cuando los caracteres fueron incorporados sin modificaciones de sus fuentes originales, se mantuvo intacta la información para el grupo externo. Para la mayoría de datos morfológicos modificados o novedosos, el grupo externo estuvo conformado por tres especies extintas de la subfamilia Caninae: *Leptocyon gregorii*, *Leptocyon vafer* y *Leptocyon mathewii*. Las imágenes sobre las cuales se tomaron los datos para su posterior codificación derivaron de fotografías de *L. vafer* sobre el dentario en museos (Anexo 1) y de varias figuras del trabajo de Tedford *et al.* (2009); de ese trabajo se usaron específicamente las figuras: 18 (A-F) para *L. mathewii*; 10, 11 (A-E) para *L. gregorii*; 14, 15 y 16 para *L. vafer*. Para el resto de caracteres se usaron especies de la familia Ursidae como grupo externo. Este clado es relativamente homogéneo en términos morfológicos y comportamentales, y su posición filogenética con respecto a los cánidos los convierte en buenos candidatos para proponerlos como grupo externo (Muñoz-Durán 2010; Wang *et al.* 2004b). Cuando no había suficientes secuencias disponibles de úrsidos para algún marcador molecular, se utilizó a la morsa para complementar el grupo externo (Anexo 2).

Como puede verse, el grupo externo no estuvo conformado por ningún taxón en particular sino más bien por un compendio de taxones (incluidos en la matriz

como GE1, GE2 y GE3), y su condición de grupo externo fue explícita en los análisis. Esto permitió mantener un número constante de objetos en el grupo interno aún cuando las fuentes de información eran tan variadas y las matrices previas tan disímiles en términos de su grupo externo. Por ejemplo, tanto Zrzavý & Řičánková (2004) como Wayne *et al.* (1997) utilizaron un único objeto en el grupo externo, con la diferencia de que el primero consistió básicamente en un ancestro hipotético mientras que el segundo fue muestral (*Phoca vitulina*); el planteamiento de un ancestro hipotético implica una fuerte argumentación conceptual para justificar la polarización resultante, lo que se evita con el planteamiento de un grupo externo muestral. Pero aún en este caso, contar con un único objeto en el grupo externo puede acarrear problemas por el enorme impacto que este taxón puede tener en la polarización de todos los caracteres, especialmente cuando los estados plesiomórficos sólo están disponibles para algunos rasgos. Tedford *et al.* (1995) utilizaron tres grupos de subfamilias distintas en el grupo externo, lo cual, además de evitar las confusiones de polarización que acarrea el uso de un único grupo externo, aprovecha el esquema de radiación jerárquica que parece haberse presentado en la historia evolutiva de los cánidos; el problema es que al usar taxones tan vastos (un género y dos subfamilias, todos extintos) y separados filogenéticamente, se incurre en el riesgo de caer en fuertes generalizaciones y autapomorfías. Esto es mucho más evidente en el trabajo de Bardeleben *et al.* (2005a), que aunque usaron taxones discretos en el grupo externo (especies), mezclaron varias familias de carnívoros en las siete especies que utilizaron para este propósito. Tal vez esta estrategia tenga sentido para datos moleculares donde varios marcadores pueden estar aportando información en diferentes escalas de tiempo, pero cuando se involucran otras fuentes de información es posible que muchos rasgos no sean si quiera comparables. En ese sentido, la alternativa planteada aquí busca hacer una polarización basada en datos que pueda extenderse a varias fuentes de información, manteniendo la comparabilidad entre los rasgos involucrados. Quizá sería inadecuada si este trabajo buscara poner a prueba la monofilia del grupo interno, lo cual no es cierto pues este es un aspecto suficientemente estudiado (Wang *et al.* 2004b); el principal interés de esta investigación radica en dilucidar las relaciones del grupo interno sirviéndose del externo para efectos de polarización. Tratando de seguir a Tedford *et al.* (1995), se procuró que el grupo externo fuese ensamblado con una estructura jerárquica, donde el primer y segundo objetos (GE1 y GE2) ocuparan posiciones más basales en filogenias preexistentes (Tedford *et al.* 2009; Yu *et al.* 2004).

4.3.1.3. Matrices

Las matrices de cada partición fueron editadas en MacClade (Maddison & Maddison 2005) y posteriormente fueron concatenadas en WinClada (Nixon 2002). Finalmente la versión concatenada fue reeditada nuevamente con MacClade para definir el formato, establecer particiones y añadir especificaciones de los caracteres (ordenados, no ordenados, matrices de pesos; esto último sólo aplicó en los análisis de parsimonia).

Los caracteres fueron tratados como no ordenados básicamente en dos casos:
a) Cuando los caracteres eran binarios y por lo tanto la ordenación era

innecesaria; b) Cuando no existían elementos que permitieran sugerir una tendencia de cambio en los caracteres (Anexo 2). Cuando este tipo de tendencias eran más claras y se podían identificar estados intermedios en la tendencia de cambio, los caracteres fueron tratados como ordenados; esto es común en rasgos continuos que mantienen una estructura ascendente o descendente en la codificación (Anexo 2). Algunos caracteres (12, 40, 47, 52, 53, 57, 60) presentan tendencias de cambio que les hace susceptibles de un tratamiento ordenado, no obstante, el rasgo plesiomórfico (sugerido por el grupo externo) ocurre en alguno de los estados intermedios, no en los extremos, por lo que la estructura ascendente o descendente se diluye. La tendencia de cambio se mantiene aún sin estructura ascendente o descendente, por lo que en este tipo de caracteres se implementaron matrices de pesos, que permitieron al estado plesiomórfico permanecer en el intermedio y cambiar hacia cualquier extremo; pero los cambios de extremo a extremo estaban condicionados a pasar por los estados intermedios. Nuevamente, esta matriz de pesos tiene sentido bajo análisis de Parsimonia, y no fue implementada bajo Inferencia Bayesiana (en este caso, los caracteres respectivos fueron tratados como no ordenados).

4.3.2. Parsimonia

En este trabajo las sinapomorfías son tratadas como hipótesis de homología (de Pinna 1991; Patterson 1982), lo que tiene varias implicaciones: a) No se ejecutan pruebas de homología como requisito de análisis filogenéticos; b) no se diferencia el concepto de homología en matrices con datos de diferente naturaleza para análisis combinados; c) la implementación de parsimonia de este trabajo tiene un tinte estricto, donde las sinapomorfías interactúan bajo condiciones similares para ser propuestas como hipótesis de homología mediante pruebas de congruencia (no se recurre a pesos diferenciales ni a homología dinámica); d) la homoplasia no es equiparada a ruido y por lo tanto no es descartada, en tanto que es referente de fenómenos biológicos (las convergencias y las reversiones existen) que incluso pueden tener impacto cladogenético (por ejemplo a través de las homologías secundarias).

En este sentido, los caracteres fueron tratados como aditivos y sin pesos; las matrices de pesos fueron implementadas dentro de los caracteres para compensar el efecto de rasgos plesiomórficos en estados intermedios, no para dar más relevancia a caracteres concretos dado que no hay evidencia contundente que soporte esta acción (Eernisse & Kluge 1993). Los caracteres no informativos (autapomorfías y simplesiomorfías) fueron desactivados para evitar el inflamiento de algunos estadísticos y para agilizar las labores de cálculo (especialmente en el Bootstrap, donde además se podrían generar pseudo réplicas sesgadas hacia caracteres no informativos cuando estos son muy abundantes). El grupo interno fue forzado a la monofilia con respecto al grupo externo y fueron tratados como grupos hermanos. Cuando un carácter presentó varios estados en un mismo taxón, fue tratado como polimorfismo.

Antes de efectuar análisis de congruencia de caracteres se hicieron análisis particionados para explorar el aporte de las diferentes fuentes de información y para evaluar su combinabilidad. Para estos análisis se aplicaron búsquedas

heurísticas con incremento automático del número máximo de árboles para ser guardado. La topología inicial de búsqueda se determinó mediante adición progresiva, utilizando el taxón más cercano para la secuencia de adición. En caso de que más de un cladograma óptimo fuese obtenido después de cada adición, se guardaron como máximo 20 árboles para mantener en las comparaciones y exploraciones subsiguientes del análisis. El algoritmo empleado para el rearrreglo de ramas fue la Bisección y Reconexión de Árboles (TBR) más óptimos, aplicado sobre todas las topologías guardadas.

Cuando la búsqueda heurística arrojó más de un árbol parsimonioso, se generó un consenso estricto que resumiera la información común de las diferentes topologías. La confianza fue evaluada mediante 1000 réplicas Bootstrap aplicadas sobre búsquedas heurísticas con adición paso a paso y secuencia de adición aleatoria con 100 repeticiones, manteniendo 5 árboles en cada paso. El resto de condiciones de búsqueda fueron muy similares a las implementadas para la obtención de árboles más parsimoniosos y consensos (ver atrás), sólo que no se permitió el incremento automático del máximo número de árboles para guardar (se restringió a 1000 como número máximo) y se restringió el rearrreglo de ramas a los mejores árboles de partida. Sólo se retuvieron grupos cuya frecuencia superara el 75% de aparición. Bootstrap fue preferido sobre Jackknife como método de confianza porque altera menos la matriz de datos en términos del tamaño cuando se efectúan los remuestreos. Se consideraron como bien soportados aquellos grupos cuyo porcentaje Bootstrap fuese igual o mayor al 80%.

No se utilizaron pruebas de heterogeneidad para validar la combinación de matrices. La discusión acerca de combinar o no combinar matrices permanece controversial, y las pruebas de heterogeneidad no son determinantes en la resolución de este conflicto (Liu & Miyamoto 1999). En cualquier caso, los análisis particionados pueden usarse simultáneamente con los combinados para explorar más exhaustivamente los datos, más que para deslegitimar el uso de los segundos (Farias *et al.* 2000; Liu & Miyamoto 1999). Además de la salvedad hecha arriba sobre el concepto de homología para varias matrices y las múltiples fortalezas teóricas y prácticas de la evidencia total (Eernisse & Kluge 1993), este trabajo busca contrastar las topologías de dos métodos de optimización (Parsimonia e Inferencia Bayesiana), y la no combinación de matrices haría los resultados poco comparables dado que la heterogeneidad no es un problema grave bajo la aproximación bayesiana (en vista de que no trata a todas las particiones bajo el mismo escenario evolutivo, como lo hace parsimonia). En este sentido, más que una prueba que habilite la combinación de matrices, se busca una forma de explorar el comportamiento de las matrices para evaluar y depurar su combinabilidad. Para esto se realizaron evaluaciones de incongruencias duras entre particiones con porcentajes Bootstrap iguales o superiores al 95%. En caso de ser necesario, vale decir, si algún clado presentase incongruencias duras al comparar diversas particiones, los análisis habrían de ser repetidos bajo control por Caracteres Conflictivos (Muñoz-Durán 2011) hasta que las matrices reportasen una señal filogenética congruente y los análisis combinados pudiesen ser ejecutados.

Los análisis de Parsimonia fueron realizados con PAUP* versión 4.0b10 (Swofford 2003) y la visualización de árboles se efectuó con TreeView versión 1.6.6 (Page 1996), integrados mediante la interfaz gráfica de PaupUp (Calendini & Martin 2005).

4.3.3. Inferencia Bayesiana

Tradicionalmente los análisis de congruencia de caracteres eran efectuados mediante métodos cladísticos mientras que los probabilísticos eran usados fundamentalmente para particiones moleculares. No obstante, con la diversificación de modelos para estimación filogenética y las estrategias para usarlos simultáneamente sobre diferentes matrices, los análisis de congruencia de caracteres bajo aproximaciones probabilísticas han ido cobrando mayor importancia (Holder & Lewis 2003; Lewis 2001b; Nylander *et al.* 2004). Esto no ha mermado la tensión entre los cladistas y probabilistas, donde los primeros critican a los segundos, entre otras cosas, por restringir la flexibilidad de los análisis mediante la implementación de modelos y por asignar probabilidades a la historia. Sin embargo los probabilistas, además de sugerir que los modelos en realidad incrementan la flexibilidad de los análisis y albergan más información (Vg. Longitud de ramas), argumentan que Parsimonia hace supuestos implícitos aunque no los especifique (Glennner *et al.* 2004; Lewis 1998). Por otra parte, las aproximaciones estadísticas (Vg. Máxima Verosimilitud, Inferencia Bayesiana) en el contexto filogenético no buscan la probabilidad de si un evento ocurrió pues esta ya se conoce ($p=1$, dado que ya ocurrió), lo que busca es la probabilidad del proceso que dio lugar a dicho evento, donde los parámetros son indicadores de ese proceso evolutivo que pudo haber generado un set de datos (Lewis 1998; Pagel 1997). Esta investigación, más que justificar un método sobre el otro, busca hacer una exploración amplia, por lo que ambas aproximaciones son utilizadas.

Los análisis de Inferencia Bayesiana fueron desarrollados con MrBayes versión 3.1.2 (Huelsenbeck & Ronquist 2001; Ronquist & Huelsenbeck 2003). Como los datos estándar fueron recopilados con sesgo de adquisición, se implementó la versión variable del modelo Mk, es decir, el modelo Mkv (Lewis 2001a). Para escoger un modelo óptimo en cada partición no molecular se ensayaron versiones con y sin heterogeneidad de tasas entre sitios del modelo Mkv, para evaluar el efecto de la variación de tasas de evolución entre diferentes caracteres. La distribución de estas tasas fue especificada mediante una aproximación discreta de *gamma* con cuatro categorías, otorgando suficiente flexibilidad sin exceder la capacidad de cómputo (Yang 1993; Yang 1994; Yang 1995).

Para los datos moleculares, los modelos nucleotídicos utilizados tuvieron una estructura cuatro por cuatro (Schoniger & von Haeseler 1994), en donde cada base funciona como un estado de carácter (ACGT). Para seleccionar el modelo de sustitución en cada partición molecular se utilizó Modeltest versión 3.7 (Posada & Crandall 1998) desde la interfaz gráfica de PaupUp (Calendini & Martin 2005), siguiendo la opción sugerida por el Criterio de Información de Akaike (AIC), que penaliza la sobreparametrización con más efectividad que la Prueba de Cocientes de Verosimilitud (LRT). Esta búsqueda de modelos se

corrió con un *alfa* igual a 0.01 y un intervalo de confianza para los promedios igual a 1.0. Cuando se implementó la distribución *gamma* para la heterogeneidad de tasas entre sitios se recurrió a cuatro categorías, que suelen hacer un buen trabajo para aproximarse a la *gamma* continua (Huelsenbeck & Ronquist 2001; Ronquist & Huelsenbeck 2003). En términos generales, las probabilidades previas conservaron las condiciones predeterminadas de MrBayes ya que funcionan correctamente en la mayoría de análisis filogenéticos (Huelsenbeck & Ronquist 2001; Ronquist & Huelsenbeck 2003); no obstante, para especificar el modelo sugerido por Modeltest fue necesario modificar las probabilidades previas. De todas formas los parámetros sugeridos por Modeltest no fueron fijados en las probabilidades previas pues se pierde la flexible capacidad de búsqueda de la estimación bayesiana (Huelsenbeck & Ronquist 2001; Ronquist & Huelsenbeck 2003); en vez de esto, los parámetros sugeridos por Modeltest fueron implementados mediante previos vagos en los análisis bayesianos, conservando las tendencias de los modelos de sustitución sugeridos por AIC y aprovechando la versatilidad de las estimaciones bayesianas.

Las condiciones de búsqueda de las cadenas de Markov (Geyer 1991; Hastings 1970; Metropolis *et al.* 1953) variaron dependiendo del análisis en cuestión. Se efectuaron esencialmente tres tipos de análisis:

- *Exploratorios*: Para depurar las condiciones de búsqueda.
- *Comparativos*: Para hacer contrastes entre modelos y seleccionar los más apropiados para análisis subsiguientes.
- *Búsqueda*: Para hacer el análisis final de congruencia de caracteres.

En todos los casos las cadenas fueron calentadas con una temperatura intermedia (0.5) para que el aplanamiento de la probabilidad posterior fuese moderado y la búsqueda no se viese notoriamente afectada por ningún extremo. Las cadenas corrieron por 10000 generaciones en los análisis exploratorios, 100000 en los comparativos, y por 4000000 de generaciones en la búsqueda final. Los valores de parámetros y topologías fueron muestreados cada 10 generaciones en los análisis exploratorios, mientras que en los comparativos y en la búsqueda se elevó a 100; este incremento se corresponde con el aumento de generaciones para la búsqueda (Huelsenbeck & Ronquist 2001; Ronquist & Huelsenbeck 2003). Para acompañar a la cadena fría, los análisis exploratorios se corrieron con una cadena caliente, los comparativos con tres cadenas calientes y finalmente la búsqueda con cuatro cadenas calientes; para un problema como este que involucra menos de 50 taxones, este número de cadenas puede ser considerado como óptimo (Huelsenbeck & Ronquist 2001; Ronquist & Huelsenbeck 2003). Mientras que los análisis exploratorios se efectuaron con una única corrida, los comparativos y la búsqueda se efectuaron con dos corridas independientes; esto es así porque en los primeros no hay interés por un muestreo completo de la probabilidad posterior, pero para la selección de modelos y el análisis de evidencia total sí es importante tener una buena muestra de esta distribución de probabilidad posterior. En todos los casos, los árboles de partida fueron aleatorios para no restringir las posibilidades de búsqueda de múltiples cadenas; de esta manera, si varias corridas independientes convergen en la

misma respuesta, el resultado final será más confiable (Huelsenbeck & Ronquist 2001; Ronquist & Huelsenbeck 2003). El primer taxón ensamblado del grupo externo (GE1) fue sugerido como grupo externo para el análisis.

Los *análisis exploratorios* permitieron ajustar las tasas de aceptación entre el 20 y 50% aproximadamente, para asegurar que el movimiento de la cadena fría era apropiado y que no estaba muestreando la distribución de forma sesgada. Cuando los análisis exploratorios mostraban que las tasas de aceptación se estaban concentrando en valores extremos, las propuestas de muestreo fueron modificadas con el objeto de aproximar las tasas de aceptación al intervalo de 20 a 50%. En todos los análisis se procuró que el número de generaciones iniciales descartadas (quemadas) para el muestreo de parámetros y probabilidades posteriores mantuviese una relación de 100:1 con respecto al número de generaciones totales. No obstante, los análisis exploratorios también permitieron reconocer en qué punto de las primeras 10000 generaciones se localizaba el punto de convergencia, haciendo ajustes al valor de quemado (y de generaciones totales) en caso de ser necesario; esto permitió que los resúmenes de los análisis estuviesen menos afectados por topologías subóptimas y sus parámetros acompañantes.

El resumen de parámetros permitió hacer una exploración inicial a la convergencia de las cadenas y a la probabilidad posterior de cada parámetro. Esta exploración inicial fue complementada con el programa Tracer (Rambaut & Drummond 2007), que permitió hacer una exploración gráfica de la verosimilitud con respecto al tiempo. En este punto se evaluó si la gráfica tenía ruido blanco y en qué punto las cadenas habían logrado la convergencia (si es que la habían logrado). Como se comentó atrás, este punto de convergencia permitirá depurar el valor de quemado y ajustar el número de generaciones totales manteniendo la relación 100:1. El ruido blanco es signo de buena mezcla, indicando que las tasas de aceptación son correctas; se reconoce gráficamente con trazas que parecen gusanos derechos y velludos, indicando que la cadena está fluctuando tan rápidamente alrededor del equilibrio que no logran detectarse tendencias obvias (Rambaut & Drummond 2007). Si este gráfico muestra que las cadenas se están quedando estancadas en un punto determinado por largos períodos de tiempo (falta de ruido blanco), las propuestas deberán ser modificadas; de la misma manera, si el gráfico muestra que las cadenas están dando pasos muy cortos (falta de ruido blanco), las propuestas también deberán ser modificadas.

El resumen de árboles permitió explorar el consenso de la mayoría de las topologías más verosímiles y los conjuntos de credibilidad de estas topologías. Esta exploración inicial fue complementada con el programa FigTree (Rambaut 2006), que permitió editar los árboles y visualizar con mayor flexibilidad las longitudes de ramas y las probabilidades posteriores. Las probabilidades posteriores de los clados funcionan como índices de soporte bajo la aproximación bayesiana.

Los análisis exploratorios permitieron identificar las mejores condiciones de búsqueda para cada fuente de información, y si bien es cierto que mediante Inferencia Bayesiana cada partición puede correr bajo sus propias condiciones,

el supermodelo resultante podría estar sobreparametrizado. Para poder identificar un modelo que se ajustara bien a los datos pero que a la vez fuese lo más simple posible, se utilizaron los *análisis comparativos*. Lo que se buscó con estos análisis fue hacer una selección jerárquica de modelos, en la que se fueron contrastando los modelos más complejos con los más simples mediante factores bayesianos, hasta encontrar el modelo menos parametrizado que significativamente explicara mejor los datos (Nylander *et al.* 2004). En este sentido, los factores bayesianos son una buena alternativa porque penalizan la sobreparametrización de los modelos más complejos. Como regla de decisión en estos contrastes se utilizaron los criterios propuestos por Kass & Raftery (1995), recurriendo a la media armónica como método de estimación de la probabilidad marginal (Tabla 2). Se realizó una exploración gráfica en Tracer (Rambaut & Drummond 2007) para verificar que las muestras de las cuales derivaron las estimaciones de la media armónica hubiesen sido obtenidas de la fase estacionaria de las corridas (Nylander *et al.* 2004).

El modelo seleccionado por los análisis comparativos fue utilizado como opción definitiva para ejecutar el *análisis de búsqueda*. Se evaluó el punto de convergencia de las cadenas para identificar qué tan eficiente había sido la búsqueda; para lograrlo se usaron varias alternativas:

- Comparación de los valores de verosimilitud reportados por MrBayes en las cadenas de cada corrida. En términos generales se busca que las dos corridas presenten un comportamiento similar en la fase estacionaria, y que la cadena fría reporte valores de verosimilitud más altos, o por lo menos equivalentes, a los reportados por las cadenas calientes.
- Exploración gráfica en Tracer de la mezcla y estabilidad de la fase estacionaria en ambas corridas, según los lineamientos descritos atrás. La mezcla habla de la eficiencia con la que la cadena de Markov muestrea los parámetros.
- Tamaños muestrales efectivos para la verosimilitud combinada de los árboles y el modelo (ESS), que deben ser superiores a 100. Estos valores también fueron evaluados para los parámetros muestreados en las corridas, con el objeto de saber si la distribución posterior estaba bien representada. El tamaño muestral efectivo se refiere al número de trazos efectivamente independientes obtenidos de la distribución posterior a la que la cadena de Markov es equivalente, y fue evaluado en Tracer (Rambaut & Drummond 2007). Un bajo ESS implica que la traza contiene muchas muestras correlacionadas por lo que la cadena de Markov no tiene una buena mezcla y la distribución posterior no está bien representada.
- Estabilidad de la desviación estándar del promedio de los parámetros que presentaron ESS bajos, evaluada en Tracer (Rambaut & Drummond 2007); cuando este valor es mayor a 0.10 se ratifican las dudas sobre la convergencia.

Cuando estas evaluaciones sugirieron que el punto de convergencia se había alcanzado, la topología resultante (derivada del consenso de la mayoría) con sus probabilidades posteriores fue examinada en FigTree (Rambaut 2006). De

este análisis también derivaron los reportes definitivos de la verosimilitud y los parámetros, obtenidos en Tracer (Rambaut & Drummond 2007); estos reportes están conformados por el valor promedio de la traza muestreada en la cadena (tras haber descartado el valor de quemado) y el intervalo de mayor densidad posterior, es decir, un set de credibilidad que contiene el 95% de los valores muestreados.

4.4. Evolución de caracteres

Las filogenias, además de facilitar el estudio de las relaciones genealógicas entre los organismos, pueden ser utilizadas para inferir los procesos evolutivos que pudieron haber tenido lugar en el pasado, estudiando los patrones de diversidad comportamental y ecológica observados en el presente (Pagel 1997). Algunos autores consideran innecesario controlar el efecto de la no independencia de los datos debida a la ancestría común mediante métodos de filogenética comparada; no obstante, la controversia está abierta y dado que se asume que la variación entre taxones es resultado de una historia, la consideración de un contexto filogenético para estudiar asociaciones ecológicas de grupos emparentados parece ser muy relevante (Gittleman 1986b). Este tipo de asociaciones suelen ser estudiadas mediante aproximaciones estadísticas, y dado que los métodos comparados evitan la sobreestimación de los grados de libertad al considerar las relaciones de parentesco, se reducen las probabilidades de incurrir en errores tipo I. Tradicionalmente este tipo de inferencias se basaban en estimaciones realizadas con aproximaciones derivadas de Parsimonia, pero con el desarrollo de métodos comparados basados en modelos estadísticos, el estudio de los procesos evolutivos históricos se ha expandido considerablemente (Lewis 2001b; Lutzoni & Pagel 1997; Pagel 1997; Ronquist 2004).

El interés principal de esta investigación radica en explorar las tasas evolutivas de las estrategias alimentarias y el comportamiento social, reconstruir sus estados ancestrales y determinar si se encuentran relacionados desde un punto de vista histórico. Para lograrlo se utilizaron aproximaciones basadas en Parsimonia, Modelos Markovianos Continuos en el Tiempo y Mapeo Estocástico de Caracteres. Mientras que los Modelos Markovianos Continuos en el Tiempo trabajan exclusivamente sobre caracteres binarios, el Mapeo Estocástico de Caracteres permite el uso de rasgos codificados como multiestado; por su parte los métodos derivados de Parsimonia trabajan con ambos tipos de caracteres dependiendo de lo que se desee hacer: en la exploración de tasas de cambio y reconstrucción de estados ancestrales permite usar caracteres multiestado, pero para la evolución correlacionada sólo trabaja con rasgos binarios. Para poder comparar e implementar adecuadamente estas metodologías, los rasgos a estudiar fueron codificados de las dos formas (Secciones 4.1. y 4.2.). Los caracteres relacionados con los rasgos mapeados para los análisis de evolución de caracteres no fueron excluidos de la estimación filogenética.

4.4.1. Parsimonia

Como estos métodos implementan la reconstrucción de caracteres para hacer muchas de las estimaciones, se usaron los mismos taxones para el grupo externo que fueron preferidos en la codificación de caracteres de ecología y comportamiento de la matriz filogenética (*Ailuropoda melanoleuca*, *Tremarctos ornatos* y *Ursus thibetanus*). En estos análisis el grupo externo también fue incluido en aras a la polarización, más que al reconocimiento de sus propios patrones evolutivos; debido a esto, la información de la cual derivó su codificación fue completamente obtenida mediante revisión de literatura (No se aplicaron análisis de Morfometría Geométrica sobre úrsidos). Si bien es cierto que los nodos podrían ser reconstruidos a partir de la información del grupo interno, la derivación biológica de esta construcción lógica podría resultar confusa y en este trabajo se optó por utilizar evidencia proporcionada por el grupo externo para sugerir estados en los nodos ancestrales del grupo interno (Maddison & Maddison 2005). Los rasgos trazados fueron tratados como no ordenados en vista de que no hay evidencia contundente que sugiera un patrón sucesivo de cambio. Estos métodos fueron implementados mediante el uso del programa MacClade (Maddison & Maddison 2005).

4.4.1.1. Tasas evolutivas

Para explorar las probabilidades de cambio mediante una técnica basada en parsimonia, se utilizaron las gráficas de Cambio y Estasis de Caracteres en las que primero se reconstruye la historia evolutiva del carácter y luego se extraen las frecuencias de cada tipo de cambio. De esta manera se puede obtener una indicación de la frecuencia relativa de cada tipo de cambio, así como de la estasis, es decir, de ramas en las cuales no se reconstruyen cambios. Cuando se presentaron ambigüedades en la reconstrucción, se recurrió a la opción de “mínimo y máximo”, mediante la cual el programa examina todas las reconstrucciones más parsimoniosas de evolución de caracteres (Maddison & Maddison 2005).

Este método depende entonces del árbol, la distribución de estados de carácter y los tipos de transformación asignados a los caracteres. Debe tenerse en cuenta que como está basado en una reconstrucción, este método tenderá a reportar una estimación mínima de la cantidad total de cambio, lo que implica que en ocasiones no podrá detectar una alta probabilidad de cambio en ramas altas. Por otro lado, el método alberga un sesgo debido a la forma en como Parsimonia computa los costos: La reconstrucción del método de Parsimonia depende de las presunciones de una matriz de pesos, que puede derivarse de un modelo asumido de cambio. Aunque este modelo puede sesgar las frecuencias reconstruidas, difícilmente logrará ocultar completamente los patrones de cambio entre estados de carácter, y por lo tanto sigue siendo informativo (Maddison & Maddison 2005). Adicionalmente ninguna solución satisfactoria basada en Parsimonia ha sido propuesta, por lo que el contraste de estos resultados con los arrojados por los métodos probabilísticos se hace aún más relevante.

4.4.1.2. Estados ancestrales

Los rastreos construidos por MacClade reflejan los estados de carácter ancestrales que implican el mínimo número de cambios, vale decir, la hipótesis más parsimoniosa de estados ancestrales (Maddison & Maddison 2005). Las politomías no fueron usadas en las reconstrucciones pues son difíciles de tratar en este tipo de aproximaciones; en vez de eso, se compararon los estados ancestrales de las diferentes topologías que dieron lugar a los consensos (Maddison & Maddison 2005). Se prefirieron las aproximaciones exactas para la estimación de estados ancestrales en vista de que la codificación de los dos rasgos trazados no incluyó polimorfismos. Se examinaron todas las reconstrucciones igualmente parsimoniosas cuando la estimación de estados ancestrales fue equívoca, con el objeto de reconocer si diferían en sus implicaciones acerca de la evolución de los rasgos.

4.4.1.3. Evolución correlacionada

Para probar la asociación entre las estrategias alimentarias y el comportamiento social en los cánidos vivientes se utilizó la Prueba de Cambios Concentrados (Maddison 1990). Este método está diseñado para probar si los cambios en los rasgos de interés, codificados como binarios, están más concentrados en algunas regiones de la filogenia de lo que se esperaría por azar. Una concentración significativa sugiere que un número observado de ganancias y pérdidas en un carácter binario, considerado como independiente, puede estar posibilitando o seleccionando por ganancias y pérdidas en otro carácter binario, considerado como dependiente (Maddison & Maddison 2005). En este sentido, la dieta fue trazada inicialmente sobre la filogenia, sirviendo como variable independiente; posteriormente se estimó la probabilidad de que las ganancias y pérdidas observadas en la socialidad, el carácter dependiente, ocurrieran en áreas distinguidas de las topologías resultantes de los análisis de Parsimonia e Inferencia Bayesiana, bajo la hipótesis nula de aleatoriedad. La prueba fue aplicada sobre el entrenudo más basal, para que la concentración de cambios fuese explorada sobre toda la filogenia. Las áreas distinguidas estuvieron caracterizadas por el estado apomórfico de las estrategias alimentarias, es decir, por la carnivoría o la hipercarnivoría dependiendo de la codificación utilizada (Sección 4.2.).

Como este método sólo funciona sobre árboles completamente resueltos, no se usaron consensos con politomías sino las topologías dicotómicas que los construyeron. En la medida de lo posible se usaron conteos exactos para el cálculo de las probabilidades; no obstante, cuando el problema generaba sobreflujo computacional o disminuía considerablemente las labores de cálculo, se usaron simulaciones con 1000 iteraciones partiendo de cualquier estado como ancestral en la socialidad. No se indicó ningún valor para la compensación en estos casos (es decir, se dejó en 0) debido a que la matriz tiene un buen número de especies y difícilmente habrá un número de cambios superior a la cuarta parte de la cantidad de taxones (Maddison & Maddison 2005). Para las simulaciones se recurrió a las reconstrucciones derivadas tanto por el algoritmo de MINSTATE como por el algoritmo de MAXSTATE, con el objeto de escapar un poco al sesgo que pueden introducir las reconstrucciones

en la prueba. De todas formas es preferible utilizar esta aproximación que arriesgarse a especificar cambios con certeza, recuérdese que las reconstrucciones son estimativos basados en consideraciones parsimoniosas, no hechos observados (Maddison & Maddison 2005). Al final bajo parsimonia sólo contamos con reconstrucciones, y es preferible enfrentar el sesgo que introducen que hacer caso omiso de su existencia. Este sesgo no es preocupante en métodos que no se basan en reconstrucciones, por lo que aún recurriendo a diferentes algoritmos de reconstrucción, sigue siendo importante comparar estos resultados con los de otras aproximaciones (Vg. Modelos Markovianos Continuos en el Tiempo).

4.4.2. Modelos Markovianos Continuos en el Tiempo

Efectivamente, los métodos basados en Parsimonia recién expuestos buscan patrones de evolución de caracteres a partir de su rastreo sobre una filogenia. Este tipo de métodos que utilizan las reconstrucciones para estimar los parámetros de cambio de los caracteres pueden tener problemas, especialmente en lo que respecta a las pruebas de evolución correlacionada (Maddison & Maddison 2005). Por un lado, las fallas y ambigüedades de las reconstrucciones suelen ser olvidadas a la hora de ejecutar este tipo de pruebas. Por otro lado, los métodos con los cuales se reconstruyen los estados ancestrales deben usar presunciones consistentes con los supuestos propios del procedimiento posterior; utilizar métodos inconsistentes con los modelos de las pruebas estadísticas es inapropiado. A pesar de estos y otros inconvenientes, los métodos basados en reconstrucciones siguen siendo útiles pues el estudio de las historias evolutivas es tan relevante como lo es el estudio de los procesos evolutivos; estimar la secuencia de eventos evolutivos permite hacer una aproximación única al entendimiento de procesos evolutivos, que puede ser contrastada con otras metodologías para tener más claras las limitaciones que los diferentes métodos tienen en la detección de patrones (Maddison & Maddison 2005).

En este sentido, la presente investigación implementa métodos probabilísticos para evolución de caracteres, que sirven como alternativa a los métodos de Parsimonia ya expuestos. Específicamente, los Modelos Markovianos Continuos en el Tiempo evitan hacer reconstrucciones de las historias de cambio en la estimación de parámetros para el estudio evolutivo de caracteres, teniendo en cuenta muchos escenarios de cambio, no sólo los más parsimoniosos (Maddison & Maddison 2005; Pagel & Meade 2007). Estos modelos fueron implementados con BayesTraits (Pagel & Meade 2007), programa que usa tanto métodos Markovianos (MCMC: Markov Chain Monte Carlo) para derivar distribuciones posteriores, como métodos de Máxima Verosimilitud para hacer estimaciones de diversos parámetros. Estos modelos permiten a un rasgo cambiar desde su estado en cualquier momento a otro estado, en intervalos de tiempo infinitesimalmente pequeños (Pagel & Meade 2007). Este programa también permite implementar MCMC de saltos reversibles para hacer búsquedas de la distribución posterior de diferentes modelos de evolución, así como de las distribuciones de los parámetros de estos modelos. Otra ventaja de esta aproximación es que, desde la perspectiva bayesiana, permite tener en cuenta la incertidumbre topológica en cuyo caso,

más que optar por un consenso para hacer las pruebas de hipótesis, puede ser aplicada sobre una muestra de árboles diferentes.

Una de las grandes ventajas de este método es que hace uso de la información aportada por la longitud de ramas, que los métodos basados en Parsimonia ignoran. No obstante, el uso de longitudes de ramas es inapropiado cuando la información biológica que contienen es espuria. Por ejemplo, si se utilizan longitudes de ramas moleculares para estudiar caracteres morfológicos, la dinámica evolutiva de los rasgos estudiados estará determinada por fenómenos ajenos a sus propias tendencias de cambio. Para evitar este problema, sólo se usaron las longitudes de ramas provenientes de los datos estándar en el estudio de las estrategias alimentarias y el comportamiento social. Esto permitió hacer más discreta la alta variación en longitud de ramas que suele derivarse de análisis de evidencia total donde matrices muy disímiles son combinadas. Los datos estándar fueron usados en conjunto para estudiar la evolución de estos dos rasgos por dos razones principales: como se verá más adelante, los análisis bayesianos comparativos sugirieron que todos los datos estándar quedaban bien explicados por un único modelo evolutivo (Sección 5.3.2.), por lo que los rasgos involucrados en sus particiones podían ser estudiados bajo condiciones similares; por otro lado, dado que las estrategias alimentarias fueron asociadas a la morfología craneal, el estudio de este rasgo ecológico en realidad comprende una aproximación a la variabilidad morfológica. Mientras tanto, el comportamiento social sí fue obtenido de investigaciones con reportes conductuales. De manera que, en resumen, toda la matriz estándar podía estar aportando información valiosa para la estimación de longitud de ramas con la que estos dos rasgos serían estudiados. Para lograr esto, se estimaron las longitudes de ramas de todas las topologías de inicio para el estudio de evolución de caracteres, utilizando las particiones estándar mediante el modelo Mk_v. Este procedimiento se llevó a cabo con MrBayes mediante congelamiento de topologías y estimación de longitudes de ramas a partir de las propuestas derivadas del multiplicador (*multiplier*); aunque se recomienda que las propuestas para la longitud de ramas sean manejadas mediante el deslizador de nodos (*node slider*), esta última opción generó tasas de aceptación muy bajas que disminuyeron la confiabilidad en la estimación del parámetro (Huelsenbeck & Ronquist 2001; Ronquist & Huelsenbeck 2003). En este procedimiento, así como para las estimaciones bayesianas de las relaciones filogenéticas, se cuidó que las tasas de aceptación fuesen aceptables (entre 20 y 50%) mediante análisis exploratorios, así como que la mezcla para la estimación del parámetro de la longitud de ramas tuviese ruido blanco. La estimación definitiva del parámetro se hizo en condiciones más exhaustivas: una corrida con tres cadenas calientes por 1000000 de generaciones y muestreando cada 100; el quemado (*burnin*) para descartar las longitudes de ramas de las primeras generaciones se mantuvo en la relación 100:1 con respecto al número de generaciones totales.

Dado que puede ser esquivada la determinación de valores idóneos para los parámetros de las distribuciones previas, se implementaron hiperprevios mediante los cuales se alimentaron los valores para previos exponenciales o *gamma*; esta aproximación permite reducir algo de la incertidumbre y arbitrariedad derivada de la escogencia de previas para las MCMC (Pagel &

Meade 2007). Los hiperprevios fueron implementados con saltos reversibles, especificando intervalos de valores en la distribución uniforme mediante la cual se alimentaría la distribución previa; cuando se detectó que la distribución posterior de los parámetros tendía a anidarse en alguno de los extremos superior o inferior del intervalo, los límites de este intervalo fueron modificados. Así como para los análisis filogenéticos bayesianos, se buscaron tasas de aceptación con las cadenas de Markov entre 20 y 50%, y cuando alcanzaban valores extremos a este intervalo se modificaron las propuestas mediante parámetros de tasas hasta conseguir valores intermedios. Similar a lo que ocurre en la estimación filogenética, cuando la tasa de aceptación es muy alta el modelo aceptará casi todos los cambios y habrá mucha autocorrelación entre estados sucesivos de la cadena, pero cuando la tasa es muy baja el modelo no explorará el espacio paramétrico de manera efectiva (Pagel & Meade 2007d).

Los datos fueron inicialmente analizados mediante Máxima Verosimilitud para tener un referente de parámetros de tasas y verosimilitudes sobre diferentes topologías. Las estimaciones definitivas se hicieron mediante aproximaciones markovianas, pero antes se hicieron exploraciones para depurar las condiciones del análisis. Los análisis exploratorios fueron corridos con 510000 generaciones tomando muestras cada 100 y dejando 10000 para el quemado, una cantidad baja pero suficiente de iteraciones para descartar (Pagel & Meade 2007). Estos análisis exploratorios permitieron depurar las tasas de aceptación (idealmente entre el 20 y 50%), comparar las verosimilitudes y coeficientes con los resultados obtenidos mediante Máxima Verosimilitud, y aumentar la informatividad de los previos. Específicamente en cuanto a los previos, los análisis exploratorios permitieron escoger la distribución del previo (exponencial o *gamma*) y definir el intervalo de la distribución uniforme hiperprevia que la alimentaría. Usualmente la implementación de hiperprevios optimizaba las tasas de aceptación, dejándolas entre 20 y 50%; no obstante, cuando esta acción no bastaba para lograr que las tasas de aceptación se restringieran a este intervalo, los parámetros de tasas fueron modificados. Estas exploraciones sugirieron las condiciones óptimas en las que podría correr la cadena de Markov para hacer las estimaciones definitivas, las cuales variaron en cada análisis (Secciones 4.4.2.1., 4.4.2.2. y 4.4.2.3.). El contraste de modelos tras las corridas markovianas se llevó a cabo comparando las probabilidades marginales mediante factores bayesianos. La verosimilitud marginal de un modelo es la integral de las verosimilitudes del modelo sobre todos los valores de los parámetros y sobre las topologías posibles (Pagel & Meade 2007). Esta verosimilitud marginal es difícil de estimar en la práctica, pero puede ser aproximada a través de la media armónica de las verosimilitudes cuando la cadena de markov corre por suficiente tiempo. La media armónica puede tener un comportamiento inestable, pero en vez de repetir muchas veces las corridas, en esta investigación se procuró dejar correr las cadenas por un buen número de generaciones y comparar los resultados de estos contrastes con los de otras alternativas (Pagel & Meade 2007). Como regla de decisión para los factores bayesianos se utilizaron los criterios de Kass & Raftery (1995), representados en la Tabla 2.

4.4.2.1. Tasas evolutivas

Por tratarse de una exploración, el contraste de modelos por Máxima Verosimilitud se llevó a cabo mediante la regla general de Pagel (1999), es decir: si un modelo restringido (que considera la igualdad de tasas) es más pobre en dos o más unidades logarítmicas de verosimilitud que un modelo no restringido (que permite a las tasas diferir), entonces las tasas pueden considerarse como significativamente diferentes. Tras los análisis exploratorios, y con una idea más clara de las condiciones óptimas en las que podría correr la cadena de Markov, se hicieron búsquedas más exhaustivas con 5050000 generaciones tomando muestras cada 300 (para evitar autocorrelaciones) y dejando 50000 para el quemado, una cantidad suficiente de iteraciones para descartar (Pagel & Meade 2007). Con esta búsqueda se hicieron las estimaciones definitivas evaluando la distribución posterior de los modelos de evolución a partir de la corrida de la cadena Markov con saltos reversibles; esto permitió examinar la credibilidad de la distribución posterior bayesiana sobre el modelo que mejor explicaba los datos. Para el reporte de tasas y estados ancestrales más probables en la raíz del árbol, se filtraron las muestras de la cadena según el modelo más favorecido y se obtuvieron la media, desviación estándar e intervalo de credibilidad respectivos, mediante el uso del programa Tracer.

4.4.2.2. Estados ancestrales

Aunque la probabilidad conjunta permite hacer la estimación de estados ancestrales para cada nodo del árbol, la reconstrucción mediante la probabilidad marginal es más segura porque no hace una distribución de verosimilitudes sino que contrasta los posibles estados en un nodo para decidirse por el más probable a partir de las distribuciones de estados de carácter posibles en otros nodos. BayesTraits estima el estado más probable en un nodo particular a partir de la probabilidad marginal (Pagel 1999). La probabilidad marginal podría usarse para determinar el estado más verosímil sobre cada nodo posible en las topologías resultantes por Parsimonia e Inferencia Bayesiana, pero resultaría siendo una opción bastante dispendiosa y hasta cierto punto innecesaria, dado que esta aproximación es más útil para poner a prueba ciertos nodos de interés. Para proponer estos nodos de interés se utilizaron las reconstrucciones de estados ancestrales obtenidas mediante Parsimonia, específicamente se evaluaron los nodos equívocos y aquellos donde se planteaban cambios. De esta manera se aprovechó la reconstrucción completa de Parsimonia y se sacó partido de la estimación direccional de la probabilidad marginal, sin tener que afrontar los problemas acarreados por la reconstrucción de estados ancestrales mediante probabilidad conjunta.

Esta reconstrucción se hizo mediante el método de ancestro común más reciente (MRCA), pues aprovecha todos los árboles disponibles y da una idea de la monofilia de los clados de interés en esas topologías (Pagel & Meade 2007). Para hacer el contraste de estados de carácter en cada nodo no se recurrió a MRCA sino al método de fosilización, para luego hacer las pruebas de hipótesis. Las exploraciones con Máxima Verosimilitud permitieron identificar qué estado era más probable en cada nodo de interés y contrastar

ambos estados en cada nodo mediante la regla general de Pagel (1999); estos resultados permitieron depurar las exploraciones markovianas para dirigir los análisis subsiguientes. Bajo estas condiciones se hicieron búsquedas más exhaustivas tras los análisis exploratorios, con 10000000 generaciones tomando muestras cada 300 (para evitar autocorrelaciones) y dejando 100000 iteraciones para el quemado. En las estimaciones markovianas, la probabilidad posterior permitió examinar la credibilidad bayesiana de cada estado en los nodos de interés; esta evaluación se realizó en Tracer. El contraste de estados de carácter en cada nodo se llevó a cabo mediante factores bayesianos.

4.4.2.3. Evolución correlacionada

Este método fue originalmente propuesto bajo Máxima Verosimilitud, pero su versión bayesiana ofrece ventajas considerables (Lutzoni *et al.* 2001; Pagel 1994). Entre las principales ventajas de esta aproximación con respecto a la Prueba de Cambios Concentrados, tenemos: Uso de longitud de ramas; posibilidad de detectar patrones en el orden de cambio, aún en ramas donde es simultáneo; no descansa en una única distribución de caracteres, por lo que todos los estados de carácter son posibles en un nodo ancestral; no exige una filogenia única, ni que estén resueltas; permite incorporar información fósil.

Las exploraciones con Máxima Verosimilitud se ejecutaron con 25 intentos de optimización, permitiendo explorar los coeficientes de tasas de un modelo donde los caracteres evolucionaron de forma correlacionada (ocho parámetros), y comparar los resultados de este modelo con otro donde los caracteres evolucionaron independientemente (cuatro parámetros) sobre el árbol, haciendo uso de la regla general de Pagel (1994). Estos resultados sirvieron como guías para evaluar las exploraciones markovianas con las que se depuraron las condiciones de los análisis definitivos. Bajo estas condiciones se hicieron búsquedas más exhaustivas con 101000000 generaciones tomando muestras cada 300 (para evitar autocorrelaciones) y dejando 1000000 de iteraciones para el quemado. En la versión MCMC de esta prueba se puede probar la evolución correlacionada de los rasgos mediante factores bayesianos, pero adicionalmente se evaluó la distribución posterior del modelo de saltos reversibles para identificar, no sólo si los caracteres estaban evolucionando independientemente, sino también qué submodelo podría ser más probable a partir de los datos (Pagel & Meade 2007). Cuando el modelo dependiente fue seleccionado, se procedió a la interpretación de los coeficientes de tasas (Tabla 3) para responder preguntas direccionales sobre la evolución correlacionada (Pagel 1994). Para lograr esto, se contrastaron los coeficientes de interés evaluando la probabilidad posterior de que uno fuese mayor que el otro, mediante la sustracción de ambos valores tras haber sido filtrados por el submodelo dependiente más probable a partir de los datos.

4.4.3. Mapeo Estocástico de Caracteres

Esta aproximación se llevó a cabo con SIMMAP versión 1.5 (Bollback 2006), un programa que realiza mapeos estocásticos mutacionales sobre filogenias. Un mapeo mutacional, más que una simple descripción de las reconstrucciones ancestrales en los nodos internos de un árbol, es una descripción del patrón

histórico de los estados de carácter sobre topologías que establecen relaciones de parentesco. En este sentido, hace estimaciones de lo que pasa tanto en los nodos como en los entrenudos, simulando múltiples historias de caracteres completas que son consistentes con los datos. Un mapeo estocástico mutacional involucra tres componentes básicos: 1) la reconstrucción de estados ancestrales en cada nodo de la filogenia; 2) ocurrencia y cronometraje de diferentes estados sobre el árbol; 3) ubicación (cronometraje) de los cambios a lo largo de la filogenia. Como puede verse esta aproximación utiliza reconstrucciones, pero no se basa en ellas (como Parsimonia). Otra ventaja de este método es que trabaja con caracteres multiestado, por lo que no fue necesario implementar las variantes binarias usadas en las dos aproximaciones anteriores.

SIMMAP permite usar una muestra de topologías, así que como el Modelo Markoviano Continuo en el Tiempo, no exige de una topología única para hacer los análisis. Cuando se simularon los mapeos de caracteres, el grupo externo fue incluido en aras a la polarización, pero no como fuente de información para las simulaciones ya que las historias evolutivas de interés se concentran en el grupo interno. Los archivos de datos y de árboles fueron preparados para su uso en SIMMAP (formato Xml) mediante el programa utilitario Nex2Xml (Bollback 2006).

Como el Modelo Markoviano Continuo en el Tiempo, esta aproximación tiene en cuenta las longitudes de ramas en los análisis de evolución de caracteres, pero estas no tienen que ser fijadas en los árboles de entrada. En vez de eso, SIMMAP reescala el árbol generando una tasa aleatoria con forma y escala predeterminadas. Como se comentó atrás (Sección 4.4.2.), esto es importante porque permite al programa hacer los análisis con longitudes de ramas provenientes exclusivamente de las matrices de interés, sin tener en cuenta otras fuentes. Como con el Modelo Markoviano Continuo en el Tiempo, para la estimación de longitudes de ramas se usaron los datos estándar de la matriz. Para esta estimación se usó una distribución aleatoria uniforme a partir de un intervalo $U [0.0, 1.0]$, con el objeto de no imponer restricciones altas.

Los modelos estándar fueron configurados para cada carácter (estrategias alimentarias y comportamiento social) a partir del modelo Mk, que también fue implementado para la estimación de longitudes de ramas. Como los caracteres estudiados siempre fueron multiestado, se escogió una previa empírica para configurar los parámetros de sesgo. Se implementó un procedimiento bayesiano con el objeto de configurar los previos de distribución *gamma* para los parámetros de tasas (Schultz & Churchill 1999). Este procedimiento consistió en correr una cadena de Markov utilizando previos predeterminados por el programa (*alfa* = 1.250; *beta* = 0.2500; *k* = 90) sobre los caracteres de interés con 100000 generaciones, muestreando cada 200 y dejando 10000 iteraciones para el quemado; los resultados de estas corridas fueron utilizados para estimar los mejores ajustes de la distribución *gamma* a partir de la distribución posterior de los parámetros, haciendo uso de los paquetes MASS (Venables & Ripley 2002) y TeachingDemos (Snow 2009) del programa R (R Development Core Team 2009), mediante la ejecución de un guión elaborado por Bollback (2006), y disponible en línea desde la página del programa

(<http://www.simmap.com/>). Los caracteres fueron considerados como no ordenados tanto en la estimación de los mejores previos como en los análisis propiamente dichos.

4.4.3.1. *Tasas evolutivas*

Con SIMMAP se puede determinar no sólo la tendencia de cambio, sino también el tiempo promedio que permanece un carácter en algún estado particular. Para muestrear los mapas mutacionales se utilizaron 1000 réplicas sobre cada árbol y cada carácter, con 10 trazas previas.

4.4.3.2. *Estados ancestrales*

El mapeo estocástico mutacional emplea un muestreo sobre la distribución conjunta, lo que permite obtener información acerca del cronometraje de diferentes cambios y la duración de diferentes estados. No obstante, la estimación de estados ancestrales en SIMMAP no deriva del mapa mutacional sino que es calculada directamente como la probabilidad posterior marginal de cada estado de carácter posible sobre todos los nodos (Bollback 2006). Como puede verse, el mapeo estocástico mutacional no se basa en la reconstrucción de estados ancestrales. De esta manera SIMMAP permite obtener, para cada nodo del árbol (como Parsimonia), los estados de carácter más probables a partir de la estimación marginal (como el Modelo Markoviano Continuo en el Tiempo).

4.4.3.3. *Evolución correlacionada*

Con esta aproximación se puede determinar si el nivel de asociación entre dos caracteres evaluados en múltiples mapeos mutacionales es mayor de lo que se esperaría por efecto del azar (Bollback 2006). Para lograrlo se implementan dos estadísticos: D y MIC. El primero (D) es una medida de asociación global entre los dos caracteres estudiados (en este caso, estrategias alimentarias y comportamiento social); la asociación entre estados de carácter se establece a partir de la frecuencia de ocurrencia de estados sobre la filogenia. El segundo (MIC) evalúa la correlación entre las historias de los caracteres a lo largo de la filogenia tanto para los caracteres como para sus estados, determinando si el tiempo que estos estados permanecen asociados en una historia de caracteres es mayor de lo que se esperaría en caso de haber evolucionado independientemente. Para muestrear los mapas mutacionales se utilizaron 1000 réplicas sobre cada árbol y cada carácter, con 10 trazas previas y 10 muestras predictivas. Además de trabajar con caracteres multiestado, SIMMAP permite reconocer qué estados de carácter se encuentran más correlacionados entre sí, cuando se encuentra una asociación significativa entre los dos rasgos estudiados.

5. RESULTADOS

5.1. Comportamiento social

La codificación propuesta para el comportamiento social presenta tres estrategias (Tabla 4). La primera de ellas (I) corresponde a la propuesta inicial del rasgo codificado como multiestado; las dos siguientes corresponden a las variantes binarias: La primera (II) agrupa las estrategias altamente solitarias y la segunda (III) agrupa las estrategias altamente sociales.

5.2. Estrategias alimentarias

La codificación propuesta para las estrategias alimentarias mediante revisión bibliográfica presenta tres estrategias (Tabla 4). La primera de ellas (I) corresponde a la propuesta inicial del rasgo codificado como multiestado; las dos siguientes corresponden a las variantes binarias: La primera (II) agrupa las tendencias carnívoras en general y la segunda (III) agrupa las tendencias altamente carnívoras.

5.2.1. Morfometría geométrica

La categorización recién expuesta fue puesta a prueba mediante análisis morfogeométricos.

5.2.1.1. Supuestos

Antes de abordar los análisis de tamaño y conformación, se evaluó la validez de los datos obtenidos a través del posicionamiento de *landmarks*. La Repetibilidad fue aprobada para las coordenadas alineadas de la vista lateral (Tabla 5, Figura 2A) y el tamaño centroide (Repetibilidad = 99.96%, Figura 3A). La Repetibilidad también fue aprobada para las coordenadas alineadas del dentario (Tabla 5, Figura 2B) y el tamaño centroide (Repetibilidad = 99.99%, Figura 3B).

Las submuestras de la cuales derivaron estas pruebas fueron aleatorias para el tamaño centroide, tanto de la vista lateral (SBS = 0.7059, RVN = 2.2, $p = 0.4802$) como del dentario (SBS = 1.6033, RVN = 2.453, $p = 0.1089$). Todos los *landmarks* tuvieron al menos una coordenada aleatoria tanto en la vista lateral como en el dentario (Tabla 6), por lo que las submuestras de coordenadas alineadas también fueron consideradas como aleatorias.

5.2.1.2. Conformación

Los Análisis de Deformaciones Relativas sobre los consensos de machos y hembras en vista lateral sugirieron diferencias para las tres categorizaciones propuestas, bajo combinaciones de *landmarks* diferentes:

- *Combinación Lateral 1*: Dio soporte a la propuesta de codificación III (Figura 4A). No hubo problemas con el tamaño de muestra dado que este análisis involucró siete *landmarks* y fue efectuado sobre 33 individuos (siendo 28 la exigencia mínima). Para poder explicar más del

80% de la variación fue necesario recurrir a las primeras cuatro deformaciones relativas (RW1 = 44%, RW2 = 23%, RW3 = 12%, RW4 = 10%), donde las primeras dos explicaron el 67% (Figura 4A). Las conformaciones hipercarnívoras tienden a ser más acortadas, con hocicos robustos y tendencias de ensanchamiento hacia el arco zigomático (Figura 4B).

- *Combinación Lateral 2*: Dio soporte a las propuestas de codificación I y III (Figura 5A). No hubo problemas con el tamaño de muestra dado que este análisis involucró siete *landmarks* y fue efectuado sobre 33 individuos (siendo 28 la exigencia mínima). Para poder explicar más del 80% de la variación fue necesario recurrir a las primeras tres deformaciones relativas (RW1 = 46%, RW2 = 25%, RW3 = 11%), donde las primeras dos explicaron el 71% (Figura 5A). Las conformaciones hipercarnívoras son las que más se diferenciaron del resto, soliendo ser más acortadas, con hocicos robustos y tendencias de ensanchamiento hacia el arco zigomático, mientras que los insectívoros tienden a comprimir esta región del arco zigomático, los omnívoros a alongarla y los carnívoros a ensanchar levemente la robustez del hocico (Figura 5B).
- *Combinación Lateral 3*: Dio soporte a la propuesta de codificación III (Figura 6A). No hubo problemas con el tamaño de muestra dado que este análisis involucró seis *landmarks* y fue efectuado sobre 33 individuos (siendo 24 la exigencia mínima). Para poder explicar más del 80% de la variación fue necesario recurrir a las primeras tres deformaciones relativas (RW1 = 51%, RW2 = 27%, RW3 = 14%), donde las primeras dos explicaron el 78% (Figura 6A). Las conformaciones hipercarnívoras presentan hocicos más achatados y robustos que las omnívoras (Figura 6B).
- *Combinación Lateral 4*: Dio soporte a todas las propuestas de codificación (Figura 7A). No hubo problemas con el tamaño de muestra dado que este análisis involucró seis *landmarks* y fue efectuado sobre 33 individuos (siendo 24 la exigencia mínima). Para poder explicar más del 80% de la variación fue necesario recurrir a las primeras cuatro deformaciones relativas (RW1 = 46%, RW2 = 18%, RW3 = 13%, RW4 = 8%), donde las primeras dos explicaron el 64% (Figura 7A). Con respecto a las omnívoras, las conformaciones insectívoras tienden a presentar un arco zigomático más comprimido y delgado, mientras que en las carnívoras es un poco más robusto; las conformaciones hipercarnívoras son las que más se diferenciaron del resto, con arcos zigomáticos aún más robustos y compactos (Figura 7B).
- *Combinación Lateral 5*: Dio soporte a la propuesta de codificación II (Figura 8A). No hubo problemas con el tamaño de muestra dado que este análisis involucró cuatro *landmarks* y fue efectuado sobre 33 individuos (siendo 16 la exigencia mínima). Para poder explicar más del 80% de la variación fue necesario recurrir a las primeras tres deformaciones relativas (RW1 = 41%, RW2 = 30%, RW3 = 18%), donde las primeras dos explicaron el 71% (Figura 8A). Las conformaciones

carnívoras presentan bóvedas más comprimidas lateralmente que las omnívoras (Figura 8B).

Los Análisis de Deformaciones Relativas sobre los consensos de machos en vista lateral respaldaron los resultados obtenidos con ambos sexos estudiados de manera conjunta:

- *Combinación Lateral 1*: Dio soporte a la propuesta de codificación III (Figura 9A). No hubo problemas con el tamaño de muestra dado que este análisis involucró siete *landmarks* y fue efectuado sobre 32 individuos (siendo 28 la exigencia mínima). Para poder explicar más del 80% de la variación fue necesario recurrir a las primeras cuatro deformaciones relativas (RW1 = 45%, RW2 = 23%, RW3 = 11%, RW4 = 9%), donde las primeras dos explicaron el 68% (Figura 9A). La deformación de las rejillas tiene tendencias muy similares a las presentadas por machos y hembras estudiados en conjunto (Figura 9B).
- *Combinación Lateral 2*: Dio soporte a las propuestas de codificación I y III (Figura 10A). No hubo problemas con el tamaño de muestra dado que este análisis involucró siete *landmarks* y fue efectuado sobre 32 individuos (siendo 28 la exigencia mínima). Para poder explicar más del 80% de la variación fue necesario recurrir a las primeras tres deformaciones relativas (RW1 = 45%, RW2 = 25%, RW3 = 12%), donde las primeras dos explicaron el 70% (Figura 10A). La deformación de las rejillas tiene tendencias muy similares a las presentadas por machos y hembras estudiados en conjunto (Figura 10B).
- *Combinación Lateral 3*: Dio soporte a la propuesta de codificación III (Figura 11A). No hubo problemas con el tamaño de muestra dado que este análisis involucró seis *landmarks* y fue efectuado sobre 32 individuos (siendo 24 la exigencia mínima). Para poder explicar más del 80% de la variación fue necesario recurrir a las primeras tres deformaciones relativas (RW1 = 49%, RW2 = 27%, RW3 = 14%), donde las primeras dos explicaron el 76% (Figura 11A). La deformación de las rejillas tiene tendencias muy similares a las presentadas por machos y hembras estudiados en conjunto (Figura 11B).
- *Combinación Lateral 4*: Dio soporte a todas las propuestas de codificación (Figura 12A). No hubo problemas con el tamaño de muestra dado que este análisis involucró seis *landmarks* y fue efectuado sobre 32 individuos (siendo 24 la exigencia mínima). Para poder explicar más del 80% de la variación fue necesario recurrir a las primeras cuatro deformaciones relativas (RW1 = 47%, RW2 = 18%, RW3 = 12%, RW4 = 9%), donde las primeras dos explicaron el 65% (Figura 12A). La deformación de las rejillas tiene tendencias muy similares a las presentadas por machos y hembras estudiados en conjunto (Figura 12B).
- *Combinación Lateral 5*: Dio soporte a la propuesta de codificación II (Figura 13A). No hubo problemas con el tamaño de muestra dado que

este análisis involucró cuatro *landmarks* y fue efectuado sobre 32 individuos (siendo 16 la exigencia mínima). Para poder explicar más del 80% de la variación fue necesario recurrir a las primeras tres deformaciones relativas (RW1 = 42%, RW2 = 29%, RW3 = 18%), donde las primeras dos explicaron el 71% (Figura 13A). La deformación de las rejillas tiene tendencias muy similares a las presentadas por machos y hembras estudiados en conjunto (Figura 13B).

Los Análisis de Deformaciones Relativas sobre los consensos de hembras en vista lateral respaldaron los resultados obtenidos con ambos sexos estudiados de manera conjunta:

- *Combinación Lateral 1*: Dio soporte a la propuesta de codificación III (Figura 14A). No hubo problemas con el tamaño de muestra dado que este análisis involucró siete *landmarks* y fue efectuado sobre 29 individuos (siendo 28 la exigencia mínima). Para poder explicar más del 80% de la variación fue necesario recurrir a las primeras cuatro deformaciones relativas (RW1 = 39%, RW2 = 24%, RW3 = 13%, RW4 = 11%), donde las primeras dos explicaron el 63% (Figura 14A). La deformación de las rejillas tiene tendencias muy similares a las presentadas por machos y hembras estudiados en conjunto (Figura 14B).
- *Combinación Lateral 2*: Dio soporte a las propuestas de codificación I y III (Figura 15A). No hubo problemas con el tamaño de muestra dado que este análisis involucró siete *landmarks* y fue efectuado sobre 29 individuos (siendo 28 la exigencia mínima). Para poder explicar más del 80% de la variación fue necesario recurrir a las primeras cuatro deformaciones relativas (RW1 = 42%, RW2 = 24%, RW3 = 13%, RW4 = 10%), donde las primeras dos explicaron el 66% (Figura 15A). La deformación de las rejillas tiene tendencias muy similares a las presentadas por machos y hembras estudiados en conjunto (Figura 15B).
- *Combinación Lateral 3*: Dio soporte a la propuesta de codificación III (Figura 16A). No hubo problemas con el tamaño de muestra dado que este análisis involucró seis *landmarks* y fue efectuado sobre 29 individuos (siendo 24 la exigencia mínima). Para poder explicar más del 80% de la variación fue necesario recurrir a las primeras tres deformaciones relativas (RW1 = 51%, RW2 = 27%, RW3 = 13%), donde las primeras dos explicaron el 78% (Figura 16A). La deformación de las rejillas tiene tendencias muy similares a las presentadas por machos y hembras estudiados en conjunto (Figura 16B).
- *Combinación Lateral 4*: Dio soporte a todas las propuestas de codificación (Figura 17A). No hubo problemas con el tamaño de muestra dado que este análisis involucró seis *landmarks* y fue efectuado sobre 29 individuos (siendo 24 la exigencia mínima). Para poder explicar más del 80% de la variación fue necesario recurrir a las primeras tres deformaciones relativas (RW1 = 48%, RW2 = 20%, RW3 = 14%), donde

las primeras dos explicaron el 68% (Figura 17A). La deformación de las rejillas tiene tendencias muy similares a las presentadas por machos y hembras estudiados en conjunto (Figura 17B).

- *Combinación Lateral 5*: Dio soporte a la propuesta de codificación II (Figura 18A). No hubo problemas con el tamaño de muestra dado que este análisis involucró cuatro *landmarks* y fue efectuado sobre 29 individuos (siendo 16 la exigencia mínima). Para poder explicar más del 80% de la variación fue necesario recurrir a las primeras tres deformaciones relativas (RW1 = 35%, RW2 = 30%, RW3 = 18%), donde las primeras dos explicaron el 65% (Figura 18A). La deformación de las rejillas tiene tendencias muy similares a las presentadas por machos y hembras estudiados en conjunto (Figura 18B).

Los Análisis de Deformaciones Relativas sobre los consensos de machos y hembras en dentario sugirieron diferencias para dos de las categorizaciones propuestas:

- *Combinación Dentario 1*: Dio soporte a la propuesta de codificación III (Figura 19A). No hubo problemas con el tamaño de muestra dado que este análisis involucró siete *landmarks* y fue efectuado sobre 31 individuos (siendo 28 la exigencia mínima). Para poder explicar más del 80% de la variación fue necesario recurrir a las primeras tres deformaciones relativas (RW1 = 57%, RW2 = 22%, RW3 = 10%), donde las primeras dos explicaron el 79% (Figura 19A). Las conformaciones hipercarnívoras tienden a ser más acertadas y robustas (Figura 19B).
- *Combinación Dentario 2*: Dio soporte a las propuestas de codificación II y III (Figura 20A). No hubo problemas con el tamaño de muestra dado que este análisis involucró seis *landmarks* y fue efectuado sobre 31 individuos (siendo 24 la exigencia mínima). Para poder explicar más del 80% de la variación fue necesario recurrir a las primeras dos deformaciones relativas (RW1 = 48%, RW2 = 41%; Figura 20A). Las conformaciones carnívoras tienden a ser más acertadas y robustas que las omnívoras, pero en las hipercarnívoras estas características están más acentuadas aún (Figura 20B).

Los Análisis de Deformaciones Relativas sobre los consensos de machos en dentario respaldaron los resultados obtenidos con ambos sexos estudiados de manera conjunta:

- *Combinación Dentario 1*: Dio soporte a la propuesta de codificación III (Figura 21A). No hubo problemas con el tamaño de muestra dado que este análisis involucró siete *landmarks* y fue efectuado sobre 31 individuos (siendo 28 la exigencia mínima). Para poder explicar más del 80% de la variación fue necesario recurrir a las primeras tres deformaciones relativas (RW1 = 56%, RW2 = 23%, RW3 = 10%), donde las primeras dos explicaron el 79% (Figura 21A). La deformación de las rejillas tiene tendencias muy similares a las presentadas por machos y hembras estudiados en conjunto (Figura 21B).

- *Combinación Dentario 2*: Dio soporte a las propuestas de codificación II y III (Figura 22A). No hubo problemas con el tamaño de muestra dado que este análisis involucró seis *landmarks* y fue efectuado sobre 31 individuos (siendo 24 la exigencia mínima). Para poder explicar más del 80% de la variación fue necesario recurrir a las primeras dos deformaciones relativas (RW1 = 47%, RW2 = 40%; Figura 22A). La deformación de las rejillas tiene tendencias muy similares a las presentadas por machos y hembras estudiados en conjunto (Figura 22B).

Los Análisis de Deformaciones Relativas sobre los consensos de hembras en dentario respaldaron los resultados obtenidos con ambos sexos estudiados de manera conjunta:

- *Combinación Dentario 1*: Dio soporte a la propuesta de codificación III (Figura 23A). No hubo problemas con el tamaño de muestra dado que este análisis involucró siete *landmarks* y fue efectuado sobre 29 individuos (siendo 28 la exigencia mínima). Para poder explicar más del 80% de la variación fue necesario recurrir a las primeras tres deformaciones relativas (RW1 = 55%, RW2 = 23%, RW3 = 10%), donde las primeras dos explicaron el 78% (Figura 23A). La deformación de las rejillas tiene tendencias muy similares a las presentadas por machos y hembras estudiados en conjunto (Figura 23B).
- *Combinación Dentario 2*: Dio soporte a las propuestas de codificación II y III (Figura 24A). No hubo problemas con el tamaño de muestra dado que este análisis involucró seis *landmarks* y fue efectuado sobre 29 individuos (siendo 24 la exigencia mínima). Para poder explicar más del 80% de la variación fue necesario recurrir a las primeras dos deformaciones relativas (RW1 = 48%, RW2 = 40%; Figura 24A). La deformación de las rejillas tiene tendencias muy similares a las presentadas por machos y hembras estudiados en conjunto (Figura 24B).

Las exploraciones con *semilandmarks* no reportaron mejoras considerables en los Análisis de Deformaciones Relativas de las combinaciones de puntos anatómicos en vista lateral. En términos generales la aproximación con *landmarks* tradicionales ofreció mejor estructuración de los datos en términos de los grupos comparados y, como era de esperarse, los *semilandmarks* solieron presentar mayor dispersión (Anexo 4). Debido a que este incremento en la variabilidad de los datos no representó ganancias considerables en la estructura de las agrupaciones, los análisis subsiguientes se concentraron sobre las matrices derivadas de *landmarks* tradicionales.

Estas relaciones sugeridas por los análisis exploratorios fueron puestas a prueba mediante análisis clasificatorios aplicados sobre todos los especímenes de la muestra. Las diferencias conformacionales entre cráneos omnívoros e hipercarnívoros son mucho más fuertes de lo que se esperaría por efecto del azar (Tabla 7). Similar ocurre al comparar conformaciones carnívoras en

general con las omnívoras, aunque en este caso las diferencias son menos conspicuas que al evaluar exclusivamente hipercarnívoros (Tabla 8). Por ejemplo al evaluar este contraste bajo la combinación de *landmarks* Lateral 5 con machos y hembras conjuntamente, se observa una reclasificación dudosa para los omnívoros (79%). Dos especies mostraron preferencias marcadas (mayor al 50%) por la carnivoría (Tabla 9): *Vulpes chama* y *Vulpes rueppelli*, aunque en ninguno de los dos casos esta tendencia fue corroborada con los resultados de Lateral 4 (que también brinda soporte para la propuesta de codificación II), por lo que no hay evidencia para reclasificarlos como carnívoros (Bajo Lateral 4 la reclasificación del primero fue: Omnívoro = 91%, Carnívoro = 9%; y la del segundo: Omnívoro = 66%, Carnívoro = 34%). Por otro lado, aunque *Vulpes zerda* no mostró una preferencia marcada por la omnivoría, tampoco lo hizo por la carnivoría; adicionalmente, al contrastar estos resultados con los de la combinación Lateral 4 esta ambigüedad no se mantiene, ya que en este caso la preferencia por la omnivoría es más clara (Bajo Lateral 4 su reclasificación fue: Omnívoro = 100%, Carnívoro = 0%).

La misma reclasificación dudosa (79%) ocurrió al evaluar machos exclusivamente sobre esta misma combinación de *landmarks*. Dos especies mostraron preferencias marcadas (mayor al 50%) por la carnivoría (Tabla 10): *Vulpes zerda* y *Vulpes rueppelli*, aunque en ninguno de los dos casos esta tendencia fue corroborada con los resultados de Lateral 4 (que también brinda soporte para la propuesta de codificación II), por lo que no hay evidencia para reclasificarlos como carnívoros (Bajo Lateral 4 la reclasificación del primero fue: Omnívoro = 100%, Carnívoro = 0%; y la del segundo: Omnívoro = 57%, Carnívoro = 43%). Por otro lado, aunque *Vulpes chama* no mostró una preferencia marcada por la omnivoría (Tabla 10), tampoco lo hizo por la carnivoría; adicionalmente, al contrastar estos resultados con los de la combinación Lateral 4 esta ambigüedad no se mantiene, ya que en este caso la preferencia por la omnivoría es más clara (Bajo Lateral 4 su reclasificación fue: Omnívoro = 100%, Carnívoro = 0%).

Al hacer la misma evaluación sobre hembras exclusivamente el patrón fue menos claro aún, y aunque ambas reclasificaciones fueron dudosas (78% para omnívoros y 79% para carnívoros), no se encontraron evidencias para reclasificar a ninguna especie. La única especie que exhibió preferencias marcadas (mayor al 50%) a quedar en el gremio alimentario opuesto fue *Vulpes rueppelli*, que siendo omnívoro mostró tendencias carnívoras (Tabla 11); no obstante, esta tendencia no fue corroborada con los resultados de Lateral 4 (que también brinda soporte para la propuesta de codificación II), donde se constató su condición omnívora (Bajo Lateral 4 su reclasificación fue: Omnívoro = 82%, Carnívoro = 18%). Por otro lado, aunque *Pseudalopex griseus* no mostró una preferencia marcada por la omnivoría (Tabla 11), tampoco lo hizo por la carnivoría; adicionalmente, al contrastar estos resultados con los de la combinación Lateral 4 esta ambigüedad no se mantiene, ya que en este caso la preferencia por la omnivoría es más clara (Bajo Lateral 4 su reclasificación fue: Omnívoro = 94%, Carnívoro = 6%).

El contraste de la codificación II sobre el dentario sólo arrojó una reclasificación dudosa al evaluar hembras exclusivamente. Específicamente ocurrió con la

reclasificación de los carnívoros (79%), donde tres especies mostraron preferencias marcadas (mayor al 50%) por la omnivoría (Tabla 12): *Canis aureus*, *Canis mesomelas* y *Canis simensis*. En ninguno de los dos primeros casos (*Canis aureus* y *Canis mesomelas*) esta tendencia fue corroborada con los resultados de machos, por lo que puede deberse más a dimorfismo sexual que a una inconsistencia de gremio alimentario. Por un lado, en la evaluación exclusiva de machos *Canis aureus* no mostró preferencias marcadas por ninguna estrategia, lo que no constituye una evidencia para reclasificarlo como omnívoro; adicionalmente, al contrastar estos resultados con los de la vista lateral tal ambigüedad no se mantiene, ya que bajo esta región craneal la especie no presentó inconsistencias de este tipo. Por otro lado, en la evaluación exclusiva de machos *Canis mesomelas* mostró preferencias marcadas por la carnivoría (en este caso su reclasificación fue: Omnívoro = 47%, Carnívoro = 53%), por lo que no hay evidencia para reclasificarlo como omnívoro. La única especie que sistemáticamente viola esta codificación es *Canis simensis*, pues sus tendencias omnívoras no sólo se ven reflejadas con hembras (Tabla 12) sino también con machos (donde su reclasificación fue: Omnívoro = 56%, Carnívoro = 44%).

También se encontró evidencia a favor de que existen diferencias conformacionales para todos los gremios alimentarios (Tabla 13), aunque no fueron tan contundentes como cuando se evaluó la estrategia de codificación III. Se detectaron gremios con reclasificaciones dudosas en todos los análisis de esta estrategia de codificación multiestado. En el Lateral 2 para machos y hembras evaluados conjuntamente fue dudosa la reclasificación de los omnívoros (72%), aunque ninguna de sus especies mostró una preferencia marcada (mayor al 50%) por otra estrategia alimentaria (Tabla 14). A pesar de que *Pseudalopex fulvipes* no mostró una preferencia marcada por la omnivoría, tampoco lo hizo por alguna otra estrategia; adicionalmente, al contrastar estos resultados con los de la combinación de *landmarks* Lateral 4 (que también brinda soporte para la propuesta de codificación I) esta ambigüedad no se mantiene, ya que en este caso la preferencia por la omnivoría es más clara (Tabla 15). Las distancias de Mahalanobis indicaron que las conformaciones omnívoras y carnívoras presentan mayor similitud entre sí que cualquiera de ellas con las insectívoras, y que las hipercarnívoras son las más diferentes de todas (Figura 25).

En el Lateral 4 para machos y hembras exclusivamente fueron dudosas las reclasificaciones de los omnívoros (76%) y carnívoros (72%). Sólo una de las especies omnívoras mostró una preferencia marcada (mayor al 50%) por otra estrategia alimentaria: *Vulpes pallida*, quien presentó fuertes tendencias insectívoras bajo esta combinación de *landmarks* (Tabla 15); no obstante, estos resultados no se vieron correspondidos por la combinación de *landmarks* Lateral 2 (que también brinda soporte para la propuesta de codificación I), ya que en este caso su preferencia por la omnivoría es más clara (Tabla 14). A pesar de que *Chrysocyon brachyurus* no mostró una preferencia marcada por la omnivoría, tampoco lo hizo por alguna otra estrategia (aunque las tendencias carnívoras e hipercarnívoros fueron más fuertes que las omnívoras); adicionalmente, al contrastar estos resultados con los de la combinación de *landmarks* Lateral 2 esta ambigüedad no se mantiene, ya que en este caso la

preferencia por la omnivoría es más clara (Tabla 14). Por el lado de las conformaciones carnívoras, *Vulpes macrotis* presentó marcadas preferencias insectívoras, pero no fueron ratificadas bajo la combinación de *landmarks* Lateral 2, donde sus tendencias carnívoras fueron mantenidas (Bajo Lateral 2 su reclasificación fue: Omnívoro = 15%, Insectívoro = 31%, Carnívoro = 54%). Teniendo en cuenta estas consideraciones, no hay evidencia para recodificar a estas especies (*Vulpes pallida*, *Chrysocyon brachyurus* y *Vulpes macrotis*) en otro gremio alimentario, y se puede mantener la propuesta de codificación I como fue originalmente planteada. La única especie que sistemáticamente viola esta codificación es *Canis simensis*, pues sus tendencias omnívoras no sólo se ven reflejadas bajo esta combinación de *landmarks* (Tabla 15) sino también bajo Lateral 2 (donde su reclasificación fue: Omnívoro = 77%, Carnívoro = 23%), algo que se veía venir desde los Análisis de Deformaciones Relativas (Figura 7). Las distancias de Mahalanobis indicaron las mismas similitudes conformacionales encontradas bajo la combinación Lateral 2 (Figura 25).

La evaluación exclusiva sobre machos en Lateral 2 también presentó como dudosa la reclasificación de los omnívoros (71%), donde *Pseudalopex fulvipes* mostró preferencias marcadas (mayor al 50%) por la insectivoría (Tabla 16); no obstante, esta tendencia no fue corroborada con los resultados de Lateral 4 (que también brinda soporte para la propuesta de codificación I) donde sí presenta marcadas preferencias omnívoras, por lo que no hay evidencia para reclasificarlo como insectívoro (Tabla 17). Por otro lado, aunque *Pseudalopex griseus* no mostró una preferencia marcada por la omnivoría (Tabla 16), tampoco lo hizo por ninguna otra estrategia (aunque sus tendencias carnívoras son más fuertes que las omnívoras); adicionalmente, al contrastar estos resultados con los de la combinación Lateral 4 esta ambigüedad no se mantiene, ya que en este caso la preferencia por la omnivoría es más clara (Tabla 17). Las distancias de Mahalanobis indicaron las mismas similitudes conformacionales encontradas estudiando machos y hembras conjuntamente (Figura 25).

La evaluación exclusiva de machos en Lateral 4 también mantuvo las reclasificaciones dudosas de los omnívoros (75%) y carnívoros (74%), similar a como ocurrió con la evaluación conjunta de ambos sexos. También similar a como ocurrió con machos y hembras estudiados conjuntamente, sólo una de las especies omnívoras mostró una preferencia marcada (mayor al 50%) por otra estrategia alimentaria: *Vulpes pallida*, quien presentó fuertes tendencias insectívoras bajo esta combinación de *landmarks* (Tabla 17); no obstante, estos resultados no se vieron correspondidos por la combinación de *landmarks* Lateral 2 (que también brinda soporte para la propuesta de codificación I), ya que en este caso su preferencia por la omnivoría es más clara (Tabla 16). A pesar de que *Chrysocyon brachyurus* y *Pseudalopex culpaeus* no mostraron una preferencia marcada por la omnivoría (Tabla 17), tampoco lo hicieron por ninguna otra estrategia (aunque las tendencias carnívoras fueron más fuertes que las omnívoras en ambos, incluyendo a la hipercarnivoría para el primero); adicionalmente, al contrastar estos resultados con los de la combinación de *landmarks* Lateral 2 esta ambigüedad no se mantiene, ya que en este caso la preferencia por la omnivoría es más clara (Tabla 16). Por el lado de las

conformaciones carnívoras, *Canis latrans* no presentó marcadas preferencias carnívoras, pero tampoco lo hizo por ninguna otra estrategia; de hecho, las tendencias carnívoras siguen siendo las más preponderantes (sin ser descartables las hipercarnívoras). Teniendo en cuenta estas consideraciones, no hay evidencia para recodificar a estas especies (*Vulpes pallida*, *Chrysocyon brachyurus*, *Pseudalopex culpaeus* y *Canis latrans*) en otro gremio alimentario, y se puede mantener la propuesta de codificación I como fue originalmente planteada. Como ocurrió con machos y hembras considerados en conjunto, la única especie que sistemáticamente viola esta codificación es *Canis simensis*, pues sus tendencias omnívoras no sólo se ven reflejadas bajo esta combinación de *landmarks* (Tabla 17) sino también bajo Lateral 2 (donde su reclasificación fue: Omnívoro = 50%, Carnívoro = 30%, Hipercarnívoro = 40%), algo que se veía venir desde los Análisis de Deformaciones Relativas (Figura 12). Las distancias de Mahalanobis indicaron las mismas similitudes conformacionales encontradas estudiando machos y hembras conjuntamente (Figura 25).

La evaluación exclusiva sobre hembras en Lateral 2 presentó una reclasificación dudosa no sólo para los omnívoros (78%) sino también para los insectívoros (76%), lo que no ocurrió con la evaluación conjunta de ambos sexos ni con la de machos específicamente. De todas formas, ningún omnívoro mostró preferencias marcadas (mayor al 50%) por otra estrategia diferente (Tabla 18). Tampoco ocurrió con los insectívoros, y aunque *Vulpes rueppelli* no mostró preferencias marcadas por ninguna estrategia, la insectivoría siguió siendo predominante, por lo que no hay evidencia para reclasificarlo en otro gremio alimentario. Las distancias de Mahalanobis indicaron las mismas similitudes conformacionales encontradas estudiando machos y hembras conjuntamente (Figura 25).

Curiosamente en la evaluación exclusiva de hembras bajo Lateral 4 sólo fue dudosa la reclasificación de los carnívoros (75%), mientras que con ambos sexos y con los machos también habían sido dudosos los omnívoros. A pesar de que *Vulpes macrotis* no mostró una preferencia marcada por la carnivoría (Tabla 19), tampoco lo hizo por ninguna otra estrategia (siendo tan preponderante la carnivoría como la insectivoría); adicionalmente, al contrastar estos resultados con los de la combinación de *landmarks* Lateral 2 esta ambigüedad no se mantiene, ya que en este caso la preferencia por la carnivoría es más clara (Bajo Lateral 2 su reclasificación fue: Omnívoro = 14%, Insectívoro = 29%; Carnívoro = 57%), por lo que no hay evidencia para recodificarlo en otro gremio alimentario. Como ocurrió con machos y hembras considerados en conjunto, la única especie que sistemáticamente viola esta codificación es *Canis simensis*, pues sus tendencias omnívoras no sólo se ven reflejadas bajo esta combinación de *landmarks* (Tabla 19) sino también bajo Lateral 2 (donde su reclasificación fue: Omnívoro = 86%, Carnívoro = 14%), algo que se veía venir desde los Análisis de Deformaciones Relativas (Figura 17). Las distancias de Mahalanobis indicaron las mismas similitudes conformacionales encontradas estudiando machos y hembras conjuntamente (Figura 25).

Descartando las violaciones recurrentes de *Canis simensis*, los análisis conformacionales de las dos regiones craneales estudiadas brindan un buen soporte para las tres propuestas de codificación de las estrategias alimentarias. En principio, esto frustraría la intención de incluir a *Canis simensis* como carnívoro en los análisis de evolución de caracteres, pero esto no es necesario por dos razones principales: La primera es que, aunque tenga hábitos oportunistas marcados, no hay duda de que *Canis simensis* sea carnívoro (Atkinson *et al.* 2002; Moehlman & Hofer 1997; Sheldon 1992; Sillero-Zubiri & Gotelli 1995a; Sillero-Zubiri & Macdonald 1997; Sillero-Zubiri & Marino 2004), por lo que en términos de sus preferencias dietarias sería inadecuado incluirlo como omnívoro en los análisis. Estos resultados invitan a evaluar la repercusión dietaria sobre la morfología de esta especie (Sección 6.1.), no a cuestionar sus hábitos alimentarios pues estos se encuentran bien estudiados. La segunda razón es que, aunque esta especie viole la codificación propuesta en varios análisis, es claro que el patrón se mantiene (como en general se puede inferir a partir de las permutaciones sobre las distancias de Mahalanobis, los chequeos de clasificación cruzados y las concordancias de clasificación) y no presenta las mismas inconsistencias en todas las pruebas, por lo que puede ser tenido en cuenta para los análisis subsiguientes.

5.2.1.3. Tamaño

Estas diferencias conformacionales detectadas en los análisis clasificatorios también fueron probadas en términos del tamaño sobre todos los especímenes de la muestra. En términos generales, la evaluación conjunta de machos y hembras en vista lateral respaldó las agrupaciones identificadas mediante el estudio de la conformación:

- *Combinación Lateral 1*: Bajo esta combinación de *landmarks*, el tamaño de los omnívoros (Media = 104.7447, SD = 25.11161) e hipercarnívoros (Media = 142.8126, SD = 32.60694) fue significativamente diferente ($W = 19278$, $p < 2.2 \cdot 10^{-16}$), tendiendo a ser mayor para estos últimos (Figura 26).
- *Combinación Lateral 2*: Bajo esta combinación de *landmarks*, el tamaño de los omnívoros (Media = 107.4301, SD = 25.86902) e hipercarnívoros (Media = 147.2545, SD = 33.64846) fue significativamente diferente ($W = 18857$, $p < 2.2 \cdot 10^{-16}$), tendiendo a ser mayor para estos últimos (Figura 27).

El tamaño de omnívoros (Media = 106.65448, SD = 24.33728), insectívoros (Media = 83.08645, SD = 15.63674), carnívoros (Media = 118.19644, SD = 24.95730) e hipercarnívoros (Media = 147.25450, SD = 33.64846) también fue significativamente diferente en general ($H = 279.2954$, g.l. = 3, $p < 2.2 \cdot 10^{-16}$) y entre todos ellos (omnívoros de insectívoros: $p < 2 \cdot 10^{-16}$; omnívoros de carnívoros: $p = 1.1 \cdot 10^{-9}$; omnívoros de hipercarnívoros: $p < 2 \cdot 10^{-16}$; insectívoros de carnívoros: $p < 2 \cdot 10^{-16}$; insectívoros de hipercarnívoros: $p < 2 \cdot 10^{-16}$; carnívoros de hipercarnívoros: $p = 8 \cdot 10^{-15}$), tendiendo a ser mayor para los

hipercarnívoros seguido de los carnívoros y omnívoros, siendo los insectívoros los más pequeños (Figura 28).

- *Combinación Lateral 3:* Bajo esta combinación de *landmarks*, el tamaño de los omnívoros (Media = 58.30564, SD = 15.63583) e hipercarnívoros (Media = 78.76711, SD = 21.46136) fue significativamente diferente ($W = 24715$, $p < 2.2 \cdot 10^{-16}$), tendiendo a ser mayor para estos últimos (Figura 29).
- *Combinación Lateral 4:* Bajo esta combinación de *landmarks*, el tamaño de los omnívoros (Media = 58.23591, SD = 12.42059) e hipercarnívoros (Media = 84.47603, SD = 15.78485) fue significativamente diferente ($W = 10210$, $p < 2.2 \cdot 10^{-16}$), tendiendo a ser mayor para estos últimos (Figura 30).

El tamaño de los omnívoros (Media = 56.3981, SD = 12.14561) y carnívoros (Media = 69.89078, SD = 17.16167) también fue significativamente diferente ($W = 53975$, $p < 2.2 \cdot 10^{-16}$), tendiendo ser mayor para estos últimos (Figura 31).

El tamaño de omnívoros (Media = 58.65597, SD = 11.744903), insectívoros (Media = 46.68038, SD = 8.541906), carnívoros (Media = 62.16579, SD = 12.107937) e hipercarnívoros (Media = 84.47603, SD = 15.784850) también fue significativamente diferente en general ($H = 325.812$, g.l. = 3, $p < 2.2 \cdot 10^{-16}$) y entre todos ellos (omnívoros de insectívoros: $p < 2 \cdot 10^{-16}$; omnívoros de carnívoros: $p = 6.4 \cdot 10^{-5}$; omnívoros de hipercarnívoros: $p < 2 \cdot 10^{-16}$; insectívoros de carnívoros: $p < 2 \cdot 10^{-16}$; insectívoros de hipercarnívoros: $p < 2 \cdot 10^{-16}$; carnívoros de hipercarnívoros: $p < 2 \cdot 10^{-16}$), tendiendo ser mayor para los hipercarnívoros seguido de los carnívoros y omnívoros, siendo los insectívoros los más pequeños (Figura 32).

- *Combinación Lateral 5:* Bajo esta combinación de *landmarks*, el tamaño de los omnívoros (Media = 33.84128, SD = 6.504523) y carnívoros (Media = 41.91761, SD = 9.354361) fue significativamente diferente ($W = 48921$, $p < 2.2 \cdot 10^{-16}$), tendiendo ser mayor para estos últimos (Figura 33).

La evaluación exclusiva sobre machos en vista lateral también tendió a dar respaldo a las agrupaciones identificadas en las evaluaciones conformacionales. Una revisión somera de las medidas de tendencia central deja ver que los machos con inclinaciones más carnívoras alcanzan valores de tamaño promedio más grandes que los de machos y hembras considerados en conjunto, haciéndose más pronunciado en los hipercarnívoros; esta tendencia no es clara en omnívoros y parece ser nula en insectívoros, pues en este último caso son las hembras las que se inclinan a tener mayores tamaños. En varios casos hay leves disminuciones en las desviaciones estándar:

- *Combinación Lateral 1:* Bajo esta combinación de *landmarks*, el tamaño de los omnívoros (Media = 105.3519, SD = 24.72843) e hipercarnívoros

(Media = 147.6837, SD = 31.07485) fue significativamente diferente ($W = 3132$, $p < 2.2 \cdot 10^{-16}$), tendiendo a ser mayor para estos últimos (Figura 34).

- *Combinación Lateral 2*: Bajo esta combinación de *landmarks*, el tamaño de los omnívoros (Media = 108.1758, SD = 25.52477) e hipercarnívoros (Media = 151.6118, SD = 32.41737) fue significativamente diferente ($W = 3250$, $p < 2.2 \cdot 10^{-16}$), tendiendo a ser mayor para estos últimos (Figura 35).

El tamaño de omnívoros (Media = 106.71736, SD = 23.25215), insectívoros (Media = 82.92922, SD = 14.66689), carnívoros (Media = 120.68962, SD = 24.49906) e hipercarnívoros (Media = 151.61183, SD = 32.41737) también fue significativamente diferente en general ($H = 153.0907$, g.l. = 3, $p < 2.2 \cdot 10^{-16}$) y entre todos ellos (omnívoros de insectívoros: $p = 2 \cdot 10^{-10}$; omnívoros de carnívoros: $p = 5.5 \cdot 10^{-7}$; omnívoros de hipercarnívoros: $p < 2 \cdot 10^{-16}$; insectívoros de carnívoros: $p < 2.4 \cdot 10^{-16}$; insectívoros de hipercarnívoros: $p < 2 \cdot 10^{-16}$; carnívoros de hipercarnívoros: $p = 5 \cdot 10^{-8}$), tendiendo ser mayor para los hipercarnívoros seguido de los carnívoros y omnívoros, siendo los insectívoros los más pequeños (Figura 36).

- *Combinación Lateral 3*: Bajo esta combinación de *landmarks*, el tamaño de los omnívoros (Media = 58.74775, SD = 15.75912) e hipercarnívoros (Media = 81.94474, SD = 20.73584) fue significativamente diferente ($W = 4146$, $p = 1.355 \cdot 10^{-14}$), tendiendo a ser mayor para estos últimos (Figura 37).
- *Combinación Lateral 4*: Bajo esta combinación de *landmarks*, el tamaño de los omnívoros (Media = 58.64966, SD = 12.07249) e hipercarnívoros (Media = 87.42511, SD = 15.15416) fue significativamente diferente ($W = 1541$, $p < 2.2 \cdot 10^{-16}$), tendiendo a ser mayor para estos últimos (Figura 38).

El tamaño de los omnívoros (Media = 56.36028, SD = 11.51600) y carnívoros (Media = 70.82851, SD = 17.06212) también fue significativamente diferente ($W = 11132$, $p < 2.2 \cdot 10^{-16}$), tendiendo a ser mayor para estos últimos (Figura 39).

El tamaño de omnívoros (Media = 58.71601, SD = 11.02543), insectívoros (Media = 46.75261, SD = 7.98824), carnívoros (Media = 63.39324, SD = 11.85760) e hipercarnívoros (Media = 87.42511, SD = 15.15416) también fue significativamente diferente en general ($H = 167.919$, g.l. = 3, $p < 2.2 \cdot 10^{-16}$) y entre todos ellos (omnívoros de insectívoros: $p = 3.2 \cdot 10^{-11}$; omnívoros de carnívoros: $p = 0.00033$; omnívoros de hipercarnívoros: $p < 2 \cdot 10^{-16}$; insectívoros de carnívoros: $p = 3.1 \cdot 10^{-14}$; insectívoros de hipercarnívoros: $p < 2 \cdot 10^{-16}$; carnívoros de hipercarnívoros: $p < 2 \cdot 10^{-16}$), tendiendo ser mayor para los hipercarnívoros seguido de los carnívoros y omnívoros, siendo los insectívoros los más pequeños (Figura 40).

- *Combinación Lateral 5:* Bajo esta combinación de *landmarks*, el tamaño de los omnívoros (Media = 33.84551, SD = 6.300747) y carnívoros (Media = 42.24319, SD = 9.268046) fue significativamente diferente ($W = 10328$, $p < 2.2 \cdot 10^{-16}$), tendiendo a ser mayor para estos últimos (Figura 41).

La evaluación exclusiva sobre hembras en vista lateral también tendió a respaldar las agrupaciones identificadas en las evaluaciones conformacionales, aunque con menos contundencia respecto a la diferenciación de tamaño entre omnívoros y carnívoros. Una revisión somera de las medidas de tendencia central corrobora que los machos con inclinaciones más carnívoras alcanzan mayores valores de tamaño promedio que las hembras, haciéndose más pronunciado en los hipercarnívoros; comparando directamente entre machos y hembras esta tendencia también se reconoce en omnívoros, pero sigue siendo difusa en insectívoros:

- *Combinación Lateral 1:* Bajo esta combinación de *landmarks*, el tamaño de los omnívoros (Media = 102.1948, SD = 23.28442) e hipercarnívoros (Media = 143.5528, SD = 33.85554) fue significativamente diferente ($W = 3638$, $p < 2.2 \cdot 10^{-16}$), tendiendo a ser mayor para estos últimos (Figura 42).
- *Combinación Lateral 2:* Bajo esta combinación de *landmarks*, el tamaño de los omnívoros (Media = 104.6460, SD = 23.91013) e hipercarnívoros (Media = 148.5375, SD = 34.77223) fue significativamente diferente ($W = 3380$, $p < 2.2 \cdot 10^{-16}$), tendiendo a ser mayor para estos últimos (Figura 43).

El tamaño de omnívoros (Media = 104.04574, SD = 22.36022), insectívoros (Media = 83.26734, SD = 16.92264), carnívoros (Media = 114.29135, SD = 23.07371) e hipercarnívoros (Media = 148.53749, SD = 34.77223) también fue significativamente diferente en general ($H = 131.585$, g.l. = 3, $p < 2.2 \cdot 10^{-16}$) y entre todos ellos (omnívoros de insectívoros: $p = 3 \cdot 10^{-8}$; omnívoros de carnívoros: $p = 0.00052$; omnívoros de hipercarnívoros: $p < 2 \cdot 10^{-16}$; insectívoros de carnívoros: $p = 7.2 \cdot 10^{-12}$; insectívoros de hipercarnívoros: $p = 4.6 \cdot 10^{-16}$; carnívoros de hipercarnívoros: $p = 6.3 \cdot 10^{-10}$), tendiendo ser mayor para los hipercarnívoros seguido de los carnívoros y omnívoros, siendo los insectívoros los más pequeños (Figura 44).

- *Combinación Lateral 3:* Bajo esta combinación de *landmarks*, el tamaño de los omnívoros (Media = 56.37636, SD = 14.04289) e hipercarnívoros (Media = 79.58555, SD = 21.99959) fue significativamente diferente ($W = 4483$, $p = 2.103 \cdot 10^{-15}$), tendiendo a ser mayor para estos últimos (Figura 45).
- *Combinación Lateral 4:* Bajo esta combinación de *landmarks*, el tamaño de los omnívoros (Media = 56.86067, SD = 11.56944) e hipercarnívoros (Media = 84.15064, SD = 16.02829) fue significativamente diferente ($W = 4483$, $p = 2.103 \cdot 10^{-15}$), tendiendo a ser mayor para estos últimos (Figura 45).

= 1841, $p < 2.2 \times 10^{-16}$), tendiendo a ser mayor para estos últimos (Figura 46).

El tamaño de los omnívoros (Media = 55.1765, SD = 11.38842) y carnívoros (Media = 68.81867, SD = 17.36083) también fue significativamente diferente ($W = 11285$, $p < 2.2 \times 10^{-16}$), tendiendo a ser mayor para estos últimos (Figura 47).

El tamaño de omnívoros (Media = 57.40156, SD = 10.858650), insectívoros (Media = 46.67679, SD = 9.220909), carnívoros (Media = 60.35966, SD = 11.197997) e hipercarnívoros (Media = 84.15064, SD = 16.028287) también fue significativamente diferente en general ($H = 153.9852$, g.l. = 3, $p < 2.2 \times 10^{-16}$) y entre la mayoría de ellos (omnívoros de insectívoros: $p = 5.8 \times 10^{-9}$; omnívoros de hipercarnívoros: $p < 2 \times 10^{-16}$; insectívoros de carnívoros: $p = 4.2 \times 10^{-10}$; insectívoros de hipercarnívoros: $p < 2 \times 10^{-16}$; carnívoros de hipercarnívoros: $p < 2 \times 10^{-16}$), a excepción de los omnívoros con respecto a los carnívoros que no difieren tanto ($p = 0.08$) mientras que los hipercarnívoros tienden a ser los más grandes y los insectívoros los más pequeños (Figura 48).

- *Combinación Lateral 5*: Bajo esta combinación de *landmarks*, el tamaño de los omnívoros (Media = 33.29732, SD = 6.147048) y carnívoros (Media = 41.4263, SD = 9.487349) fue significativamente diferente ($W = 10302$, $p < 2.2 \times 10^{-16}$), tendiendo a ser mayor para estos últimos (Figura 49).

En términos generales, la evaluación conjunta de machos y hembras el dentario respaldó las agrupaciones identificadas mediante el estudio de la conformación:

- *Combinación Dentario 1*: Bajo esta combinación de *landmarks*, el tamaño de los omnívoros (Media = 1493.075, SD = 893.1038) e hipercarnívoros (Media = 1787.462, SD = 1080.21) fue significativamente diferente ($W = 29117$, $p < 2.2 \times 10^{-16}$), tendiendo a ser mayor para estos últimos (Figura 50).
- *Combinación Dentario 2*: Bajo esta combinación de *landmarks*, el tamaño de los omnívoros (Media = 1010.434, SD = 599.4932) e hipercarnívoros (Media = 1151.202, SD = 707.1817) fue significativamente diferente ($W = 34331$, $p = 2.491 \times 10^{-9}$), tendiendo a ser mayor para estos últimos (Figura 51).

El tamaño de los omnívoros (Media = 955.5958, SD = 608.3061) y carnívoros (Media = 1139.502, SD = 616.5057) también fue significativamente diferente ($W = 66714$, $p < 2.2 \times 10^{-16}$), tendiendo a ser mayor para estos últimos (Figura 52).

La evaluación exclusiva sobre machos en dentario también tendió a dar respaldo a las agrupaciones identificadas en las evaluaciones conformacionales:

- *Combinación Dentario 1*: Bajo esta combinación de *landmarks*, el tamaño de los omnívoros (Media = 1525.244, SD = 879.7617) e hipercarnívoros (Media = 1854.154, SD = 1068.160) fue significativamente diferente ($W = 5640$, $p=2.830*10^{-9}$), tendiendo a ser mayor para estos últimos (Figura 53).
- *Combinación Dentario 2*: Bajo esta combinación de *landmarks*, el tamaño de los omnívoros (Media = 1031.305, SD = 585.7169) e hipercarnívoros (Media = 1200.321, SD = 697.3078) fue significativamente diferente ($W = 6722$, $p=4.695*10^{-6}$), tendiendo a ser mayor para estos últimos (Figura 54).

El tamaño de los omnívoros (Media = 967.0964, SD = 600.4808) y carnívoros (Media = 1179.326, SD = 586.7028) también fue significativamente diferente ($W = 14778$, $p=4.026*10^{-10}$), tendiendo ser mayor para estos últimos (Figura 55).

La evaluación exclusiva sobre hembras en dentario también tendió a dar respaldo a las agrupaciones identificadas en las evaluaciones conformacionales:

- *Combinación Dentario 1*: Bajo esta combinación de *landmarks*, el tamaño de los omnívoros (Media = 1469.671, SD = 895.7968) e hipercarnívoros (Media = 1806.349, SD = 1079.648) fue significativamente diferente ($W = 5931$, $p=1.298*10^{-9}$), tendiendo a ser mayor para estos últimos (Figura 56).
- *Combinación Dentario 2*: Bajo esta combinación de *landmarks*, el tamaño de los omnívoros (Media = 998.568, SD = 606.3356) e hipercarnívoros (Media = 1158.933, SD = 710.6123) fue significativamente diferente ($W = 7020$, $p=1.107*10^{-5}$), tendiendo a ser mayor para estos últimos (Figura 57).

El tamaño de los omnívoros (Media = 924.6442, SD = 617.9307) y carnívoros (Media = 1160.186, SD = 611.6213) también fue significativamente diferente ($W = 12671$, $p=3.342*10^{-10}$), tendiendo ser mayor para estos últimos (Figura 58).

De esta manera, el respaldo que brindan los análisis de tamaño a las evaluaciones conformacionales es considerable. Sólo en una de las comparaciones por pares entre carnívoros y omnívoros se encontró que las diferencias no eran significativas, sin embargo esto no debe considerarse como una violación del patrón general dado que sólo se presentó en una región del cráneo y sobre un sexo particular. Obsérvese que sobre la misma vista lateral los valores promedio de tamaño suelen ser mayores para machos que para hembras, lo que puede sugerir un posible dimorfismo sexual para los cráneos de los cánidos. Dado que esta homogeneidad entre omnívoros y carnívoros (Lateral 4, codificación I) sólo se presentó al estudiar hembras exclusivamente, puede deberse más a cuestiones de dimorfismo que a una ausencia de patrón.

Este hallazgo tiene interesantes implicaciones morfológicas (Sección 6.1.), pero no es suficiente evidencia para invalidar el uso de las codificaciones propuestas en los análisis de evolución de caracteres, puesto que se encuentran soportadas por la gran mayoría de comparaciones de tamaño. En términos generales, y aunque el patrón es mucho más fuerte para los hipercarnívoros, el estudio del tamaño y la conformación permiten proponer que existe una relación entre la morfología craneal y las estrategias alimentarias de los cánidos, funcionando como un soporte adicional a las observaciones ecológicas para usar las codificaciones propuestas en los análisis de evolución de caracteres.

5.3. Filogenia

Las condiciones de alineamiento variaron dependiendo del marcador. El tamaño de las secuencias para Cytb fue variable en diferentes especies, por lo que funcionaron bien los parámetros conservativos en el alineamiento pareado (Apertura = 80, Extensión = 40) y los laxos en el múltiple (Apertura = 10, Extensión = 5). Las iteraciones se mantuvieron al final ya que al aplicarlas en cada paso del alineamiento se incrementaron notablemente los segmentos y residuos de bajo puntaje, seguramente por el tamaño desigual de las secuencias. La estrategia nucleotídica fue seleccionada sobre las exploraciones con aminoácidos. Por una parte, la traducción del alineamiento aminoacídico no generó cambios ni mejoras considerables sobre la propuesta inicial; por otra parte, el algoritmo implementado en TranslatorX empobreció el alineamiento de especies como *Pseudalopex sechurae*, *Vulpes corsac*, *Canis latrans* y *Pseudalopex vetulus*, mostrando muchos segmentos y nucleótidos residuales.

La secuencia de COI para *Atelocynus microtis* presentó un tamaño menor que tendía a suscitar múltiples tipos de saltos tras el alineamiento (posibles errores de secuenciación). Bajo estas condiciones, la similitud entre esta secuencia y el resto fue incrementada mediante la implementación de parámetros relativamente flexibles en el alineamiento pareado (Apertura = 10, Extensión = 20) y variables en el múltiple (Apertura = 20, Extensión = 80), pero sin recurrir a las iteraciones. La estrategia nucleotídica fue seleccionada sobre las exploraciones con aminoácidos. El marcador presenta un comportamiento estable en el que las estrategias alternativas no tienden a incrementar considerablemente el número de supuestos; mientras que los alineamientos de nucleótidos tendían a ser conservativos, el algoritmo implementado en TranslatorX desestabilizó el alineamiento de secuencias como *Vulpes corsac* y *Vulpes macrotis*, algunas de las pocas especies que requerían más de saltos para incrementar la congruencia con las demás.

El marcador COII fue muy estable, mostrando cambios notables en el alineamiento sólo ante la implementación de costos fuertemente restrictivos o permisivos. En este sentido, se implementaron parámetros flexibles tanto en el alineamiento pareado (Apertura = 15, Extensión = 6,66) como en el múltiple (Apertura = 15, Extensión = 6,66) y se aplicaron las iteraciones a cada paso del alineamiento. La estrategia nucleotídica fue seleccionada sobre las exploraciones con aminoácidos, en vista de que la estabilidad de este

marcador tiende a producir alineamientos muy similares bajo diferentes aproximaciones.

Las iteraciones en cada paso del alineamiento del marcador CHRNA1 producían regiones de alineamiento ambiguo en *Chrysocyon brachyurus*, *Cerdocyon thous* y el grupo externo, así que se mantuvieron al final del alineamiento con parámetros flexibles para alineamiento pareado (Apertura = 15, Extensión = 6,66) y más aún para el múltiple (Apertura = 2, Extensión = 2). Además de las regiones de alineamiento ambiguo en las secuencias ya mencionadas, el algoritmo de TranslatorX también las generó sobre *Lycaon pictus* y *Canis mesomelas*. La comparación en MEGA ratificó que el alineamiento sobre nucleótidos generó un moderado número de supuestos que fue ventajoso en la medida que se incrementaron las congruencias y se redujeron tanto los segmentos como las bases residuales.

El marcador CYPIA fue muy estable, mostrando cambios notables en el alineamiento sólo ante la implementación de costos fuertemente restrictivos o permisivos. En este sentido, se implementaron parámetros flexibles tanto en el alineamiento pareado (Apertura = 15, Extensión = 6,66) como en el múltiple (Apertura = 15, Extensión = 6,66) y se aplicaron las iteraciones al final del alineamiento, pues al hacerlo en cada paso la propuesta tendía a tornarse inestable. Aún con un marcador tan difícil de alterar, las aproximaciones mediante aminoácidos tendieron a desestabilizar el alineamiento, especialmente bajo el algoritmo de TranslatorX. La estrategia nucleotídica generó pocos supuestos, incrementó las congruencias, redujo los segmentos y bases de bajo puntaje, y fue más clara en presentar las similitudes entre secuencias del género *Pseudalopex*, que tendieron a ser inestables bajo otras estrategias.

El marcador FES fue inestable, mostrándose sensible a las penalizaciones aún con pocos efectos sobre los dendrogramas resultantes. Las estrategias flexibles sobre el alineamiento pareado tendieron a generar numerosos supuestos, por lo que se prefirieron las conservativas (Apertura = 90, Extensión = 45); lo que no fue tan relevante en el alineamiento múltiple (Apertura = 15, Extensión = 6,66) donde parámetros permisivos tendieron a desestabilizar la propuesta. De manera similar, las iteraciones a cada paso incrementaron el número de supuestos y ambigüedades, por lo que se mantuvieron al final del alineamiento. Las exploraciones con aminoácidos generaron más supuestos e incongruencias, además de segmentos y nucleótidos de bajo puntaje; esto fue más conspicuo bajo el algoritmo de TranslatorX, que falló en la detección del codón de inicio para la mayoría de secuencias y generó propuestas muy pobres de alineamiento para *Otocyon megalotis*, *Vulpes cana*, *Pseudalopex culpaeus*, *Pseudalopex fulvipes*, *Pseudalopex griseus*, *Pseudalopex gymnocercus*, *Canis aureus* y el grupo externo. En este sentido, el alineamiento definitivo derivó de la propuesta nucleotídica, que además fue ajustada manualmente.

El marcador GHR tuvo un mejor desempeño cuando se penalizaron más las extensiones que las aperturas (para el alineamiento pareado). Se implementaron estrategias levemente flexibles sobre el alineamiento pareado

(Apertura = 10, Extensión = 20) y más flexibles aún sobre el múltiple (Apertura = 15, Extensión = 6,66), manteniendo las iteraciones al final del alineamiento. Las exploraciones con aminoácidos generaron propuestas subóptimas, lo que fue más conspicuo bajo el algoritmo de TranslatorX, que falló en la detección del codón de inicio para la mayoría de secuencias, generó mayor número de incongruencias y dispersó las regiones estables del alineamiento. El alineamiento derivó de la propuesta nucleotídica, que produjo menos supuestos y maximizó las congruencias; la propuesta definitiva fue ajustada manualmente.

El marcador VTN, aunque en términos generales se mostró estable, presentó saltos aislados que no mejoraban mucho las propuestas de alineamiento. Estrategias levemente flexibles sobre el alineamiento pareado tendieron a contrarrestar este problema (Apertura = 30, Extensión = 15), lo que no fue tan relevante en el alineamiento múltiple (Apertura = 15, Extensión = 6,66) donde las modificaciones tendieron a desestabilizar la propuesta. De manera similar, las iteraciones a cada paso incrementaron el número saltos aislados, por lo que se mantuvieron al final del alineamiento. Las exploraciones con aminoácidos generaron propuestas subóptimas, lo que fue más conspicuo bajo el algoritmo de TranslatorX, que sólo logró estabilidad sectorizada en algunas secuencias. El alineamiento definitivo derivó de la propuesta nucleotídica, que produjo menos supuestos y maximizó las congruencias.

El marcador TRSP fue bastante inestable. Se logró disminuir la dispersión de saltos inconsistentes mediante parámetros levemente conservativos y homogéneos para el alineamiento pareado (Apertura = 30, Extensión = 30), pero no tan homogéneos para el múltiple (Apertura = 30, Extensión = 15). Las iteraciones se mantuvieron al final del alineamiento, lo que logró generar menor dispersión de saltos hacia la región inicial de las secuencias. Este marcador exigió la mayor cantidad de modificaciones manuales.

A excepción del TRSP, los dendrogramas que tuvieron en cuenta los saltos no se diferenciaron mucho de los que los omitieron, pero los primeros tendieron a ser más consistentes entre ellos que los segundos, por lo que la mayoría de comparaciones se concentraron sobre los dendrogramas que consideraban los saltos; en el TRSP se tuvieron en cuenta los dos tipos de dendrogramas. Las evaluaciones de análisis composicionales no arrojaron diferencias notables que dejaran ver problemas con las secuencias involucradas.

En términos generales, la opción de limpieza de alineamiento fue inconveniente pues eliminó porciones considerables de las secuencias, algo innecesario teniendo en cuenta que bajo las estrategias recién descritas se lograron buenas congruencias, y no se generaron tantas regiones y nucleótidos residuales como se esperaría tras aquellos resultados de limpieza. Esto puede indicar que el algoritmo de TranslatorX genera muchas homoplasias en los alineamientos, lo que explicaría parcialmente el pobre desempeño que tuvo esta aproximación con las secuencias utilizadas. Esta opción de limpieza no es útil en todas las circunstancias (Abascal *et al.* 2010), y todo indica que las secuencias usadas en los cánidos hacen parte de ellas.

Las topologías obtenidas bajo los métodos cladísticos y probabilísticos no presentaron las mismas relaciones de parentesco.

5.3.1. Parsimonia

Exceptuando los marcadores nucleares, tanto los índices de consistencia como los de retención tendieron a ser bajos aunque los segundos tienden a ser más altos que los primeros, señalando la presencia de sinapomorfías secundarias (Tabla 20). A continuación se listan los clados bien soportados según los análisis de congruencia taxonómica, los que aparecen en negrilla son candidatos a incongruencias duras (abreviaciones según el anexo 5). La partición de ecología, comportamiento y citogenética no presentó clados bien soportados en el grupo interno (la matriz citogenética fue incluida en los rasgos de historia de vida porque por sí sola era muy pequeña y carecía de resolución).

- *Morfología*: UCI+ULI, **CAL+SVE+LPI**
- *Cytb*: **VLA+VVE+VMA**, AMI+CTH+PGR+PSE+PGY+PCU+PVE, **PGR+PSE+PGY+PCU+PVE, PCU+PVE**
- *COI*: CTH+AMI+PSE+PCU+PVE+PGY+PGR, VCO+VVU+VMA+VLA, **VMA+VLA**
- *COII*: **PSE+PCU+PVE+PGY+PGR**, **CLU+CSI+CAU+CLA**, VCO+VVU+VMA+VLA+VZE+OME+UCI+NPR, **VCO+VVU+VMA+VLA+VZE, VMA+VLA**
- *CHRNA1*: **UCI+ULI**, CAD+CME
- *CYP1A*: **UCI+ULI**, PGY+PVE
- *FES*: **UCI+ULI, PCU+PFU+PGR+PGY** (no hay incongruencia dura pues PFU no estuvo disponible para otros marcadores, así que no fue incluida)
- *GHR*: UCI+ULI, PGY+PCU, NPR+OME, **VCA+VLA+VZE+VVU+VRU+VCH+VCO+VMA+VVE**
- *VTN*: CTH+PVE+PSE+PGY+PFU+PGR+PCU+AMI, **VCH+VLA+VVU+VRU+VMA+VCO+VCA+VZE**, (no hay incongruencia dura pues VVE no estuvo disponible para otros marcadores, así que no fue incluida)
- *TRSP*: VMA+VLA, **UCI+ULI**, CTH+PVE+PSE+PGY+PFU+PGR+PCU+AMI+CBR+SVE

No se encontraron incongruencias duras por lo que el análisis de congruencia de caracteres pudo ser efectuado sin aplicar ningún tratamiento sobre las particiones. Este análisis generó pocos AMPs (Tabla 20) cuyo consenso estricto sólo genera una politomía entre *Vulpes chama* y *Vulpes pallida* (Figura 59). En general la topología muestra dos grandes agrupaciones, excluyendo a *Nyctereutes procyonoides* que aparece como el cánido viviente más basal. La primera agrupación conduce al clado de los zorros rojos (Vulpini), donde aparece el género *Vulpes* como monofilético y grupo hermano de otro clado conformado por los géneros *Otocyon* (monotípico) y *Urocyon* (que también resulta monofilético y muy bien soportado). Obsérvese que *Vulpes* puede ser considerado monofilético sólo si el zorro ártico (tradicionalmente un zorro monotípico del género *Alopex*) y el fénec (tradicionalmente un zorro monotípico

del género *Fennecus*) son incluidos dentro de él. Este género a su vez se divide en dos grandes grupos: uno que incluye a las especies holárticas (como el zorro ártico: VLA, que aparece bien soportado en un grupo monofilético con el zorro kit: VMA) y otro que incluye a las especies afrotropicales e indomalayas (como el fénec: VZE).

La segunda agrupación conduce al clado de los lobos (Canini), que está muy bien soportada y a su vez se bifurca en dos grupos. Uno conduce al género *Canis* que, aunque está bien soportado (87%), no es monofilético. Las especies del género *Canis* que aparecen agrupadas como monofiléticas son el lobo etíope (CSI), el lobo gris (CLU), el lobo rojo (CRU), el chacal dorado (CAU) y el coyote (CLA), mientras que el chacal rayado (CAD) y el chacal de lomo negro (CME) radian mucho más temprano. Entre la aparición de estas dos especies (CAD y CME) y las otras del género *Canis*, radia un clado muy bien soportado donde aparecen agrupados los tres cánidos con talón cortante (antiguamente agrupados en la subfamilia Simocyoninae), estando el perro salvaje africano (LPI) y el perro venadero (SVE) más emparentados entre sí (con buen soporte) que con el perro rojo (CAL).

La otra rama del clado de los lobos (Canini) conduce a los cánidos suramericanos, que en esta topología no constituyen un grupo monofilético. Si bien es cierto que esta rama agrupa a la gran mayoría de cánidos suramericanos, el género *Speothos* (monotípico que aparece bien soportado como grupo hermano de *Lycaon* dentro del clado bien soportado de los hipercarnívoros, junto con *Cuon*) ha quedado por fuera de él. Podría decirse que el género *Urocyon* (que aparece como monofilético y grupo hermano de *Otocyon* radiando tempranamente dentro de los Vulpini) también ha quedado por fuera, pero su distribución en Suramérica es reducida, concentrándose más que todo en Centro y Norteamérica. Este clado conformado únicamente por cánidos suramericanos presenta una radiación jerárquica donde el lobo crinado (CBR) aparece como basal y grupo hermano de un conglomerado bien soportado (90%); en este conglomerado quien radia primero es el zorro de orejas cortas (AMI) seguido del zorro de monte (CTH), cuyo grupo hermano es el género *Pseudalopex*, que se aparece monofilético y muy bien soportado.

5.3.2. Inferencia Bayesiana

La selección jerárquica postuló un supermodelo conformado por 5 submodelos para el análisis de congruencia de caracteres (Tabla 21). Los modelos de sustitución de las particiones mitocondriales Cytb y COI se basaron en un GTR (Tavare 1986), condicionados mediante restricciones más altas sobre las previas de tasas de sustitución; lo mismo se hizo para el modelo de sustitución de la partición nuclear. El modelo de sustitución HKY85 (Hasegawa *et al.* 1985; Hasegawa *et al.* 1984) de la partición mitocondrial COII fue especificado mediante una restricción sobre la previa de proporción de tasas de transición sobre transversión.

Para optimizar las tasas de aceptación del supermodelo fue necesario modificar las propuestas de muestreo de dos parámetros: a) topología y longitud de ramas (con TBR extendido) y b) frecuencias de estado (con

Dirichlet). El primero (a) fue modificado incrementando la tasa de propuesta (50) y mermando la extensión de probabilidad (0.5); el segundo (b) fue modificado disminuyendo la tasa de propuesta (0.6) y aumentando el parámetro Dirichlet (1200). Bajo estas condiciones las tasas de aceptación tuvieron valores aceptables, aunque estuvieron bajas para el parámetro multiplicador, que es difícil de sintonizar dado su comportamiento variable en diferentes particiones.

Los análisis previos habían sugerido que este supermodelo alcanzaba la fase estacionaria entre las 20000 y 30000 generaciones, por lo que las 40000 generaciones quemadas del análisis definitivo fueron una buena aproximación para descartar topologías y parámetros subóptimos. Las cadenas frías y calientes de búsquedas independientes empezaron a mostrar convergencia a las 100000 generaciones, momento en el cual la fase estacionaria ya parecía haberse alcanzado; esto indica que la búsqueda comenzó a instalarse tempranamente en regiones de alta verosimilitud, lo cual es ventajoso para la estimación de parámetros. Por otro lado, en las dos corridas independientes la cadena fría quedó con la verosimilitud más alta, lo cual es un buen indicador de búsqueda. Estas cadenas frías hicieron intercambios regulares hasta las 180000 generaciones para la primera corrida y hasta las 670000 para la segunda, punto en el cual los intercambios comenzaron a hacerse más intermitentes; esto puede estar sugiriendo que las cadenas se asentaron en regiones de alta verosimilitud, lo cual es un buen indicador de búsqueda.

La evaluación de parámetros fue efectuada en Tracer (Tabla 22) con exigencias aún más altas sobre las generaciones iniciales para descartar (400000 generaciones quemadas). Los ESS de los estimados estuvieron por encima de 100 para casi todos los parámetros en ambas corridas, lo cual es un buen indicador de convergencia. No obstante, la primera corrida tuvo un ESS inferior a 100 para el parámetro de proporción de sitios invariables del marcador mitocondrial COI, y ambas corridas tuvieron ESS inferiores a 100 para la longitud de ramas de los datos en conjunto, el parámetro de forma gamma de los datos estándar y los parámetros multiplicadores de tasas en todas las particiones.

El parámetro alfa de los datos estándar pudo haber presentado ESS bajos por la cantidad de datos faltantes y por la naturaleza variable de los datos incluidos en esta única partición (Figura 60). Aunque esto disminuye la confiabilidad sobre la precisión en la estimación del parámetro, no disminuye la confiabilidad de su desempeño en la estimación filogenética, dado que los factores bayesianos penalizaron la sobreparametrización de un modelo más complejo sobre los datos estándar. Esto implica que un único modelo con sus respectivos parámetros es suficiente para abordar la estimación filogenética de los datos estándar en conjunto.

La proporción de sitios invariables pudo haber presentado ESS bajos por razones estocásticas, ya que sólo se hace evidente en la primera corrida. De hecho, el ESS de la primera corrida no implica una variabilidad considerablemente baja como para aseverar que el desempeño global de la corrida fue pobre (Figura 61). Esto sumado a que la segunda corrida tuvo un

comportamiento óptimo, permite aceptar el desempeño de este parámetro en la estimación filogenética.

Los valores bajos de ESS para la longitud de ramas pueden deberse a los aportes variables que hacen las diferentes particiones a la estimación de este parámetro (Figura 62). La heterogeneidad en la longitud de ramas bajo diferentes fuentes de información puede hacer que la explicatividad del fenómeno sea débil bajo un único parámetro.

Los valores bajos de ESS para los parámetros multiplicadores de tasas pueden estar relacionados con los bajos porcentajes de aceptación que mostraron en la búsqueda de ambas cadenas (Figura 63). Los movimientos esporádicos y abruptos de la cadena pueden estar generando una alta variabilidad en la estimación del parámetro. Dado el impacto que tienen los multiplicadores en la estimación de otros parámetros, es posible que problemas como los detectados en los ESS de las longitudes de ramas se encuentren asociados a esta condición de búsqueda para los multiplicadores de diversas particiones.

Estos valores que presentaron ESS bajos fueron contrastados con las desviaciones estándar de la media para los mismos parámetros (Tabla 23), encontrando que la única estimación que conserva problemas es la del multiplicador de los datos estándar, sin ser estos muy conspicuos (ya que las desviaciones estándar se mantienen en valores reducidos, aunque superan el umbral de 0.10). Aunque la inclusión de más parámetros y el planteamiento de mayores modificaciones sobre las propuestas de muestreo podrían corregir parte de los problemas recién expuestos con los ESS, el impacto de estas acciones podría ser bajo en la estimación filogenética sobre la que se concentra esta investigación. Como se mencionó atrás, disminuir la variabilidad en la estimación de algunos parámetros se complica por la naturaleza heterogénea de las matrices involucradas, de manera que las propuestas de muestreo pueden quedarse cortas en la sintonización de las tasas de aceptación. Por otro lado, la implementación de modelos más complejos no es adecuada porque así la estimación sea más precisa para algunos parámetros, el sobreajuste puede acarrear problemas en la obtención de topologías definitivas, que es el interés principal de esta investigación. Los modelos deben mantenerse tan simples como sea posible, y con ese objetivo se efectuaron los contrastes mediante factores bayesianos.

En cualquier caso, las cadenas tuvieron un comportamiento muy bueno con la mayoría de parámetros, y el contraste de los ESS bajos con las desviaciones estándar no reveló problemas considerables de convergencia. El desempeño de las cadenas en la búsqueda de verosimilitud fue muy bueno, lo que incrementa la confiabilidad en la estimación filogenética de este análisis. Las estimaciones para la verosimilitud de las dos corridas independientes fueron equiparables, indicando convergencia (Tabla 22). Las cadenas alcanzaron la fase estacionaria y lograron ruido blanco, lo cual es un indicador de buena mezcla (Figura 64). Adicionalmente se logró una exploración óptima de la distribución posterior, que se vio correspondida por ambas búsquedas independientes (Figura 65). La topología del análisis Bayesiano derivó de esta estimación (Figura 66).

En esta topología los Caninae se bifurcan desde el comienzo en dos grandes grupos. El primero conduce al clado de los zorros rojos (Vulpini) que presenta una radiación jerárquica, en la que se bifurca el género *Urocyon* tempranamente como grupo monofilético, seguido por otro grupo monofilético integrado por *Nyctereutes procyonoides* y *Otocyon megalotis*; finalmente aparece el género *Vulpes* como el grupo más terminal y monofilético, presentando también una estructura de radiación jerárquica. Obsérvese que *Vulpes* puede ser considerado monofilético sólo si el zorro ártico (tradicionalmente un zorro monotípico del género *Alopex*) y el fénec (tradicionalmente un zorro monotípico del género *Fennecus*) son incluidos dentro de él.

El segundo gran grupo conduce al clado de los lobos (Canini), que a su vez se bifurca en dos grandes grupos. Uno conduce al género *Canis* que no constituye un grupo monofilético según esta topología; las especies del género *Canis* que aparecen agrupadas como monofiléticas son el lobo etíope (CSI), el lobo gris (CLU), el lobo rojo (CRU), el chacal dorado (CAU) y el coyote (CLA), mientras que el chacal rayado (CAD) y el chacal de lomo negro (CME) radian mucho más temprano y conforman otro grupo monofilético. Entre la aparición de estas dos especies (CAD y CME) y las otras del género *Canis*, radia un clado donde aparecen agrupados dos de los tres cánidos con adaptaciones hipercarnívoras: el perro salvaje africano (LPI) y el perro rojo (CAL).

El otro grupo del clado de los lobos (Canini) conduce a los cánidos suramericanos, que en esta topología constituyen un grupo monofilético. Si bien es cierto que el género *Urocyon* (que aparece como monofilético y radiando tempranamente dentro de los Vulpini) ha quedado por fuera, su distribución en Suramérica es reducida, concentrándose más que todo en Centro y Norteamérica. Este clado conformado únicamente por cánidos suramericanos presenta una radiación jerárquica donde el perro venadero (SVE) y el lobo crinado (CBR) aparecen como más basales y conformando un grupo monofilético, seguidos de otro grupo monofilético constituido por el zorro de orejas cortas (AMI) y el zorro de monte (CTH); finalmente aparece el género *Pseudalopex* como el grupo más terminal y monofilético, presentando también una estructura de radiación jerárquica.

Con contadas excepciones, la mayoría de agrupaciones se muestran bien soportadas. Dentro del género *Canis* ocurren dos agrupaciones de bajo soporte, una conformada por el chacal dorado (CAU) y el lobo rojo (CRU), y otra conformada por el lobo gris (CLU) y el coyote (CLA). Dentro del género *Pseudalopex* ocurre otra agrupación de bajo soporte, conformada por el zorro culpeo (PCU), el zorro chilla (PGR) y el zorro pampeano (PGY). Dentro del *Vulpes* ocurre una agrupación de bajo soporte en la que quedan incluidas casi todas las especies de este género, exceptuando al zorro de Bengala (VBE) que es el más basal. Finalmente se encuentra el tercer cánido con adaptaciones hipercarnívoras, el perro venadero (SVE) que quedó agrupado con el lobo crinado (CBR) dentro de los cánidos suramericanos.

5.4. Evolución de caracteres

En ausencia de elementos para escoger entre las topologías derivadas de Parsimonia e Inferencia Bayesiana, los análisis de evolución de caracteres se efectuaron sobre ambas. Debido a que el consenso de Parsimonia presenta una politomía, estos análisis se efectuaron sobre las dos topologías más parsimoniosas con las cuales se construyó el consenso; con Inferencia Bayesiana esto no constituyó un problema dado que el consenso de la mayoría estuvo completamente resuelto.

Los tres taxones incluidos en el grupo externo fueron considerados como omnívoros (Chorn & Hoffmann 1978; Nowak 1999; Peyton 1999; Reid & Gong 1999; Sam 1999) y solitarios (Chorn & Hoffmann 1978; Deutsch 1983; Gittleman 1986b; Nowak 1999; Peyton 1999; Reid & Gong 1999), según la revisión de literatura.

5.4.1. Parsimonia

En términos de las tasas de cambio y la reconstrucción de estados ancestrales, se trabajó con las propuestas tanto binarias como multiestado; mientras que para las pruebas de evolución correlacionada de caracteres sólo se trabajó con las primeras.

5.4.1.1. Tasas evolutivas

La codificación III para las estrategias alimentarias mostró fuertes tendencias de estasis para la omnivoría, mientras que la frecuencia de cambio hacia la hipercarnivoría varió levemente entre topologías, siendo un poco más alta para la hipótesis de Inferencia Bayesiana; entre tanto, la estasis para la hipercarnivoría fue un poco más alta para la hipótesis de Parsimonia (Figura 67). De esta manera, mientras que bajo la hipótesis de Parsimonia la estasis de hipercarnivoría es levemente mayor que la frecuencia de cambio de omnivoría a hipercarnivoría, bajo la hipótesis de Inferencia Bayesiana ocurre lo contrario (la frecuencia de cambio es levemente mayor que la estasis de hipercarnivoría).

La codificación II para las estrategias alimentarias mostró mayor frecuencia de estasis que de cambio, donde la mayor parte del tiempo las topologías permanecen en el estado omnívoro (Figura 68). La frecuencia de cambio tiende a ser baja tanto para la hipótesis de Parsimonia como para la de Inferencia Bayesiana, pero sólo esta última da cabida a las reversiones.

La codificación I para las estrategias alimentarias mostró mayor frecuencia de estasis que de cambio, especialmente en lo que a omnivoría y carnivoría se refiere (Figura 69). Las frecuencias de cambio de estado fueron en general bajas tanto para la hipótesis de Parsimonia como para la de Inferencia Bayesiana, pero la variedad de cambio fue mayor para la segunda, que además presentó ambigüedades.

La codificación III para el comportamiento social mostró fuertes tendencias de estasis solitaria, mientras que la estasis social y la frecuencia de cambio hacia la socialidad varió levemente entre las topologías, presentando ambigüedades en ambas (Figura 70). La reversión del estado social al omnívoro puede tener una baja ocurrencia en algunas topologías, pero no en todas.

La codificación II para el comportamiento social mostró mayor frecuencia de estasis que de cambio, especialmente en lo que respecta al estado solitario (Figura 71). La frecuencia de reversiones es baja, y pueden no ocurrir bajo la hipótesis de Parsimonia.

La codificación I para el comportamiento social mostró mayor frecuencia de estasis que de cambio, especialmente en lo que a los estados social y familiar se refiere (Figura 72). Las frecuencias de cambio de estado fueron en general bajas tanto para la hipótesis de Parsimonia como para la de Inferencia Bayesiana, y ambas presentaron ambigüedades. La única ambigüedad que fue similar para los dos métodos fue la de la frecuencia de cambio de solitario a familiar, y sólo la hipótesis de Inferencia Bayesiana dio lugar al cambio de solitario a social.

5.4.1.2. Estados ancestrales

Como el consenso de la mayoría del análisis bayesiano está completamente resuelto, no hubo problemas con politomías en las reconstrucciones. El consenso estricto del análisis bajo Parsimonia tiene sólo una politomía (Figura 59) que no intervino en ningún punto de la reconstrucción, por lo que los resultados serán presentados sobre una de las opciones completamente resueltas (la que presenta a *Vulpes chama* como basal), dado que los resultados son idénticos para la estimación de estados ancestrales. En las gráficas que representan la estimación de estados ancestrales, el nodo y el entrenudo debajo de él son coloreados como una unidad, aún cuando el cambio entre un nodo y el siguiente puede ocurrir en cualquier punto del entrenudo que los conecta (Maddison & Maddison 2005).

La codificación III para las estrategias alimentarias fue reconstruida con dos pasos bajo la hipótesis de Parsimonia y con tres bajo la hipótesis bayesiana (Figura 73). Los dos pasos de la primera hipótesis implican una ganancia para los tres cánidos que presentan talón cortante y otra ganancia independiente para el lobo, todos ellos ocurriendo dentro de un grupo parafilético que incluye a todas las especies del género *Canis*. Los tres pasos de la segunda hipótesis ocurren de manera similar a la anterior, pero dado que el perro venadero (SVE) queda agrupado junto con los cánidos suramericanos, la reconstrucción implica una ganancia extra.

La codificación II para las estrategias alimentarias fue reconstruida con dos pasos bajo la hipótesis de Parsimonia y con cinco bajo la hipótesis bayesiana (Figura 74). Los dos pasos de la primera hipótesis implican una ganancia para el grupo parafilético que alberga a todos los *Canis*, pero dejando al chacal rayado (CAD) por fuera, y otra ganancia para las especies holárticas del género *Vulpes*. Los cinco pasos de la segunda hipótesis implican tres pasos

constantes y dos ambiguos. Una ganancia constante ocurre dentro del género *Vulpes*, con una pérdida posterior para el zorro de Rüppell (VRU); el otro ocurre en el perro venadero (SVE) dentro de los cánidos suramericanos. Los cambios ambiguos ocurren en el grupo parafilético que incluye a todos los *Canis*. La primera reconstrucción (R1, Figura 74) implica que hay una ganancia en la base del clado y una pérdida en el chacal rayado (CAD); la segunda reconstrucción (R2, Figura 74) implica que hay una convergencia entre el chacal de lomo negro (CME) y el grupo conformado por el perro salvaje africano (LPI), el perro rojo (CAL) y las especies monofiléticas del género *Canis*.

La codificación I para las estrategias alimentarias fue reconstruida con seis pasos bajo la hipótesis de Parsimonia y con nueve bajo la hipótesis bayesiana (Figura 75). Los seis pasos de la primera hipótesis implican: a) dos ganancias independientes de insectivoría, una en el zorro orejudo (OME) y otra en una porción de zorros del género *Vulpes* que habitan en el Norte de África y Oriente Medio; b) dos ganancias independientes de carnivoría, una en el grupo parafilético que alberga a todos los *Canis* exceptuando al chacal rayado (CAD), y otra en las especies holárticas del género *Vulpes*; c) dos ganancias independientes de hipercarnivoría, una en los tres cánidos con talón cortante y otra en el lobo gris (CLU). Los nueve pasos de la segunda hipótesis implican seis pasos constantes y tres ambiguos. Tres de los pasos constantes consisten en ganancias independientes de la insectivoría dentro del clado de los zorros (Vulpini); otra ganancia constante de carnivoría ocurre dentro del género *Vulpes*, específicamente en un subgrupo de especies holárticas que además incluye al zorro de Rüppell (VRU), aunque este último es insectívoro; las últimas dos ganancias constantes son de hipercarnivoría, una en el lobo gris (CLU) dentro del género *Canis*, y otra en el perro venadero (SVE) dentro de los cánidos suramericanos. Los cambios ambiguos ocurren en el grupo parafilético que incluye a todos los *Canis*. Dos de esas reconstrucciones (R1 y R3, Figura 75) implican que hay una ganancia de carnivoría en las especies monofiléticas del género *Canis*; dos reconstrucciones (R2 y R3, Figura 75) proponen ganancias en el grupo conformado por dos de los cánidos con talón cortante (LPI y CAL) y el segmento monofilético del género *Canis*, una de carnivoría (R2) y otra de hipercarnivoría (R3); tres reconstrucciones (R1, R2 y R4, Figura 75) proponen ganancias de hipercarnivoría en el grupo conformado por el perro salvaje africano (LPI) y el perro rojo (CAL); tres reconstrucciones (R1, R2 y R3, Figura 75) proponen ganancias de carnivoría en el chacal de lomo negro (CME); y sólo una reconstrucción (R4, Figura 75) propone una ganancia de carnivoría en la base del grupo parafilético que incluye a todos los *Canis*, con una pérdida posterior en chacal rayado (CAD).

La codificación III para el comportamiento social fue reconstruida con tres pasos bajo la hipótesis de Parsimonia y con cuatro bajo la hipótesis bayesiana (Figura 76). Los tres pasos de la primera hipótesis son todos ambiguos. Estos cambios ambiguos ocurren en el grupo conformado por los tres cánidos con talón cortante y el segmento monofilético del género *Canis*. Dos reconstrucciones (R2 y R3, Figura 76) implican una ganancia de socialidad en la base de este grupo; dos reconstrucciones (R1 y R2, Figura 76) implican una ganancia de socialidad en el lobo gris (CLU); sólo una reconstrucción (R1)

muestra ganancias independientes de socialidad en los cánidos con talón cortante y el lobo etíope (CSI); otra reconstrucción (R2) es única en mostrar una pérdida de socialidad en la base del grupo conformado por el lobo gris (CLU), el chacal dorado (CAU) y el coyote (CLA); y sólo una reconstrucción (R3) presenta dos pérdidas de socialidad, una para el chacal dorado (CAU) y otra para el coyote (CLA). Los cuatro pasos de la segunda hipótesis implican un paso constante y tres ambiguos. El paso constante ocurre dentro de los cánidos suramericanos con el perro venadero (SVE). Los cambios ambiguos ocurren en el grupo conformado por dos de los cánidos con talón cortante (LPI y CAL) y el segmento monofilético del género *Canis*, y son muy similares a los descritos en la primera hipótesis, sólo que en este caso el perro venadero (SVE) no es afectado por los cambios que ocurren a los otros dos cánidos con talón cortante, dado que quedó agrupado con los suramericanos.

La codificación II para el comportamiento social fue reconstruida con cinco pasos bajo la hipótesis de Parsimonia y con siete bajo la hipótesis bayesiana (Figura 77). Los cinco pasos de la primera hipótesis implican tres pasos constantes y dos ambiguos. Dos de los pasos constantes consisten en ganancias independientes del estado familiar dentro del clado de los zorros (Vulpini), uno para el fénece (VZE) y otro para el zorro orejudo (OME); el otro paso constante implica una ganancia en el grupo parafilético que incluye a todos los *Canis*. Los pasos ambiguos ocurren en las especies holárticas del género *Vulpes*; una reconstrucción produce una convergencia (R1) y la otra una reversión (R2). Los siete pasos de la segunda hipótesis implican cinco ganancias independientes del rasgo familiar: una en el perro venadero (SVE), otra en el fénece (VZE), otra en el zorro orejudo (OME), otra en el grupo parafilético que incluye a todos los *Canis*, y finalmente otra en un grupo de especies del género *Vulpes* donde ocurren dos pérdidas, una en el zorro de Rüppell (VRU) y otra en el zorro ártico (VLA).

La codificación I para el comportamiento social fue reconstruida con ocho pasos bajo la hipótesis de Parsimonia y con diez bajo la hipótesis bayesiana (Figura 78). Los ocho pasos de la primera hipótesis implican tres pasos constantes y cinco ambiguos. Dos de los pasos constantes consisten en ganancias independientes del estado familiar dentro del clado de los zorros (Vulpini), uno para el fénece (VZE) y otro para el zorro orejudo (OME); el otro paso constante implica una ganancia en el grupo parafilético que incluye a todos los *Canis*. Los pasos ambiguos ocurren en dos regiones diferentes de la filogenia. La primera región (a) involucra al grupo conformado por los cánidos con talón cortante y la sección monofilética del género *Canis*; y la segunda región (b) involucra a las especies holárticas del género *Vulpes*. Dos reconstrucciones (R2 y R3) de la primera región (a) implican una ganancia del estado social en la base del clado; dos reconstrucciones (R1 y R2) implican una ganancia del estado social en el lobo gris (CLU); sólo una reconstrucción (R1) muestra ganancias independientes de socialidad en los cánidos con talón cortante y el lobo etíope (CSI); otra reconstrucción (R2) es única en mostrar una pérdida del estado social en la base del grupo conformado por el lobo gris (CLU), el chacal dorado (CAU) y el coyote (CLA); sólo una reconstrucción (R3) presenta dos pérdidas del estado social, una para el chacal dorado (CAU) y otra para el coyote (CLA). Una reconstrucción de la segunda región (b) produce

una convergencia del estado familiar (R4) y la otra una reversión al estado solitario (R5). Los diez pasos de la segunda hipótesis implican seis pasos constantes y cuatro ambiguos. Uno de los pasos constantes implica una ganancia del estado social en el perro venadero (SVE); otros tres implican ganancias independientes del rasgo familiar: una en el fénec (VZE), otra en el zorro orejudo (OME), y finalmente otra en un grupo de especies del género *Vulpes* donde ocurren dos pérdidas, una en el zorro de Rüppell (VRU) y otra en el zorro ártico (VLA). Los pasos ambiguos ocurren en el grupo parafilético que incluye a todos los *Canis*. Cinco reconstrucciones implican una ganancia en la base del clado, algunas del estado familiar (R8, R9, R10) y otras del estado social (R11 y R12); cuatro reconstrucciones (R6, R7, R11 y R12) implican una ganancia del estado familiar en el grupo conformado por el chacal de lomo negro (CME) y el chacal rayado (CAD); cuatro reconstrucciones (R6, R7, R9 y R10) implican una ganancia del estado social en el grupo conformado por dos de los cánidos con talón cortante (LPI y CAL) y el segmento monofilético del género *Canis*; tres reconstrucciones implican cambios en la base del grupo conformado por el lobo gris (CLU), el chacal dorado (CAU) y el coyote (CLA), dos de ellas consisten en una ganancia del estado familiar (R6 y R11) y la otra en una pérdida del estado social (R9); cuatro reconstrucciones implican cambios en el lobo gris, tres de ellas consisten en una pérdida del estado familiar (R6, R9 y R11) y la otra en una ganancia del estado social (R8); tres reconstrucciones implican cambios independientes en el coyote (CLA) y el chacal dorado (CAU), dos de ellas consisten en ganancias del estado familiar (R7 y R12) y la otra en una pérdida del estado social (R10); sólo una reconstrucción (R8) muestra una ganancia independiente del estado social en el grupo conformado por dos de los cánidos con talón cortante (LPI y CAL) y el lobo etíope (CSI).

5.4.1.3. Evolución correlacionada

Dado que la codificación III para el comportamiento social contó con tres reconstrucciones igualmente parsimoniosas bajo las dos topologías de Parsimonia, la Prueba de Cambios Concentrados fue aplicada sobre cada una de ellas para evaluar su asociación con la codificación III de las estrategias alimentarias. Las probabilidades para evaluar la asociación entre estrategias alimentarias y comportamiento social según la estrategia de codificación c fueron calculadas mediante conteo exacto. Se encontró una concentración significativa entre los dos rasgos probados, tanto para tres ganancias sin pérdidas ($p=0.000145$), como para dos ganancias con una pérdida ($p=0.000740$) y una ganancia con dos pérdidas ($p=0.000740$) en el comportamiento social, partiendo de cualquiera de sus estados de carácter como ancestrales. Estos resultados fueron idénticos para los dos árboles más parsimoniosos.

De manera similar, dado que la codificación III para el comportamiento social contó con tres reconstrucciones igualmente parsimoniosas bajo la única topología de Inferencia Bayesiana, la Prueba de Cambios Concentrados fue aplicada sobre cada una de ellas para evaluar su asociación con la codificación III de las estrategias alimentarias. Las probabilidades para evaluar la asociación entre estrategias alimentarias y comportamiento social según la

estrategia de codificación III fueron calculadas mediante conteo exacto. Se encontró una concentración significativa entre los dos rasgos probados, tanto para cuatro ganancias sin pérdidas ($p=0.000003$), como para tres ganancias con una pérdida ($p=0.000005$) y dos ganancias con dos pérdidas ($p=0.000013$) en el comportamiento social, partiendo de cualquiera de sus estados de carácter como ancestrales.

Por otro lado, dado que la codificación II para el comportamiento social contó con dos reconstrucciones igualmente parsimoniosas bajo las dos topologías de Parsimonia, la Prueba de Cambios Concentrados fue aplicada sobre cada una de ellas para evaluar su asociación con la codificación II de las estrategias alimentarias. Las probabilidades para evaluar la asociación entre estrategias alimentarias y comportamiento social según la estrategia de codificación II fueron calculadas mediante simulaciones. Con el primer árbol más parsimonioso (el que resuelve la politomía dejando a *Vulpes chama* como basal) se encontró una concentración significativa entre los dos rasgos probados, tanto para cinco ganancias sin pérdidas (MINSTATE: $p=0.002000$; MAXSTATE: $p=0.0$), como para cuatro ganancias con una pérdida (MINSTATE: $p=0.002000$; MAXSTATE: $p=0.0$) en el comportamiento social, partiendo de cualquiera de sus estados de carácter como ancestrales. Con el segundo árbol más parsimonioso (el que resuelve la politomía dejando a *Vulpes pallida* como basal) se encontró una concentración significativa entre los dos rasgos probados, tanto para cinco ganancias sin pérdidas (MINSTATE: $p=0.003000$; MAXSTATE: $p=0.0$), como para cuatro ganancias con una pérdida (MINSTATE: $p=0.0$; MAXSTATE: $p=0.0$) en el comportamiento social, partiendo de cualquiera de sus estados de carácter como ancestrales.

De manera similar, la Prueba de Cambios Concentrados fue aplicada sobre la única reconstrucción del comportamiento social bajo la codificación II en la topología de Inferencia Bayesiana, para evaluar su asociación con la codificación II de las estrategias alimentarias. Las probabilidades para evaluar la asociación entre estrategias alimentarias y comportamiento social según la estrategia de codificación b fueron calculadas mediante simulaciones. Se encontró una concentración significativa entre los dos rasgos probados para cinco ganancias con dos pérdidas (MINSTATE: $p=0.0$; MAXSTATE: $p=0.0$) en el comportamiento social, partiendo de cualquiera de sus estados de carácter como ancestrales.

5.4.2. Modelos Markovianos Continuos en el Tiempo

La longitud de ramas fue estimada para los dos árboles más parsimoniosos y el consenso totalmente resuelto derivado del análisis bayesiano. En todos los casos se plantearon propuestas de muestreo muy bajas para todos los parámetros que involucraran topologías, y se incrementó el parámetro de longitud de ramas con multiplicador, dejando la tasa de propuesta en 1 y elevando el parámetro multiplicador de sintonización a 5; de esta manera se obtuvieron tasas de aceptación adecuadas. La estimación de la longitud de ramas fue evaluada en Tracer con un número más elevado de generaciones quemadas (100000) que el que se usó para hacer el resumen de árboles y parámetros en MrBayes. La evaluación sugirió que las condiciones de

búsqueda de la probabilidad posterior habían sido óptimas, lo que permitió asumir que la estimación de longitud de ramas para las tres topologías era adecuada (Tabla 24, Figura 79). Como se verá a continuación, las estimaciones de los parámetros presentaron valores muy bajos de desviación estándar de la media posterior (<0.10), lo que aumenta la confianza en los resultados obtenidos.

5.4.2.1. Tasas evolutivas

La exploración con Máxima Verosimilitud de la propuesta de codificación III para las estrategias alimentarias sobre los árboles más parsimoniosos sugirió que no habían diferencias entre las tasas, vale decir: que la probabilidad de pasar de un estado omnívoro a uno hipercarnívoro era la misma que pasar de uno hipercarnívoro a uno omnívoro. Los hiperprevios fueron alimentados con una *gamma* cuya media obedecía a una distribución entre 10 – 40 y cuya varianza obedecía a una distribución entre 0 – 10. La distribución posterior de los modelos visitados por el modelo de saltos reversibles favoreció al modelo que fija la tasa de cambio del estado hipercarnívoro al omnívoro en 0 ($pp=0.563$); no obstante, la credibilidad posterior de este modelo no es significativamente alta como para escogerlo sobre otros modelos, especialmente con respecto al que fija las dos tasas en el mismo valor ($pp=0.434$). Al evaluar la distribución posterior del modelo más favorecido tenemos entonces que la tasa de cambio promedio del estado omnívoro al hipercarnívoro es 0.322 ($DE=2.166 \cdot 10^{-3}$, $IC95\%=1.845 \cdot 10^{-2} - 0.725$), mientras que la tasa inversa es 0. Con una alta credibilidad ($pp=1$) el modelo de saltos reversibles indicó que el estado de carácter en la raíz del árbol era la omnivoría, lo cual es consistente con los resultados encontrados bajo Parsimonia.

De manera similar, la exploración con Máxima Verosimilitud de la propuesta de codificación III para las estrategias alimentarias sobre el consenso del análisis bayesiano sugirió que no habían diferencias entre las tasas, vale decir: que la probabilidad de pasar de un estado omnívoro a uno hipercarnívoro era la misma que pasar de uno hipercarnívoro a uno omnívoro. Los hiperprevios fueron alimentados con una *gamma* cuya media obedecía a una distribución entre 0 – 10 y cuya varianza obedecía a una distribución entre 0 – 10. La distribución posterior de los modelos visitados por el modelo de saltos reversibles favoreció al modelo que fija la tasa de cambio del estado hipercarnívoro al omnívoro en 0 ($pp=0.578$); no obstante, la credibilidad posterior de este modelo no es significativamente alta como para escogerlo sobre otros modelos, especialmente con respecto al que fija las dos tasas en el mismo valor ($pp=0.418$). Al evaluar la distribución posterior del modelo más favorecido tenemos entonces que la tasa de cambio promedio del estado omnívoro al hipercarnívoro es 0.389 ($DE=2.142 \cdot 10^{-3}$, $IC95\%=5.961 \cdot 10^{-2} - 0.791$), mientras que la tasa inversa es 0. Con una alta credibilidad ($pp=1$) el modelo de saltos reversibles indicó que el estado de carácter en la raíz del árbol era la omnivoría, lo cual es consistente con los resultados encontrados bajo Parsimonia.

La exploración con Máxima Verosimilitud de la propuesta de codificación II para las estrategias alimentarias sobre los árboles más parsimoniosos sugirió que

no habían diferencias entre las tasas, vale decir: que la probabilidad de pasar de un estado omnívoro a uno carnívoro era la misma que pasar de uno carnívoro a uno omnívoro. Los hiperprevios fueron alimentados con una *gamma* cuya media obedecía a una distribución entre 10 – 40 y cuya varianza obedecía a una distribución entre 0 – 10. La distribución posterior de los modelos visitados por el modelo de saltos reversibles favoreció al modelo que fija la tasa de cambio del estado carnívoro al omnívoro en 0 (pp=0.747); no obstante, la credibilidad posterior de este modelo no es significativamente alta como para escogerlo sobre otros modelos, especialmente con respecto al que fija las dos tasas en el mismo valor (pp=0.25). Al evaluar la distribución posterior del modelo más favorecido tenemos entonces que la tasa de cambio promedio del estado omnívoro al carnívoro es 0.458 (DE=2.563*10⁻³, IC95%=3.273*10⁻² – 1.022), mientras que la tasa inversa es 0. Con una alta credibilidad (pp=1) el modelo de saltos reversibles indicó que el estado de carácter en la raíz del árbol era la omnivoría, lo cual es consistente con los resultados encontrados bajo Parsimonia.

Por otro lado, la exploración con Máxima Verosimilitud de la propuesta de codificación II para las estrategias alimentarias sobre el consenso del análisis bayesiano sugirió que no habían diferencias entre las tasas, vale decir: que la probabilidad de pasar de un estado omnívoro a uno carnívoro era la misma que pasar de uno carnívoro a uno omnívoro. Los hiperprevios fueron alimentados con una exponencial cuya media obedecía a una distribución entre 0 – 30, cambiando la propuesta del parámetro de tasas a 4. La distribución posterior de los modelos visitados por el modelo de saltos reversibles favoreció al modelo que fija la tasa de cambio en una misma categoría (pp=0.914), como lo había sugerido la exploración realizada por Máxima Verosimilitud. Aunque la credibilidad posterior de este modelo es alta, no es significativa como para escogerlo sobre otros modelos, estando sucedido por el que fija la tasa de cambio del estado carnívoro al omnívoro en 0 (pp=0.082), como se encontró con los árboles más parsimoniosos. Al evaluar la distribución posterior del modelo más favorecido tenemos entonces que la tasa de cambio promedio a la que puede ser reducida el modelo es 0.789 (DE=7.889*10⁻³, IC95%=0.143 – 1.651). La probabilidad posterior de que el estado de carácter en la raíz del árbol sea omnívoro es mucho más alta (Media=1, DE=4.292*10⁻⁵, IC95%=1 - 1) que la probabilidad posterior de que sea carnívoro (Media=1.711*10⁻⁴, DE=3.3*10⁻⁵, IC95%=1*10⁻⁶ - 2.71*10⁻⁴), lo cual es consistente con los resultados encontrados bajo Parsimonia.

Las topologías para Parsimonia e Inferencia Bayesiana ofrecen los mismos resultados para la codificación III de las estrategias alimentarias, fijando la tasa de reversión en 0. No obstante, en ambos casos la credibilidad de este resultado no fue muy alta con respecto al modelo que reduce las dos tasas a un mismo parámetro. Esto puede deberse a que como esta codificación no suscita muchos eventos de cambio, la aproximación markoviana no descarta la posibilidad de que las pérdidas ocurran, aún cuando sean más probables las ganancias (esto explicaría en parte el contraste de los análisis markovianos con las exploraciones frecuentistas). Los eventos de cambio pueden estar sesgados a las ganancias (como se puede sospechar tras observar las reconstrucciones de estados ancestrales bajo Parsimonia) pero, al ser pocos,

disminuyen la credibilidad de que sean la única transición posible. De hecho, al evaluar los resultados de la codificación II (donde hay mayor variabilidad en la distribución de estados de carácter, y por ende más eventos de cambio posibles) la ambigüedad se disminuye notablemente. Por una parte, la credibilidad posterior del modelo que fija las tasas de reversión en 0 fue más alta para los árboles más parsimoniosos, mientras que para el consenso bayesiano las tasas de ganancia y pérdida podían ser reducidas a un único parámetro. Este es un resultado contrastante, pero que habla precisamente de las diferencias topológicas y su impacto en el estudio de la evolución de las estrategias alimentarias. Los árboles más parsimoniosos parecen estar concentrando a las especies carnívoras en clados monofiléticos, mientras que el consenso bayesiano las fragmenta. Esto implica que para explicar la evolución del rasgo, el consenso bayesiano puede requerir más tipos de cambio que los árboles parsimoniosos, como se entrevé en las reconstrucciones de estados ancestrales bajo Parsimonia (Figura 74). El segundo modelo más favorecido sugiere que aún para el consenso bayesiano las ganancias de carnivoría son más probables que las pérdidas, pero dado que los saltos reversibles penalizan los modelos sobreparametrizados, la alternativa más simple es escoger el modelo que tenga un solo parámetro (que a pesar de estar altamente favorecido, no fue significativo). Esto mismo ocurrió con las codificaciones II y III para el comportamiento social, sólo que como este rasgo es un poco más variable que las estrategias alimentarias (la tendencia a la socialidad es más común que la tendencia a la carnivoría, como se puede ver en las reconstrucciones de Parsimonia), tanto el consenso bayesiano como los árboles parsimoniosos coincidieron en reducir las tasas de la codificación II a un único parámetro, como se expone a continuación.

La exploración con Máxima Verosimilitud de la propuesta de codificación III para el comportamiento social sobre los árboles más parsimoniosos sugirió que no habían diferencias entre las tasas, vale decir: que la probabilidad de pasar de un estado solitario a uno social era la misma que pasar de uno social a uno solitario. Los hiperprevios fueron alimentados con una *gamma* cuya media obedecía a una distribución entre 0 – 10 y cuya varianza obedecía a una distribución entre 0 – 7. La distribución posterior de los modelos visitados por el modelo de saltos reversibles favoreció al modelo que fija la tasa de cambio del estado social al solitario en 0 ($pp=0.567$); no obstante, la credibilidad posterior de este modelo no es significativamente alta como para escogerlo sobre otros modelos, especialmente con respecto al que fija las dos tasas en el mismo valor ($pp=0.429$). Al evaluar la distribución posterior del modelo más favorecido tenemos entonces que la tasa de cambio promedio del estado solitario al social es 0.485 ($DE=2.547 \cdot 10^{-3}$, $IC95\%=6.295 \cdot 10^{-2} - 0.964$), mientras que la tasa inversa es 0. Con una alta credibilidad ($pp=1$) el modelo de saltos reversibles indicó que el estado de carácter en la raíz del árbol era solitario, lo cual es consistente con los resultados encontrados bajo Parsimonia.

De manera similar, la exploración con Máxima Verosimilitud de la propuesta de codificación III para el comportamiento social sobre el consenso del análisis bayesiano sugirió que no habían diferencias entre las tasas, vale decir: que la probabilidad de pasar de un estado solitario a uno social era la misma que pasar de uno social a uno solitario. Los hiperprevios fueron alimentados con una *gamma* cuya media obedecía a una distribución entre 0 – 10 y cuya

varianza obedecía a una distribución entre 0 – 10, cambiando la propuesta del parámetro de tasas a 3. La distribución posterior de los modelos visitados por el modelo de saltos reversibles favoreció al modelo que fija la tasa de cambio del estado social al solitario en 0 ($pp=0.576$); no obstante, la credibilidad posterior de este modelo no es significativamente alta como para escogerlo sobre otros modelos, especialmente con respecto al que fija las dos tasas en el mismo valor ($pp=0.420$). Al evaluar la distribución posterior del modelo más favorecido tenemos entonces que la tasa de cambio promedio del estado solitario al social es 0.491 ($DE=2.335 \cdot 10^{-3}$, $IC95\%=0.102 - 0.912$), mientras que la tasa inversa es 0. Con una alta credibilidad ($pp=1$) el modelo de saltos reversibles indicó que el estado de carácter en la raíz del árbol era solitario, lo cual es consistente con los resultados encontrados bajo Parsimonia.

Por otro lado, la exploración con Máxima Verosimilitud de la propuesta de codificación II para el comportamiento social sobre los árboles más parsimoniosos sugirió que no habían diferencias entre las tasas, vale decir: que la probabilidad de pasar de un estado solitario a uno familiar era la misma que pasar de uno familiar a uno solitario. Los hiperprevios fueron alimentados con una exponencial cuya media obedecía a una distribución entre 0 – 6, cambiando la propuesta del parámetro de tasas a 4. La distribución posterior de los modelos visitados por el modelo de saltos reversibles favoreció al modelo que fija la tasa de cambio en una misma categoría ($pp=0.716$), como lo había sugerido la exploración realizada por Máxima Verosimilitud. Aunque la credibilidad posterior de este modelo es relativamente alta, no es significativa como para escogerlo sobre otros modelos, estando sucedido por el que fija la tasa de cambio del estado familiar al solitario en 0 ($pp=0.278$). Al evaluar la distribución posterior del modelo más favorecido tenemos entonces que la tasa de cambio promedio a la que puede ser reducida el modelo es 0.916 ($DE=4.815 \cdot 10^{-3}$, $IC95\%=0.194 - 1.905$). La probabilidad posterior de que el estado de carácter en la raíz del árbol sea solitario es mucho más alta (Media=0.993, $DE=7.993 \cdot 10^{-5}$, $IC95\%=0.977 - 1$) que la probabilidad posterior de que sea familiar (Media= $6.998 \cdot 10^{-3}$, $DE=7.993 \cdot 10^{-5}$, $IC95\%=1.8 \cdot 10^{-5} - 2.322 \cdot 10^{-2}$), lo cual es consistente con los resultados encontrados bajo Parsimonia.

De manera similar, la exploración con Máxima Verosimilitud de la propuesta de codificación II para el comportamiento social sobre el consenso bayesiano sugirió que no habían diferencias entre las tasas, vale decir: que la probabilidad de pasar de un estado solitario a uno familiar era la misma que pasar de uno familiar a uno solitario. Los hiperprevios fueron alimentados con una exponencial cuya media obedecía a una distribución entre 0 – 25, cambiando la propuesta del parámetro de tasas a 9. La distribución posterior de los modelos visitados por el modelo de saltos reversibles favoreció al modelo que fija la tasa de cambio en una misma categoría ($pp=0.799$), como lo había sugerido la exploración realizada por Máxima Verosimilitud. Aunque la credibilidad posterior de este modelo es relativamente alta, no es significativa como para escogerlo sobre otros modelos, estando sucedido por el que fija la tasa de cambio del estado familiar al solitario en 0 ($pp=0.198$). Al evaluar la distribución posterior del modelo más favorecido tenemos entonces que la tasa de cambio promedio a la que puede ser reducida el modelo es 1.572 ($DE=3.104 \cdot 10^{-2}$,

IC95%=0.224 -3.227). La probabilidad posterior de que el estado de carácter en la raíz del árbol sea solitario es mucho más alta (Media=0.998, DE=1.908*10⁻⁴, IC95%=0.998 - 1) que la probabilidad posterior de que sea familiar (Media=1.797*10⁻³, DE=1.908*10⁻⁴, IC95%=1*10⁻⁶ - 1.518*10⁻³), lo cual es consistente con los resultados encontrados bajo Parsimonia.

5.4.2.2. Estados ancestrales

Los estados ancestrales de las estrategias alimentarias según la codificación III fueron estimados para tres nodos de los árboles más parsimoniosos, en los que se concentraban los cambios de las reconstrucciones bajo Parsimonia (Nodos 20, 16 y 19; Figura 80). MRCA indicó que todos los tres grupos estudiados fueron monofiléticos en las dos topologías. La exploración con Máxima Verosimilitud sugirió que el nodo 20 tendía a ser hipercarnívoro (p=1, para ambas topologías), el 16 omnívoro (p=1, para ambas topologías) y el 19 omnívoro (p=1, para ambas topologías), bajo la reconstrucción de MRCA; el contraste de modelos mediante la regla general de Pagel (1999) ratificó estas tendencias, que a su vez se corresponden con las reconstrucciones obtenidas mediante Parsimonia. Los hiperprevios para la reconstrucción por MRCA fueron alimentados con una exponencial cuya media obedecía a una distribución entre 0 – 10, cambiando la propuesta del parámetro de tasas a 3; sus resultados fueron consistentes con las exploraciones hechas bajo Máxima Verosimilitud (Tabla 25). El contraste de modelos (Tabla 26) dio evidencia muy fuerte a favor de la hipercarnivoría en el nodo 20 (FB=17.002406), así como para la omnivoría en el nodo 16 (FB=19.906094) y en el nodo 19 (FB=15.81591).

Lo mismo se hizo para cuatro nodos del consenso bayesiano en los que se concentraban los cambios de las reconstrucciones bajo Parsimonia (Nodos 16, 13, 17 y 11; Figura 81). MRCA indicó que todos los cuatro grupos estudiados fueron monofiléticos en el árbol. La exploración con Máxima Verosimilitud sugirió mediante reconstrucción por MRCA que el nodo 16 tendía a ser omnívoro (p=1), al igual que el 13 (p=1) y el 11 (p=1), mientras que el 17 tendía a ser hipercarnívoro (p=0.995775); el contraste de modelos mediante la regla general de Pagel (1999) ratificó estas tendencias, que a su vez se corresponden con las reconstrucciones obtenidas mediante Parsimonia. Los hiperprevios para la reconstrucción por MRCA fueron alimentados con una *gamma* cuya media obedecía a una distribución entre 0 – 10 y cuya varianza obedecía a una distribución entre 0 - 10, cambiando la propuesta del parámetro de tasas a 2; sus resultados fueron consistentes con las exploraciones hechas bajo Máxima Verosimilitud (Tabla 25). El contraste de modelos (Tabla 26) dio evidencia muy fuerte a favor de la omnivoría en el nodo 16 (FB=13.921606), en el nodo 13 (FB=17.000718) y en el nodo 11 (FB=12.05688), pero sólo fuerte para la hipercarnivoría en el nodo 17 (FB=8.4972).

Los estados ancestrales de las estrategias alimentarias según la codificación II fueron estimados para cuatro nodos de los árboles más parsimoniosos, en los que se concentraban los cambios de las reconstrucciones bajo Parsimonia (Nodos 23, 29, 14 y 15; Figura 80). MRCA indicó que todos los cuatro grupos estudiados fueron monofiléticos en las dos topologías. La exploración con Máxima Verosimilitud mediante reconstrucción por MRCA sugirió que el nodo

23 tendía a ser omnívoro ($p=1$, para ambas topologías), al igual que el 14 ($p=1$, para ambas topologías), mientras que el 29 tendía a ser carnívoro ($p=1$, para ambas topologías), al igual que el 15 ($p=1$, para ambas topologías); el contraste de modelos mediante la regla general de Pagel (1999) ratificó estas tendencias, que a su vez se corresponden con las reconstrucciones obtenidas mediante Parsimonia. Los hiperprevios para la reconstrucción por MRCA fueron alimentados con una *gamma* cuya media obedecía a una distribución entre 0 – 10 y cuya varianza obedecía a una distribución entre 0 – 10; sus resultados fueron consistentes con las exploraciones hechas bajo Máxima Verosimilitud (Tabla 27). El contraste de modelos (Tabla 28) dio evidencia muy fuerte a favor de la omnivoría en el nodo 23 (FB=12.492716) y en el nodo 14 (FB=13.031024), así como para la carnivoría en el nodo 29 (FB=11.61414) y en el nodo 15, aunque en este último caso la evidencia fue sólo fuerte (FB=8.13651).

Lo mismo se hizo para seis nodos del consenso bayesiano en los que se concentraban los cambios de las reconstrucciones bajo Parsimonia (Nodos 18, 12, 11, 24, 28 y 26; Figura 81). MRCA indicó que todos los seis grupos estudiados fueron monofiléticos en el árbol. La exploración con Máxima Verosimilitud sugirió mediante reconstrucción por MRCA que el nodo 11 tendía a ser omnívoro ($p=0.828982$), al igual que el 24 ($p=0.818006$) y el 28 ($p=0.627065$), mientras que el 18 tendía a ser carnívoro ($p=0.667592$), al igual que el 12 ($p=0.976134$) y el 26 ($p=0.988791$); en general, el contraste de modelos mediante la regla general de Pagel (1999) ratificó estas tendencias, pero con algunas particularidades: a) la carnivoría del nodo 26 fue débil; b) el nodo 28 mostró una débil tendencia a la carnivoría. Las reconstrucciones por Parsimonia ratifican estas tendencias generales, aunque el nodo 28 fue más consecuente con el contraste de modelos (carnívoro) y dos de sus nodos (18 y 12) habían resultado ambiguos. Los hiperprevios para la reconstrucción por MRCA fueron alimentados con una exponencial cuya media obedecía a una distribución entre 0 – 30, cambiando la propuesta del parámetro de tasas a 4; sus resultados indicaron tendencias poco contundentes de omnivoría en los nodos 11, 24 y 28, así como de carnivoría en los nodos 18, 12 y 26 (Tabla 27). El contraste de modelos (Tabla 28) dio evidencia fuerte a favor de la omnivoría en el nodo 24 (FB=9.625696) pero sólo positiva para el nodo 11 (FB=5.458466); la evidencia a favor de la carnivoría fue positiva en los nodos 18 (FB=4.286088), 12 (FB=3.297826) y 26 (FB=2.560688), y débil en el nodo 28 (FB=1.189998).

Los estados ancestrales del comportamiento social según la codificación III fueron estimados para cinco nodos de los árboles más parsimoniosos, en los que se concentraban los cambios de las reconstrucciones bajo Parsimonia (Nodos 20, 16, 17, 18 y 19; Figura 80). MRCA indicó que todos los cinco grupos estudiados fueron monofiléticos en las dos topologías. La exploración con Máxima Verosimilitud mediante reconstrucción por MRCA sugirió que el nodo 16 tendía a ser solitario ($p=1$, para ambas topologías), al igual que los nodos 17 ($p=1$, para ambas topologías), 18 ($p=1$, para ambas topologías) y 19 ($p=1$, para ambas topologías), mientras que el 20 tendía a ser social ($p=1$, para ambas topologías); el contraste de modelos mediante la regla general de Pagel (1999) ratificó estas tendencias, que se corresponden con las reconstrucciones de Parsimonia para el nodo 20, ya que todos los otros nodos habían resultado

ambiguos bajo ese método. Los hiperprevios para la reconstrucción por MRCA fueron alimentados con una *gamma* cuya media obedecía a una distribución uniforme entre 0 – 10 y cuya varianza obedecía a una distribución uniforme entre 0 - 8, cambiando la propuesta del parámetro de tasas a 2; sus resultados fueron consistentes con las exploraciones hechas bajo Máxima Verosimilitud, aunque el nodo 16 no mostró una tendencia solitaria tan marcada (Tabla 29). El contraste de modelos (Tabla 30) dio evidencia muy fuerte a favor del estado solitario en los nodos 16 (FB=10.651846), 17 (FB=10.737646) 18 (FB=15.317368) y 19 (FB=14.607872), así como para el estado social en el nodo 20 (FB=12.900245).

Lo mismo se hizo para cinco nodos del consenso bayesiano en los que se concentraban los cambios de las reconstrucciones bajo Parsimonia (Nodos 15, 16, 14, 13, y 11; Figura 81). MRCA indicó que todos los cinco grupos estudiados fueron monofiléticos en el árbol. La exploración con Máxima Verosimilitud sugirió mediante reconstrucción por MRCA que todos los nodos de interés tendían a ser solitarios ($p=1$); el contraste de modelos mediante la regla general de Pagel (1999) ratificó estas tendencias, a excepción del nodo 15 que presentó tendencias sociales. Las reconstrucciones obtenidas mediante Parsimonia sólo coincidieron con estas exploraciones en el nodo 11, ya que los demás resultaron ambiguos bajo ese método. Los hiperprevios para la reconstrucción por MRCA fueron alimentados con una *gamma* cuya media obedecía a una distribución uniforme entre 0 – 10 y cuya varianza obedecía a una distribución uniforme entre 0 - 7, cambiando la propuesta del parámetro de tasas a 4; sus resultados indicaron que todos los nodos tenían tendencias solitarias, aunque no fueron contundentes para 14 y 13 (Tabla 29). El contraste de modelos (Tabla 30) dio evidencia a favor del estado solitario: Muy fuerte para 15 (FB=10.692428) y 13 (FB=10.053866); fuerte para 16 (FB=9.398796) y 11 (FB=9.59809); y positiva para 14 (FB=4.404454).

Los estados ancestrales del comportamiento social según la codificación II fueron estimados para seis nodos de los árboles más parsimoniosos, en los que se concentraban los cambios de las reconstrucciones bajo Parsimonia (Nodos 34, 28, 29, 31, 5 y 14; Figura 80). MRCA indicó que todos los seis grupos estudiados fueron monofiléticos en las dos topologías. La exploración con Máxima Verosimilitud mediante reconstrucción por MRCA sugirió que el nodo 34 tendía a ser solitario ($p=0.987720$ y $p=0.977605$), al igual que el 5 ($p=0.970962$ y $p=0.906716$), mientras que el 29 tendía a ser social ($p=0.981017$ y $p=0.995489$), al igual que el 14 ($p=0.998658$ y $p=0.996682$), el 28 ($p=0.604494$ y $p=0.670601$) y el 31 ($p=0.803769$ y $p=0.603733$), aunque para los dos últimos el soporte fue menor; el contraste de modelos mediante la regla general de Pagel (1999) sugirió que los nodos 34, 28 y 5 tendían a ser solitarios, mientras que 14, 29 y 31 tendían a ser sociales, aunque en los dos últimos este hallazgo no fue significativo. Las reconstrucciones de Parsimonia son consistentes con la exploración derivada del contraste de modelos, teniendo en cuenta que los nodos 29 y 31 resultaron ambiguos para ese método. Los hiperprevios para la reconstrucción por MRCA fueron alimentados con una exponencial cuya media obedecía a una distribución uniforme entre 0 – 30, cambiando la propuesta del parámetro de tasas a 4; sus resultados fueron consistentes con las exploraciones hechas bajo Máxima Verosimilitud, aunque el nodo 29 mostró apenas una débil afinidad por el estado social (Tabla

31). El contraste de modelos (Tabla 32) dio evidencia fuerte a favor del estado solitario en el nodo 34 (FB=9.895318) y en el nodo 5 (FB=6.614194), pero sólo positiva en el nodo 28 (FB=4.474878); la evidencia a favor del estado social fue positiva en los nodos 31 (FB=2.03241) y 14 (FB=5.839654), pero débil en el 29 (FB=1.53194).

Lo mismo se hizo para diez nodos del consenso bayesiano en los que se concentraban los cambios de las reconstrucciones bajo Parsimonia (Nodos 12, 2, 11, 32, 23, 24, 28, 26, 29 y 30; Figura 81). MRCA indicó que todos los diez grupos estudiados fueron monofiléticos en el árbol. La exploración con Máxima Verosimilitud sugirió mediante reconstrucción por MRCA que el nodo 2 tendía a ser solitario ($p=0.869145$), al igual que el 11 ($p=0.822756$), el 24 ($p=0.884719$), el 28 ($p=0.692558$) y el 32 ($p=0.526170$) pero con soportes bajos para los dos últimos; mientras que el 12 tendía a ser familiar ($p=0.997846$), al igual que el 26 ($p=0.943790$), el 29 ($p=0.956384$), el 30 ($p=0.809919$) y el 23 ($p=0.772628$), con soportes más bajos para los dos últimos. El contraste de modelos mediante la regla general de Pagel (1999) sugirió como solitarios a los nodos 2, 11, 24, 32 y 23 (aunque en los últimos dos la asignación no fue significativa), y como familiares a los nodos 28, 26, 29, 30 y 12 (aunque sólo esta última asignación fue significativa). Las reconstrucciones por Parsimonia tienen correspondencia con los resultados exploratorios del contraste de modelos. Los hiperprevios para la reconstrucción por MRCA fueron alimentados con una exponencial cuya media obedecía a una distribución uniforme entre 0 – 30, cambiando la propuesta del parámetro de tasas a 8; sus resultados indicaron tendencias poco contundentes para el estado solitario en los nodos 32 y 28, siendo un poco más sólidas en los nodos 2, 11 y 24, mientras que el estado familiar tuvo asignaciones poco contundentes para los nodos 23 y 30, siendo más sólidas en los nodos 26, 29 y 12, pero especialmente en este último (Tabla 31). El contraste de modelos (Tabla 32) dio evidencia positiva para el estado solitario en los nodos 2 (FB=3.7826), 11 (FB=3.729342), 32 (FB=2.777312), 23 (FB=2.047646) y 24 (FB=5.059258); la evidencia a favor del estado familiar fue fuerte en el nodo 12 (FB=8.195726), positiva en los nodos 29 (FB=2.08485) y 30 (FB=2.439216), y débil en los nodos 28 (FB=0.975512) y 26 (FB=1.015894).

5.4.2.3. Evolución correlacionada

La exploración con Máxima Verosimilitud sobre los árboles más parsimoniosos sugirió que el modelo dependiente entre estrategias alimentarias y comportamiento social según la codificación III explicaba mejor los datos que un modelo independiente. El contraste de hipótesis (Tabla 33) dio evidencia positiva a favor del modelo dependiente (FB=5.027606), en el que a su vez la evolución correlacionada recibió una alta credibilidad ($pp=99.95$) por parte del modelo de saltos reversibles, sugiriendo que un carácter está influenciando la evolución del otro. El modelo de saltos reversibles también sugirió que los datos quedaban significativamente explicados mediante la implementación de uno ($pp=0.089$) y dos parámetros ($pp=0.885$), seguidos de tres ($pp=0.026$) y cuatro ($pp=2.07 \cdot 10^{-4}$) parámetros; aunque no hay una cantidad única de parámetros que explique significativamente los datos, queda claro que no son necesarios los 8 parámetros del modelo dependiente para explicar la evolución correlacionada de las estrategias alimentarias y el comportamiento social.

Como se desprende de la observación anterior, el submodelo dependiente que mejor explicó los datos albergó dos parámetros ($pp=0.01205401$), uno dejando la tasa de q_{13} , q_{31} , q_{42} y q_{43} en 0.0, y otro dejando a q_{12} , q_{21} , q_{24} y q_{34} en una misma categoría de coeficiente. El contraste de estos coeficientes permitió establecer:

- La socialidad tiende a evolucionar primero ($q_{12}>q_{13}$, $pp=1$).
- La hipercarnivoría tiende a evolucionar más rápido en un sistema de comportamiento social ($q_{24}>q_{13}$, $pp=1$).
- La socialidad tiende a reversionar más rápido bajo un contexto evolutivo omnívoro ($q_{21}>q_{43}$, $pp=1$).

La exploración con Máxima Verosimilitud sobre el consenso bayesiano sugirió que el modelo dependiente entre estrategias alimentarias y comportamiento social según la codificación III explicaba mejor los datos que un modelo independiente. El contraste de hipótesis (Tabla 33) dio evidencia positiva a favor del modelo dependiente ($FB=3,710044$), en el que a su vez la evolución correlacionada recibió una alta credibilidad ($pp=99,89$) por parte del modelo de saltos reversibles, sugiriendo que un carácter está influenciando la evolución del otro. El modelo de saltos reversibles también sugirió que los datos quedaban significativamente explicados mediante la implementación de uno ($pp=0.233$), dos ($pp=0,741$) y tres ($pp=0.029$) parámetros, seguidos de cuatro ($pp=2.85 \cdot 10^{-4}$) parámetros; aunque no hay una cantidad única de parámetros que explique significativamente los datos, queda claro que no son necesarios los 8 parámetros del modelo dependiente para explicar la evolución correlacionada de las estrategias alimentarias y el comportamiento social. Como se desprende de la observación anterior, el submodelo dependiente que mejor explicó los datos albergó dos parámetros ($pp=0.03774928$), uno dejando la tasa de q_{13} , q_{31} , q_{42} y q_{43} en 0.0, y otro dejando a q_{12} , q_{21} , q_{24} y q_{34} en una misma categoría de coeficiente. El contraste de estos coeficientes permitió establecer:

- La socialidad tiende a evolucionar primero ($q_{12}>q_{13}$, $pp=1$).
- La hipercarnivoría tiende a evolucionar más rápido en un sistema de comportamiento social ($q_{24}>q_{13}$, $pp=1$).
- La socialidad tiende a reversionar más rápido bajo un contexto evolutivo omnívoro ($q_{21}>q_{43}$, $pp=1$).

La exploración con Máxima Verosimilitud sobre los árboles más parsimoniosos sugirió que el modelo dependiente entre estrategias alimentarias y comportamiento social según la codificación II explicaba mejor los datos que un modelo independiente. El contraste de hipótesis (Tabla 33) dio evidencia positiva a favor del modelo dependiente ($FB=5.891946$), en el que a su vez la evolución correlacionada recibió una alta credibilidad ($pp=99.88$) por parte del modelo de saltos reversibles, sugiriendo que un carácter está influenciando la evolución del otro. El modelo de saltos reversibles también sugirió que los datos quedaban significativamente explicados mediante la implementación de uno ($pp=0.357$), dos ($pp=0.623$) y tres ($pp=0.019$) parámetros, seguidos de cuatro ($pp=1.35 \cdot 10^{-4}$) parámetros; aunque no hay una cantidad única de parámetros que explique significativamente los datos, queda claro que no son

necesarios los 8 parámetros del modelo dependiente para explicar la evolución correlacionada de las estrategias alimentarias y el comportamiento social. Como se desprende de la observación anterior, el submodelo dependiente que mejor explicó los datos albergó dos parámetros ($pp=0.16421815$), uno dejando la tasa de q_{13} , q_{31} , q_{34} y q_{42} en 0.0, y otro dejando a q_{12} , q_{21} , q_{24} y q_{43} en una misma categoría de coeficiente. El contraste de estos coeficientes permitió establecer:

- La familiaridad tiende a evolucionar más rápido en un sistema alimentario omnívoro ($q_{12}>q_{34}$, $pp=1$).
- La familiaridad tiende a evolucionar primero ($q_{12}>q_{13}$, $pp=1$).
- La carnivoría tiende a evolucionar más rápido en un sistema de comportamiento familiar ($q_{24}>q_{13}$, $pp=1$).
- La familiaridad tiende a reversionar primero ($q_{43}>q_{42}$, $pp=1$).

La exploración con Máxima Verosimilitud sobre el consenso bayesiano sugirió que el modelo dependiente entre estrategias alimentarias y comportamiento social según la codificación II explicaba mejor los datos que un modelo independiente. El contraste de hipótesis (Tabla 33) dio evidencia positiva a favor del modelo dependiente ($FB=5,073576$), en el que a su vez la evolución correlacionada recibió una alta credibilidad ($pp=99,96$) por parte del modelo de saltos reversibles, sugiriendo que un carácter está influenciando la evolución del otro. El modelo de saltos reversibles también sugirió que los datos quedaban significativamente explicados mediante la implementación de uno ($pp=0.063$), dos ($pp=0,897$) y tres ($pp=0.039$) parámetros, seguidos de cuatro ($pp=3.72*10^{-4}$) parámetros; aunque no hay una cantidad única de parámetros que explique significativamente los datos, queda claro que no son necesarios los 8 parámetros del modelo dependiente para explicar la evolución correlacionada de las estrategias alimentarias y el comportamiento social. Como se desprende de la observación anterior, el submodelo dependiente que mejor explicó los datos albergó dos parámetros ($pp=0.03358633$), uno dejando la tasa de q_{13} , q_{42} en 0.0, y otro dejando a q_{12} , q_{21} , q_{24} , q_{31} , q_{34} y q_{43} en una misma categoría de coeficiente. El contraste de estos coeficientes permitió establecer:

- La familiaridad tiende a evolucionar primero ($q_{12}>q_{13}$, $pp=1$).
- La carnivoría tiende a evolucionar más rápido en un sistema de comportamiento familiar ($q_{24}>q_{13}$, $pp=1$).
- La carnivoría tiende a reversionar más rápido bajo un contexto evolutivo solitario ($q_{31}>q_{42}$, $pp=1$).
- La familiaridad tiende a reversionar primero ($q_{43}>q_{42}$, $pp=1$).

5.4.3. Mapeo Estocástico de Caracteres

Se trabajó con las estrategias alimentarias y el comportamiento social según la codificación I sobre los árboles más parsimoniosos y el consenso bayesiano, configurando los previos de distribución *gamma* a partir del ajuste global de sus parámetros, obtenidos mediante la distribución posterior de la cadena de Markov exploratoria (Tabla 34); en todos los casos se usaron 90 categorías para la distribución *gamma*.

5.4.3.1. Tasas evolutivas

En los árboles más parsimoniosos las estrategias alimentarias presentaron una tasa general de 9.241104 y el comportamiento social de 13.923433. Contradictoriamente, en el consenso bayesiano las estrategias alimentarias presentaron una tasa general de 23.944774 y el comportamiento social de 22.297217. Este contraste de tasas entre topologías se corresponde con algunas diferencias en las tasas de cambio para los estados de carácter tanto de dieta (Tabla 35) como de socialidad (Tabla 36).

En términos de las estrategias alimentarias, ambas topologías son consistentes en que la filogenia permanece más tiempo en la omnivoría que en otros estados de carácter, seguido de la carnivoría; en cuanto a los otros dos estados de carácter, las topologías difieren levemente: Mientras que la topología de Parsimonia permanece un poco más de tiempo en el estado hipercarnívoro con respecto al estado insectívoro, la topología bayesiana muestra lo contrario. En ambas topologías la tasa más alta se encuentra en la transición del estado omnívoro al carnívoro, y las más bajas se encuentran en las transiciones de insectivoría a hipercarnivoría y viceversa. No obstante, aunque ambas topologías coinciden en las siguientes cuatro tasas con valores más altos, la ordenación de estas tasas es diferente: Para los árboles más parsimoniosos, la segunda tasa más alta es la de omnivoría a insectivoría, mientras que para el consenso bayesiano esta es la tercera tasa de mayor valor; la segunda tasa más alta para el consenso bayesiano viene a ser la de carnivoría a omnivoría, que resulta ser la cuarta tasa de mayor valor en los árboles más parsimoniosos; la tercera tasa de mayor valor de los árboles más parsimoniosos es la de carnivoría a hipercarnivoría, que resulta ser la quinta más alta del consenso bayesiano; y mientras que la quinta tasa de mayor valor para los árboles más parsimoniosos resulta ser la de omnivoría a hipercarnivoría, en el consenso bayesiano esta es la cuarta tasa más alta. Las tasas restantes guardan una ordenación similar en ambas topologías, teniendo en cuenta que la de hipercarnivoría a carnivoría es más preponderante en las topologías derivadas de Parsimonia.

En cuanto al comportamiento social, ambas filogenias son consistentes en términos del tiempo invertido por cada estado de carácter en la topología: El estado solitario es el que más tiempo permanece en la topología, seguido del estado familiar. Ambas topologías coinciden en que la tasa más alta se encuentra en la transición del estado solitario al familiar, seguida de la transición inversa (familiar a solitario), pero difieren en las tasas subsiguientes. La siguiente tasa de mayor valor para los árboles más parsimoniosos es la de familiar a social, que resulta ser la tasa más baja del consenso bayesiano. Por su parte, la siguiente tasa más alta para el consenso bayesiano es la de solitario a social, que viene siendo la penúltima de los árboles más parsimoniosos. La tasa de menor valor de los árboles más parsimoniosos es la de social a solitario, mientras que en el consenso bayesiano esta tasa es la tras antepenúltima. Finalmente, la penúltima tasa del consenso bayesiano (social a familiar) es la tras antepenúltima de los árboles más parsimoniosos.

5.4.3.2. Estados ancestrales

En términos generales, la probabilidad marginal de la estimación de estados ancestrales (Tabla 37) fue concordante con las reconstrucciones parsimoniosas (Figuras 75 y 78), aunque con algunas salvedades. Ambos resultados fueron congruentes para las estrategias alimentarias de los árboles más parsimoniosos, no obstante, no fue así para los consensos bayesianos. Bajo la reconstrucción parsimoniosa los nodos 12, 13 y 18 eran ambiguos, mientras que bajo la probabilidad marginal todos ellos tuvieron tendencias omnívoras (aunque las probabilidades no fueron muy altas). Algunas estimaciones fueron notablemente contradictorias: Mientras que la reconstrucción parsimoniosa planteó que los nodos 15, 16, 26 y 28 eran carnívoros, la probabilidad marginal sugirió tendencias más omnívoras para todos ellos (aunque con probabilidades relativamente bajas); la primera reconstruyó el nodo 17 como hipercarnívoro y el 23 como insectívoro, mientras la segunda les asignó más tendencias omnívoras (aunque las probabilidades no fueron muy altas). Por otro lado, aunque ambos métodos estimaron que los nodos 27 y 29 eran carnívoros y que el 24 era omnívoro, la credibilidad de la probabilidad marginal no fue muy alta (especialmente para los nodos 24 y 27), dando cierta posibilidad a que los dos primeros fuesen omnívoros y a que el último fuese carnívoro. La estimación en la raíz fue congruente bajo los dos métodos, aunque la probabilidad marginal no fue tan contundente a favor de la omnivoría (dándole cierta posibilidad a la carnivoría).

En términos del comportamiento social bajo los árboles más parsimoniosos, los nodos 16, 17, 18, 19, 29 y 31 habían resultado ambiguos para las reconstrucciones parsimoniosas, mientras que la probabilidad marginal sugirió que los nodos 18, 19, 29 y 31 tenían tendencias familiares, y que los nodos 16 y 17 tenían tendencias sociales. De resto las estimaciones de la socialidad sobre esta topología fueron muy congruentes, aunque la probabilidad marginal de los nodos 23, 22, 4 y 5 no fue muy contundente al sugerirlos como solitarios (especialmente para este último), dando cierta posibilidad a la familiaridad.

Las reconstrucciones parsimoniosas del comportamiento social bajo el consenso bayesiano habían propuesto como ambiguos a los nodos 12, 13, 14, 15 y 16, mientras que la probabilidad marginal sugirió como sociales a los nodos 13 y 14, y a los nodos 16, 15 y 12 como familiares (aunque a este último con una probabilidad particularmente baja, dando cierta posibilidad a que presentara cualquiera de los otros dos estados de carácter). La reconstrucción parsimoniosa fue contradictoria para el nodo 30 con la probabilidad marginal, pues mientras el primer método postuló al nodo como familiar, el segundo le dio más probabilidad al estado solitario, aunque no con mucha credibilidad (también le dio buena posibilidad a la familiaridad). De resto los dos métodos presentaron resultados muy congruentes, aunque las probabilidades marginales no siempre fueron contundentes para ratificar los estados de carácter sugeridos por las reconstrucciones parsimoniosas, como ocurrió con el nodo 29 (que coincidió en postularlo como familiar, pero dándole cierta probabilidad a que fuera solitario).

5.4.3.3. Evolución correlacionada

Las estrategias alimentarias y el comportamiento social presentaron asociación significativa bajo los dos estadísticos evaluados sobre los árboles más parsimoniosos (M= 0.391067, $p= 0.000000$; D= 0.696597, $p= 0.000000$) y el consenso bayesiano (M= 0.249985, $p= 0.000000$; D= 0.550149, $p= 0.000000$). Sin embargo, las comparaciones por pares entre estados de carácter difirieron levemente entre topologías (Tabla 38).

Los resultados de los dos estadísticos fueron congruentes para los árboles parsimoniosos. Se detectaron correlaciones significativas entre los estados omnívoro - solitario, carnívoro - familiar, hipercarnívoro - social, carnívoro - solitario, e hipercarnívoro - solitario; no obstante, de estas comparaciones sólo las tres primeras presentaron valores positivos en los estadísticos, vale decir, la evolución de uno está asociada a la evolución del otro sobre la filogenia (relación positiva). Entre tanto, las dos últimas comparaciones (carnívoro - solitario, hipercarnívoro - solitario) presentaron valores negativos de los estadísticos, lo que indica que es improbable que estos dos estados de carácter evolucionen juntos sobre la filogenia (relación negativa). De la misma manera pueden observarse otras relaciones positivas y negativas en estos resultados pero que no son significativas, incluyendo algunas comparaciones que quedaron justo en el umbral de decisión ($p=0.05$).

Los resultados de la topología bayesiana fueron un poco más contradictorios. En principio, son congruentes con los resultados de los árboles parsimoniosos a excepción de la relación negativa entre los estados hipercarnívoro - solitario, pues mientras que D ratificó aquellos resultados, MIC no lo hizo. Algo similar ocurrió con la relación negativa de los estados hipercarnívoro - familiar, sólo que en este caso fue MIC quien reportó la asociación significativa, pero no D. Estos resultados podrían considerarse como opuestos, pero no debe dejarse de lado que aunque ambos estadísticos hablan sobre la relación evolutiva de los caracteres, en estricto sentido responden cosas diferentes. Es posible que la frecuencia en la que dos estados de carácter ocurren simultáneamente sobre la filogenia sea alta (M), sin que esos mismos estados permanezcan tanto tiempo juntos en los mapeos mutacionales (D), que es lo que pasó con los estados hipercarnívoro - familiar; también puede darse que la correlación en términos del tiempo sea alta pero no la asociación en términos de la frecuencia de ocurrencia, como ocurrió con los estados hipercarnívoro - solitario. Estos resultados fraccionados, más que señalar incongruencias en las relaciones, indican tendencias entre los caracteres. Pero cuando ambos estadísticos son congruentes en sus resultados la contundencia de las relaciones es mucho más clara, y los patrones se pueden proponer con mayor confianza. Por ejemplo, bajo el consenso bayesiano se encontraron varias relaciones significativas estables bajo ambos estadísticos: la relación positiva entre los estados carnívoro - social, y las relaciones negativas entre los estados omnívoro - familiar, y omnívoro - social; no obstante, estos últimos resultados no fueron constatados en los árboles más parsimoniosos.

6. DISCUSIÓN

6.1. Anatomía craneal

Los resultados de tamaño y conformación indican que la relación entre morfología craneal (en vista lateral y dentario) y estrategias alimentarias en cánidos es más estrecha de lo que se esperaría por efecto del azar. Estos resultados fueron más contundentes para la estrategia de codificación III que para las estrategias I y II, por varias razones: a) Fueron más las regiones craneales que dieron respaldo a la codificación III (Lateral 1, Lateral 2, Lateral 3, Lateral 4, Dentario 1, Dentario 2) que a las codificaciones I (Lateral 2, Lateral 4) y II (Lateral 4, Lateral 5, Dentario 2); b) la reclasificación de los gremios contemplados en la codificación III fue alta en las diferentes regiones estudiadas, lo que no ocurrió con las otras dos estrategias de codificación que presentaron porcentajes bajos para omnivoría y carnivoría en varios análisis; c) las tres estrategias de codificación tendieron a presentar acuerdos sustanciales entre las clasificaciones, pero sólo la codificación III presentó concordancias casi perfectas.

Las conformaciones hipercarnívoras presentaron cráneos más cortos y compactos que las omnívoras, con arcos zigomáticos y hocicos robustos, al igual que las mandíbulas. Las conformaciones carnívoras exhibieron algunas de estas características pero de manera mucho más tenue, con hocicos y arcos zigomáticos levemente ensanchados, así como mandíbulas moderadamente más robustas; no obstante, su diferenciación con las conformaciones omnívoras no fue conspicua. Por su parte, las conformaciones insectívoras presentaron arcos zigomáticos más comprimidos y delgados, con tendencias al alargamiento del hocico, característica que comparte con las conformaciones omnívoras y hasta cierto punto con las carnívoras. Por otro lado, el tamaño tiende a incrementar con los niveles de carnivoría en los cánidos, siendo los hipercarnívoros los más grandes y los insectívoros los más pequeños.

Efectivamente, todos los contrastes de la estrategia de codificación III tienden a ser contundentes. Esto implica que hay marcadas diferencias de tamaño y conformación entre los cánidos que tienen dietas hipercarnívoras y los que no las tienen. Los cráneos cortos se relacionan con reducciones de la dentadura postcarnasial, lo que es ventajoso para cazadores de presas grandes pues los caninos quedan más cerca de la articulación mandibular, disminuyendo la palanca externa e incrementando la ventaja mecánica de los músculos oclusores de la mandíbula. Estas características permiten que se incremente la fuerza de mordida, y más cuando se encuentran acompañadas por arcos zigomáticos y mandíbulas robustos para proporcionar mayor solidez a las superficies de origen e inserción de músculos oclusores, como el temporal y el masetero (Andersson 2003; Slater *et al.* 2009; Van Valkenburgh & Koepfli 1993; Walker & Hemberger 1992). Someter y matar presas más grandes demanda mayor fuerza de mordida que matar presas más pequeñas, por lo que para ser efectivas, estas características deben aparecer de manera notable y otras habilidades para procesar comida comienzan a perderse (Van Valkenburgh & Koepfli 1993). Esta especialización incrementada puede explicar la alta diferenciación de las conformaciones hipercarnívoras con

respecto al resto. Estas adaptaciones pueden dar lugar a depredadores más efectivos pero no necesariamente conllevan a un incremento en la diversidad taxonómica, y una vez que un morfotipo hipercarnívoro es conseguido la evolución subsecuente se ve limitada (Holliday & Stepan 2004). De esta manera, la especialización a la hipercarnivoría estaría moldeando profundamente la morfología craneal de algunos cánidos y aumentando sus ventajas competitivas, pero también los estaría haciendo más vulnerables a riesgos de extinción. La selección incrementada por adaptaciones hipercarnívoras también suele verse acompañada por aumentos en el tamaño corporal, como también lo reflejaron estos datos, generando formas altamente especializadas que son particularmente vulnerables a perturbaciones ambientales que pueden llevarlos rápidamente a la extinción (Slater *et al.* 2009; Van Valkenburgh *et al.* 2004; Wang *et al.* 2004). Esto es así porque la selección natural tiende a actuar rápidamente sobre las presas (que pierden la vida si no cuentan con estrategias antidepredatorias efectivas), pero no sobre los depredadores (pues el efecto a corto plazo de no cazar es quedarse sin comer), de manera que cuando hay cambios abruptos en el ambiente y estos últimos incurren en algún déficit alimentario, su lenta capacidad de respuesta adaptativa y su restringida cantidad de opciones alimentarias los coloca paulatinamente en una situación de alto riesgo (Maier 2001).

Estas diferencias notables establecidas por los hipercarnívoros en la codificación III pudieron ser corroboradas en las comparaciones múltiples de la codificación I. De hecho, el dendrograma conformacional de las distancias de Mahalanobis pone a los hipercarnívoros como el grupo más diferente de todos, mientras que la semejanza más clara se establece entre las conformaciones omnívoras y las carnívoras. Los cráneos de este último gremio tienden a ser más alargados y menos robustos que los de los hipercarnívoros, lo que les confiere menos fortaleza en la mordida pero les permite contar con mayor velocidad para la oclusión mandibular; esta adaptación es ventajosa para depredadores que cazan presas pequeñas de locomoción rápida (Slater *et al.* 2009). Pero al lidiar con cargas menos pesadas las presiones selectivas sobre el cráneo se reducen, y las conformaciones carnívoras no terminan difiriendo mucho de las omnívoras, pues al fin y al cabo ambas se corresponden con hábitos generalistas (Slater *et al.* 2009). En el caso de los cánidos omnívoros, la elongación craneal suele estar acompañada por diastemas largos y premolares pequeños, que suelen facilitar el aprovechamiento de ítems alimentarios variados (Van Valkenburgh & Koepfli 1993). Aunque estos dos gremios no tengan presiones selectivas idénticas, la fortaleza requerida por ambos para producir y sostener cargas no será muy alta, y debido a que los cráneos no suelen estar sobre o subdesarrollados con respecto a las fuerzas que deben soportar, es de esperar que las configuraciones finales no sean muy diferentes (Slater *et al.* 2009). Tampoco difieren mucho en tamaño, aunque como es de esperarse por el patrón señalado, los carnívoros tendieron a ser más grandes que los omnívoros (aunque los omnívoros sistemáticamente mostraron valores extremos hacia el límite superior). Estas morfologías menos especializadas de los carnívoros permiten explicar el consumo oportunístico y a veces regular de frutas e invertebrados, ítems comunes en la dieta de especies con alta flexibilidad ecológica, como las omnívoras (Maier 2001; Wang *et al.* 2004). Pero aún cuando las diferencias conformacionales no fueron tan

conspicuas, esta evaluación morfogeométrica generó una separación relevante entre gremios diferentes a los hipercarnívoros, lo que había sido esquivo bajo aproximaciones tradicionales (Van Valkenburgh & Koepfli 1993).

Al comparar de una manera más general las tendencias carnívoras con las omnívoras mediante la estrategia de codificación II, las diferencias se hicieron más evidentes, pero aún así menos conspicuas que las de la codificación III. Estas diferencias siguen estando relacionadas con el acortamiento y robustez que presentan las estructuras craneales de los carnívoros, y que tienen las implicaciones depredatorias ya comentadas. No obstante, esta fue la única comparación que mostró diferencias en la región de la bóveda craneal desde la vista lateral, lo cual puede estar relacionado con las diferencias en la encefalización que tienden a presentar los carnívoros con respecto a los omnívoros; los cerebros agrandados de las especies carnívoras pueden estar relacionados con estrategias complejas de forrajeo, que involucran agilidad en la detección, seguimiento, captura y consumo de presas (Gittleman 1986a).

No debe descartarse la posibilidad de que las diferencias detectadas entre análisis sean debidas al menos en parte al dimorfismo sexual. Aunque los análisis de machos y hembras tendieron a ser consistentes entre ellos y con la evaluación conjunta de ambos sexos, algunos contrastes llaman la atención con respecto a la correspondencia de sus resultados. Por una parte (aunque no se realizaron análisis para comparar esto), la observación de los promedios sugiere que los machos alcanzan mayores tamaños que las hembras, lo que de entrada es una indicación de dimorfismo sexual. Estas diferencias de tamaño varían entre gremios alimentarios, siendo más pronunciada en hipercarnívoros y aparentemente opuesta en insectívoros, lo que podría llevar a pensar que aumentos en los niveles de carnivoría podrían estar asociados a variaciones más pronunciadas debidas al dimorfismo sexual. Obsérvese por ejemplo que las dos combinaciones de *landmarks* utilizadas para evaluar la codificación III sobre el dentario, evaluadas sobre machos exclusivamente, arrojó reclasificaciones contundentes del 100% para los hipercarnívoros, mientras que en las hembras arrojó porcentajes menores para el mismo gremio. También en el dentario, el único subanálisis que reportó una reclasificación menor al 80% para algún gremio se presentó en las hembras, y concretamente en las carnívoras, evaluando la codificación II bajo una de las combinaciones de *landmarks* (Dentario 2). Por el lado de la vista lateral, el único subanálisis que mostró una concordancia moderada entre clasificaciones ocurrió en hembras (todas las demás evaluaciones, incluyendo las del dentario, reportaron concordancias sustanciales o casi perfectas), también evaluando la codificación II bajo una de las combinaciones de *landmarks* (Lateral 5). Volviendo al tema del tamaño, pero esta vez bajo la codificación I, el único contraste que no reportó diferencias significativas ocurrió en la comparación pareada de hembras omnívoras y carnívoras, bajo una de las combinaciones de *landmarks* (Lateral 4); las bajas presiones de selección discutidas atrás sobre las formas omnívoras y carnívoras, sumadas a un posible dimorfismo sexual en cánidos, permiten explicar en cierta medida un resultado como este. Pero estas diferencias, más que sugerir una violación al patrón dietario, pueden estar indicando que otro fenómeno podría estar implicado en la explicación de la

morfología craneal en cánidos: el dimorfismo sexual, posiblemente diferencial por gremios alimentarios.

A pesar de estas pequeñas variaciones, el patrón es claro para las codificaciones propuestas, como en general lo indican las permutaciones de las distancias de Mahalanobis y la mayoría de contrastes en términos del tamaño. Aún así, una evaluación más detallada sobre las reclasificaciones permitió reconocer tendencias en ciertas especies que no se corresponden con el patrón general. Estas tendencias no fueron sistemáticas y estuvieron restringidas a regiones particulares, lo que permite pensar que aunque la morfología craneal varíe con la dieta, diversas presiones selectivas pueden estar moldeando la evolución fenotípica de los cánidos (Slater *et al.* 2009). Estas presiones seguramente están operando en la actualidad y, con suficiente tiempo, su efecto podría hacerse más conspicuo ecológicamente en las preferencias dietarias y morfológicamente en nuevas regiones craneales. Por ejemplo, el género *Pseudalopex* es predominantemente omnívoro, no obstante, la preferencia dietaria de algunas de sus especies no es del todo uniforme (Nowak 1999). Las reclasificaciones sugirieron leves tendencias insectívoras en la conformación del zorro chilote (PFU), así como carnívoras en las de los zorros chilla (PGR) y culpeo (PCU); curiosamente, esta última especie es reconocida como la más carnívora del género (Gittleman 1986b; Jiménez & Novaro 2004).

Vulpes es un género más diverso en términos alimentarios, y también presentó leves desviaciones del patrón general. Es el caso del fénec (VZE) y el zorro de Rüppell (VRU), ambos insectívoros pero con ciertas tendencias conformacionales a la carnivoría; los hábitos insectívoros de estos dos cánidos son menos estrictos que los de los zorros orejudo (OME) y de Blanford (VCA), pues aquellos se destacan más por incluir pequeños mamíferos en su dieta y por sus hábitos oportunistas (Cuzin & Lenain 2004; Moehlman & Hofer 1997; Nowak 1999; Sheldon 1992). Contrariamente, el zorro kit (VMA) es carnívoro pero mostró ciertas afinidades conformacionales con los insectívoros, lo cual también podría estar ligado a sus hábitos oportunistas (Moehlman & Hofer 1997; Nowak 1999; Sheldon 1992). Entre los omnívoros, el zorro pálido (VPA) mostró tendencias conformacionales insectívoras y el zorro chama (VCH) carnívoras; curiosamente ambos presentan características oportunistas que los particularizan un poco dentro del patrón omnívoro general, pues el primero tiene ciertas preferencias herbívoras y el segundo carroñeras (Moehlman & Hofer 1997; Nowak 1999; Sheldon 1992; Sillero-Zubiri 2004; Stuart & Stuart 2004).

El caso del lobo crinado es interesante, pues siendo el cánido más grande de Suramérica resulta tener una dieta omnívora y oportunista, cuando las predicciones energéticas lo postularían como un animal carnívoro. Curiosamente las reclasificaciones indicaron una leve afinidad conformacional de esta especie con los cánidos carnívoros, lo que podría estar asociado con relaciones alométricas o filogenéticas que permanecen en esta especie aún cuando en su contexto no parecen tener la relevancia dietaria tradicional. El caso contrario viene de la mano de los hábitos fuertemente oportunistas que exhiben los chacales (Admasu *et al.* 2004; Estes 1991; Jhala & Moehlman

2004; Kaunda & Skinner 2003; Loveridge & Nel 2004; Loveridge & Macdonald 2003; Moehlman & Hofer 1997; Nowak 1999; Sheldon 1992; Yom-Tov *et al.* 1995), pues tanto el chacal de lomo negro (CME) como el chacal dorado (CAU) mostraron afinidades conformacionales con los omnívoros, siendo carnívoros. Otro caso dentro del género *Canis* es el del coyote (CLA), pero es diferente al anterior pues aunque también es carnívoro, presentó afinidades conformacionales muy tenues con los hipercarnívoros. Quién sabe hasta qué punto los hábitos oportunistas del coyote se vean favorecidos por esta leve tendencia estructural, pero no deja de llamar la atención que ocurra en el grupo hermano de un hipercarnívoro como el lobo gris (CLU), lo que podría sugerir cierta relación filogenética (estas dos especies quedaron emparentadas bajo las topologías de los dos métodos de estimación utilizados).

El oportunismo recién señalado en las especies carnívoras del género *Canis* alcanza su punto más alto con el lobo etíope (CSI). Esta fue la única especie que mostró una violación recurrente de la clasificación original tanto en los análisis exploratorios como en los clasificatorios, quedando sistemáticamente reclasificada como omnívora. Teniendo en cuenta las anotaciones hechas al principio de esta sección, no es de extrañar que semejante ambigüedad estructural involucre a la omnivoría y la carnivoría, pero aún así el rompimiento del patrón es notable. Ecológicamente, esto aventajaría al lobo etíope pues le permitiría aprovecharse de los beneficios de una estrategia relativamente especializada como la carnívora, pero manteniendo la flexibilidad de una estrategia generalista como la omnívora; de esta manera, el abanico de ítems alimentarios será más amplio y, cuando la disponibilidad alimentaria cambie, un cánido con estas características podrá mantenerse más fácil que otro con preferencias carnívoras más estrictas (Bekoff *et al.* 1984; Slater *et al.* 2009). Aún así, sigue siendo inquietante que un morfotipo esencialmente omnívoro posibilite una incursión tan clara a una estrategia como la carnívora sin estar facilitada por algo; la solución a esta inquietud podría venir de la mano del comportamiento (Sección 6.3.3.).

6.2. Filogenia

Las topologías resultantes por Parsimonia e Inferencia Bayesiana tuvieron similitudes pero en esencia fueron diferentes. Ambas topologías coinciden en separar al clado de los zorros rojos (Vulpini) del clado de los lobos y cánidos suramericanos (Canini); esta estructura general es consistente con muchas hipótesis previas (Bardeleben *et al.* 2005a; Bininda-Emonds *et al.* 1999; Tedford *et al.* 1995; Wang *et al.* 2004a; Wayne *et al.* 1997; Zrzavý & Řičánková 2004). No obstante, una primera diferencia radica en que los árboles más parsimoniosos ubican al perro mapache (NPR) como el cánido viviente más basal mientras que el consenso bayesiano lo coloca como grupo hermano del zorro orejudo (OME), radiando tempranamente dentro de los Vulpini y dándole un soporte alto a esta relación. La posición filogenética de esta especie ha sido problemática, pero en lo que estas topologías coinciden con hipótesis previas es que parece haber radiado temprano en la historia de los Caninae (Bardeleben *et al.* 2005a; Bininda-Emonds *et al.* 1999; Geffen *et al.* 1996; Muñoz-Durán 2002, Muñoz-Durán 2011; Wang *et al.* 2004a; Wayne *et al.* 1997; Wayne *et al.* 1987b; Zrzavý & Řičánková 2004). No obstante, la hipótesis

cladística es un poco más consistente con la anatomía craneodental, pues le da a *Nyctereutes procyonoides* una posición basal que permite entender mejor su notable similitud dental con los mapaches (Wang *et al.* 2004a).

Ambas topologías también coinciden en proponer a *Urocyon* como un grupo monofilético muy bien soportado, que radia tempranamente en la historia de los Vulpini. La diferencia es que mientras el árbol más parsimonioso propone a este género como grupo hermano de *Otocyon*, el consenso bayesiano sencillamente lo pone en la base de los Vulpini, con un soporte bastante alto. También puede verse entonces que las dos topologías difieren en cuanto a la posición filogenética de *Otocyon*, pues mientras el árbol más parsimonioso lo hace grupo hermano de *Urocyon*, el consenso bayesiano lo hace grupo hermano de *Nyctereutes*. *Otocyon* parece más relacionado con *Urocyon* morfológicamente, inclusive desde el punto de vista de su anatomía cerebral externa, pero la evidencia molecular suele colocarlo en una posición más temprana de la filogenia (Lyras & Van der Geer 2003; Tedford *et al.* 1995; Wang *et al.* 2004a). Aunque el árbol cladístico rescata más la evidencia morfológica, el soporte del árbol probabilístico es más alto; lo cierto del caso es que ambas topologías coinciden en la radiación temprana de estos dos géneros dentro de la tribu Vulpini (Bardeleben *et al.* 2005a; Bininda-Emonds *et al.* 1999; Geffen *et al.* 1992; Muñoz-Durán 2002, Muñoz-Durán 2011; Tedford *et al.* 1995; Wang *et al.* 2004a; Wayne *et al.* 1997; Zrzavý & Řičánková 2004).

Dentro de la tribu Vulpini, las dos topologías coinciden en proponer al género *Vulpes* como monofilético, siempre y cuando el fénec y el zorro ártico (tradicionalmente asignados a los géneros *Fennecus* y *Alopex*, respectivamente) sean incluidos dentro de él (Zrzavý & Řičánková 2004). De esta manera, ambos análisis coinciden con hipótesis previas en dar evidencia a favor de la monofilia de *Vulpes*, un género cuyas relaciones internas han sido conflictivas (Bardeleben *et al.* 2005a; Bininda-Emonds *et al.* 1999; Geffen *et al.* 1996; Muñoz-Durán 2002; Wayne *et al.* 1997; Zrzavý & Řičánková 2004). Esto también se ve reflejado en los análisis, pues mientras el árbol cladístico divide al género en dos grandes grupos (uno que conduce a las especies holárticas y otro que conduce a las especies afrotropicales e indomalayas), el árbol probabilístico presenta una radiación jerárquica que muestra en su parte terminal una agrupación que incluye a las especies holárticas más el zorro de Rüppell (VRU), que habita en el norte de África y Oriente Medio.

En términos del grupo de especies holárticas, ambas topologías coinciden consistentemente (es la única relación bien soportada de los árboles más parsimoniosos para el género *Vulpes*) en presentar a los zorros kit (VMA) y veloz (VVE) como grupos hermanos, dos taxones que muestran semejanzas tan notables que han llegado a ser propuestas como una única especie (List & Cypher 2004; Moehrensclager & Sovada 2004; Zrzavý & Řičánková 2004). Pero ambas topologías vuelven a ser contrastantes en cuanto al grupo hermano de estas dos especies neárticas, pues mientras los árboles más parsimoniosos proponen al zorro tibetano (VFE) con el zorro ártico (VLA) hacia la base, el consenso bayesiano plantea el esquema contrario para la inclusión de estas dos especies paleárticas: el zorro ártico (VLA) como grupo hermano de los zorros kit (VMA) y veloz (VVE), y el zorro tibetano como grupo hermano

de todos ellos; las relaciones del árbol probabilístico están mejor soportadas y son más consistentes con hipótesis previas, reflejando la alta correspondencia cariotípica que existe entre *Vulpes macrotis* y *Vulpes lagopus* (Wang *et al.* 2004a; Wayne *et al.* 1987b). De todas formas ambas coinciden en reunir a estas cuatro especies (VMA, VVE, VLA y VFE), dando al zorro tibetano (VFE) una posición filogenética diferente de la que había recibido en análisis combinados previos (Bininda-Emonds *et al.* 1999; Zrzavý & Řičánková 2004). No obstante, la inclusión del zorro de Rüppell a las especies holárticas en la topología probabilística genera un nuevo contraste, pues en los árboles más parsimoniosos el clado mencionado (VMA, VVE, VLA y VFE) aparece como grupo hermano del corsac (VCO) y el zorro rojo (VVU), mientras que en el consenso Bayesiano se mantiene una relación similar pero el zorro de Rüppell (VRU) y el zorro rojo (VVU) están más emparentados entre sí que ambos con el corsac (VCO). Hipótesis previas tienden a coincidir en emparentar al zorro rojo (VVU) con el zorro de Rüppell (VRU), desplazando al corsac (VCO) hacia la base (Bininda-Emonds *et al.* 1999; Geffen *et al.* 1992; Muñoz-Durán 2002), lo cual es más consistente con las relaciones bien soportadas del consenso bayesiano.

Más hacia la base, el consenso bayesiano propone un grupo hermano para las especies mencionadas del género *Vulpes*, constituido por el zorro chama (VCH) y el zorro pálido (VPA), justo las especies involucradas en la politomía del consenso de Parsimonia; la diferencia es que mientras en la topología cladística esta politomía ocurre dentro del grupo que alberga a las especies afrotropicales e indomalayas, en el árbol probabilístico aparecen bifurcándose del linaje que conduce a las especies holárticas junto con el zorro de Rüppell (VRU). La incertidumbre en la relación del zorro chama (VCH) con el zorro pálido (VPA) no es novedosa en análisis combinados sobre cánidos (Bininda-Emonds *et al.* 1999; Zrzavý & Řičánková 2004), pero en cuanto a la comparación de estas dos topologías, el elevado soporte del consenso bayesiano resulta más contundente que la politomía derivada de los árboles más parsimoniosos. De todas formas en términos biogeográficos, el árbol más parsimonioso que desplaza al zorro chama (VCH) hacia la base podría ser más viable que la otra alternativa (el árbol más parsimonioso que desplaza a *Vulpes pallida* hacia la base), dado que esta especie presenta una distribución más extrema que las de otros zorros que habitan en el Norte de África y Oriente Medio, estando más restringida al sur del continente africano. Más hacia la base, el consenso bayesiano propone otra bifurcación en la que aparecen agrupados el fénec (VZE) y el zorro de Blanford (VCA); el nodo de esta bifurcación es el único pobremente soportado del árbol probabilístico para el género *Vulpes*. En los árboles más parsimoniosos esta relación entre el fénec (VZE) y el zorro de Blanford (VCA) también se mantiene, pero aparece como el grupo más terminal dentro de las especies afrotropicales e indomalayas. La agrupación de estos dos zorros (VZE, VCA) del Norte de África y Medio Oriente es consistente con hipótesis previas que además suelen ubicarlos hacia base del género *Vulpes* (Bardleben *et al.* 2005a; Bininda-Emonds *et al.* 1999; Geffen *et al.* 1996; Geffen *et al.* 1992; Zrzavý & Řičánková 2004), lo cual a su vez es más congruente con el planteamiento de la topología bayesiana, aunque esto no lo hace más confiable por el bajo soporte que tiene. El zorro de Bengala (VBE) es la especie más basal del género *Vulpes* para el consenso

bayesiano, y la más basal de las especies afrotropicales e indomalayas de los árboles parsimoniosos; la posición filogenética de este zorro ha sido problemática pero su radiación basal dentro de *Vulpes* es consistente con hipótesis previas (Bininda-Emonds *et al.* 1999), lo cual es interesante en términos biogeográficos pues es la única especie de este género que ocurre en el sur de Asia. La posición de esta y otras especies del género *Vulpes* terminan divergiendo más que todo por la diferencia estructural de las dos topologías: el consenso bayesiano con la radiación jerárquica y los árboles parsimoniosos con la bipartición simétrica. En términos biogeográficos la topología cladística parece tener más sentido, pero los clados del árbol probabilístico aparecen mejor soportados y su estructura es más similar a la de otras hipótesis previas (Bininda-Emonds *et al.* 1999; Geffen *et al.* 1992; Muñoz-Durán 2002; Zrzavý & Řičánková 2004). Quizá contrastando estos resultados con información del registro fósil sería más factible determinar qué hipótesis es la más probable.

El clado de los lobos aparece bien soportado en ambas topologías, donde se corrobora la discutida parafilia del género *Canis* (Bardleben *et al.* 2005a; Moehلمان & Hofer 1997; Muñoz-Durán 2002; Wang *et al.* 2004b). En ambas topologías hay un segmento monofilético bien soportado del género *Canis*, que incluye al lobo gris (CLU), el lobo rojo (CRU), el lobo etíope (CSI), el coyote (CLA) y el chacal dorado (CAU), pero basal a este grupo se bifurca un linaje que agrupa cánidos con talón cortante (LPI, CAL y SVE, este último sólo en la topología de Parsimonia), quedando los chacales rayado (CAD) y de lomo negro (CME) en la base de todo este clado de los lobos. Los árboles parsimoniosos presentan una estructura jerárquica en la que el chacal rayado (CAD) aparece como el más basal del clado de los lobos, mientras que el consenso bayesiano presenta a esta especie y al chacal de lomo negro (CME) como grupos hermanos. Ambos arreglos han estado ligados a datos moleculares en hipótesis previas, tanto mitocondriales como nucleares, y evaluados de forma tanto particionada como combinada (Bardleben *et al.* 2005a; Zrzavý & Řičánková 2004); pero en lo que a este estudio se refiere, la solución bayesiana presenta mayor soporte que la solución parsimoniosa. Las relaciones también son bastante contrastantes en el segmento monofilético de *Canis*, donde los árboles más parsimoniosos presentan una estructura jerárquica en la que los lobos rojo (CRU) y gris (CLU) aparecen emparentados en la rama terminal, seguidos por el coyote (CLA), el chacal dorado (CAU) y el lobo etíope (CSI) hacia la parte basal; por su parte el consenso bayesiano presenta una bifurcación que agrupa al chacal dorado (CAU) con el lobo rojo (CRU) por un lado, y al coyote (CLA) con el lobo gris (CLU) por el otro, con el lobo etíope (CSI) basal a todos ellos. Es difícil determinar qué arreglo es más fuerte puesto que el soporte es débil para ambos; el consenso bayesiano sólo asigna una probabilidad posterior alta a la posición basal del lobo etíope (CSI), lo cual es consistente con la topología de Parsimonia y algunas hipótesis derivadas de análisis combinados previos (Muñoz-Durán 2002; Zrzavý & Řičánková 2004), aunque la posición filogenética de esta especie ha sido en términos generales conflictiva (Bininda-Emonds *et al.* 1999; Geffen *et al.* 1996; Wayne *et al.* 1997). La estrecha relación entre los lobos gris (CLU) y rojo (CRU) apoya la topología cladística, donde la posición basal del coyote (CLA) no es de extrañar gracias a las similitudes notables que presenta con ambos (Bininda-Emonds *et al.* 1999; Gese & Bekoff 2004; Kelly *et al.* 2004). En este

sentido, la relación que presenta el consenso bayesiano para el coyote (CLA) y el lobo gris (CLU) también estaría bien respaldada, pero en presencia del lobo rojo (CRU) resulta siendo sospechosa (Bardleben *et al.* 2005a; Wayne *et al.* 1997; Zrzavý & Řičánková 2004). Tampoco hay muchos elementos comunes notables entre *Canis rufus* y *Canis aureus*, además la evidencia molecular tiende a ubicar a este último en una posición más basal a la de *Canis latrans* y *Canis lupus* (Bardleben *et al.* 2005a; Wayne *et al.* 1997; Zrzavý & Řičánková 2004), lo que sigue siendo más consistente con la topología cladística.

La posición filogenética de las especies con talón cortante ha sido conflictiva en múltiples topologías (Bardleben *et al.* 2005a; Bininda-Emonds *et al.* 1999; Geffen *et al.* 1996; Muñoz-Durán 2002; Wayne *et al.* 1997; Zrzavý & Řičánková 2004), pero los análisis de esta investigación son consistentes entre sí al menos hasta cierto punto. Por una parte, este linaje rompe la monofilia del género *Canis* al excluir a los chacales rayado (CAD) y de lomo negro (CME); por otra parte, el perro salvaje africano (LPI) y el perro rojo (CAL) hacen parte de un grupo monofilético. No obstante, la posición filogenética del tercer cánido viviente con talón cortante (SVE) genera una de las diferencias más dramáticas entre las topologías de los dos métodos utilizados. Mientras que los árboles parsimoniosos lo ubican como grupo hermano del perro salvaje africano (LPI) dentro del clado de los lobos, el consenso bayesiano lo ubica como grupo hermano del lobo crinado (CBR) dentro de los cánidos suramericanos. Si bien es cierto que el árbol probabilístico le asigna un buen soporte a la relación entre el perro salvaje africano (LPI) y el perro rojo (CAL), no hace lo mismo para el perro venadero (SVE) y el lobo crinado (CBR), mientras que el árbol cladístico le asigna un buen soporte a los dos nodos que agrupan a los cánidos con talón cortante. Esto favorece hasta cierto punto a la topología de Parsimonia, pero lo cierto del caso es que este es uno de los puntos más álgidos de la historia evolutiva de los Caninae. Los árboles parsimoniosos reviven la idea de la existencia de un único grupo que integre a los tres cánidos de talón cortante (Simocyoninae); adicionalmente, no es la primera vez que el perro venadero (SVE) es propuesto como grupo hermano del perro salvaje africano (LPI) con alto soporte (Geffen *et al.* 1996; Muñoz-Durán 2002, Muñoz-Durán 2011). Sin embargo algunos autores cuestionan esta asociación basados en evidencia molecular y bioquímica, además de la supuesta homoplasia que se deriva de las fuertes presiones de selección por dietas altamente carnívoras, especialmente sobre la dentición (Tedford *et al.* 1995; Van Valkenburgh 1991; Wayne *et al.* 1997). Pero además de que las relaciones filogenéticas no son ajenas al significado funcional, la monofilia de los tres cánidos vivientes con talón cortante no sólo se soporta en rasgos dentales, sino también en evidencia ecológica, comportamental, paleontológica y de anatomía cerebral externa, además de otra información morfológica (Caumul & Polly 2005; Clutton-Brock *et al.* 1976; Lyras & Van der Geer 2003; Muñoz-Durán 2002, Muñoz-Durán 2011; Polly 2010). Adicionalmente, ciertos marcadores moleculares también tienden a ubicar al perro venadero (SVE) dentro del clado de los lobos, y específicamente como grupo hermano de *Lycaon pictus* (Geffen *et al.* 1996; Zrzavý & Řičánková 2004).

Aún si la monofilia de los cánidos con talón cortante fuese totalmente disparatada, la alternativa ofrecida por el consenso bayesiano deja mucho que

desear. Esta hipótesis relaciona al perro venadero (SVE) con el lobo crinado (CBR), otro cánido suramericano cuya posición filogenética es difícil de determinar por la combinación de caracteres que confluyen en él y por sus rasgos altamente autapomórficos (Tedford *et al.* 1995; Wayne *et al.* 1997). Se ha vuelto costumbre aceptar la agrupación de estas dos especies partiendo de hipótesis derivadas de información molecular, aún cuando se ha reconocido la débil consistencia que tiene su asociación en términos citogenéticos, bioquímicos, dentales e incluso moleculares, lo que quizá explique hasta cierto punto el bajo soporte que recibe en el árbol probabilístico (Bardleben *et al.* 2005a; Tedford *et al.* 1995; Wayne *et al.* 1997; Wayne *et al.* 1987a; Zrzavý & Řičánková 2004). La asociación de estas dos especies puede ser resultado de la influencia de ciertos árboles de genes, como lo sugieren los contrastes en análisis particionados moleculares; pero además parece ser un artificio de caracteres conflictivos en la matriz molecular (Muñoz-Durán 2011). Estos caracteres conflictivos suelen ocurrir en sitios no sinónimos de las secuencias y se asocian a substituciones entre residuos de aminoácidos hidrofóbicos que tienden a estar localizados en dominios transmembrana, incrementando la probabilidad de homoplasias en las primeras y segundas posiciones de codón aún cuando sus tasas de substitución nucleotídica se mantengan más bajas que en las terceras posiciones; esto ocurre por los requerimientos funcionales de hidrofobicidad que restringen el número de estados de carácter posibles en las primeras y segundas posiciones (Muñoz-Durán 2011). El control de estos caracteres conflictivos sobre marcadores mitocondriales ha generado el rompimiento de la asociación entre *Speothos venaticus* y *Chrysocyon brachyurus* (Muñoz-Durán 2011).

Por supuesto, la incertidumbre filogenética de estas dos especies oscurece el entendimiento de la historia evolutiva de los cánidos suramericanos. Los árboles parsimoniosos rompen la monofilia de los cánidos suramericanos cuando ubican al perro venadero (SVE) con el clado de los lobos, mientras que el consenso bayesiano la mantiene. Aunque algunos autores defienden la monofilia de los cánidos suramericanos, hasta tres invasiones han sido propuestas para explicar su distribución en esta región del continente (Bardleben *et al.* 2005a; Muñoz-Durán 2011; Wang *et al.* 2004b; Wayne *et al.* 1997); con los resultados de este trabajo podrían mantenerse las invasiones de tres linajes diferentes, pero como mínimo se puede pensar en uno (bajo la hipótesis probabilística) o dos linajes (bajo la hipótesis cladística), cuyas radiaciones debieron haber comenzado durante el Plioceno en Norte y Centroamérica antes de que emergiera el istmo de Panamá (Muñoz-Durán 2011). Esté o no el lobo crinado (CBR) emparentado con el perro venadero (SVE), ambas topologías sugieren que su posición filogenética dentro de los cánidos suramericanos es basal, y el consenso bayesiano le da un soporte alto a este arreglo; a pesar de la conflictiva posición filogenética que esta especie ha tenido en hipótesis previas, esta propuesta de radiación basal ya ha sido sugerida antes (Bardleben *et al.* 2005a; Moehلمان & Hofer 1997; Wang *et al.* 2004a). El clado que sigue hacia la parte terminal está muy bien soportado bajo ambas hipótesis, y alberga a los géneros *Atelocynus*, *Cerdocyon* y *Pseudalopex*. La posición del zorro de monte (CTH) y del zorro negro (AMI) es claramente basal en ambas topologías, pero mientras Parsimonia propone una radiación jerárquica, Inferencia Bayesiana los coloca como grupos hermanos;

ambos arreglos son sugeridos por hipótesis previas (Bardeleben *et al.* 2005a; Muñoz-Durán 2002, Muñoz-Durán 2011; Wang *et al.* 2004a; Wayne *et al.* 1997; Zrzavý & Řičánková 2004), pero el consenso bayesiano mostró un soporte más alto para su planteamiento que los árboles parsimoniosos. Ambas topologías coinciden en proponer al género *Pseudalopex* como monofilético con alto soporte, siempre y cuando algunas de sus especies no sean asignadas al género *Lycalopex* (Muñoz-Durán 2011; Wayne *et al.* 1997). También coinciden en proponer como especie más basal del género al zorro de Sechura (PSE), lo cual es más consistente con la evidencia molecular que con la morfológica (Bardeleben *et al.* 2005a; Tedford *et al.* 1995; Wayne *et al.* 1997). Ambas hipótesis también coinciden en proponer al zorro Hoary (PVE) como la siguiente especie más basal, rompiendo la supuesta monofilia que sugieren los datos mitocondriales con *Pseudalopex culpaeus* (Wayne *et al.* 1997); esto no implica que la relación propuesta esté en disonancia con la evidencia molecular, pues además de la posición basal sugerida para el zorro Hoary (PVE) dentro de *Pseudalopex* en análisis combinados previos (Bininda-Emonds *et al.* 1999), el consenso bayesiano le da un buen soporte a este arreglo. Las dos hipótesis coinciden nuevamente en proponer al zorro de Darwin (PFU) como la siguiente especie en radiar dentro de la estructura jerárquica del género *Pseudalopex*, resolviendo consistentemente la conflictiva posición filogenética de esta especie (Wang *et al.* 2004a; Zrzavý & Řičánková 2004). El arreglo jerárquico propuesto hasta ahora para *Pseudalopex* no sólo fue corroborado con los dos métodos implementados, sino que recibió un alto soporte bajo la hipótesis probabilística, lo que clarifica en gran medida el arreglo filogenético en la base del género; no obstante, el panorama cambia un poco en el segmento terminal del clado: la hipótesis cladística propone al zorro culpeo (PCU) como grupo hermano del zorro chilla (PGR), dejando en la base al zorro pampeano (PGY); mientras que la hipótesis probabilística propone al zorro culpeo (PCU) como grupo hermano del zorro pampeano (PGY), dejando en la base al zorro chilla (PGR). Aunque el nodo que sustenta la agrupación de estas tres especies está débilmente soportado bajo el consenso bayesiano, su solución parece ser más estable por el buen soporte que recibe la relación del zorro culpeo (PCU) con el zorro pampeano (PGY); en todo caso, la incertidumbre en el arreglo de estas tres especies ha sido considerable bajo diferentes aproximaciones (Bininda-Emonds *et al.* 1999; Geffen *et al.* 1996; Wang *et al.* 2004a; Wayne *et al.* 1997; Zrzavý & Řičánková 2004).

Los altos soportes exhibidos por el consenso bayesiano pueden llevar a pensar que sus arreglos son más sólidos. Pero por otro lado, podría decirse que las probabilidades posteriores tienen la tendencia de sobreestimar considerablemente los soportes de nodos con respecto al Bootstrap. Antes de entrar a deslegitimar uno u otro método de soporte, es importante aclarar que, aunque persiguen el mismo objetivo, estas dos aproximaciones no son del todo comparables. Las probabilidades posteriores derivan de la matriz de datos original completa, mientras que el Bootstrap utiliza una porción de la matriz con un fragmento replicado, generando múltiples matrices similares a la original (pero no idénticas); en este sentido, las matrices de partida que dan lugar a los índices de soporte bajo ambos métodos no son las mismas. Por esta razón, el Bootstrap puede usarse con mayor confianza en datos moleculares que en datos de otra naturaleza, pues en los primeros el volumen y redundancia de la

información son abundantes, mientras que en los otros el impacto de las pseudoréplicas puede ser mucho mayor. La sobreestimación de las probabilidades posteriores puede asociarse a un modelo sobresimplificado, pero esto, además de afectar igualmente al bootstrap, convida a revisar los modelos más que a las probabilidades posteriores como medidas de soporte (Ronquist 2004). De hecho, aún teniendo en cuenta la versatilidad analítica del Bootstrap (Holder & Lewis 2003), se ha encontrado que puede sesgar la estimación del valor de probabilidad aún cuando el modelo tenga un ajuste adecuado, especialmente en análisis grandes (Ronquist 2004). Esto tampoco deslegitima al Bootstrap, pero hace relevante contrastar los mismos resultados mediante aproximaciones alternativas. En suma, ambos métodos de soporte son valiosos en la evaluación de la señal filogenética que soporta un clado, pero no se utilizan aquí para validar más un arreglo sobre otro pues en estricto sentido no son comparables. Por esta razón ambas hipótesis se tomaron como punto de partida para los análisis de evolución de caracteres.

6.3. Estrategias alimentarias y comportamiento social

Antes de la hablar sobre la evolución de la dieta y la socialidad, es importante aclarar que ciertas posturas critican la inclusión de los rasgos que se desean mapear en las matrices con las que se estima la filogenia, aseverando que tal procedimiento acarrea circularidad y contaminación de la señal filogenética; lo cierto es que no se ha dicho la última palabra sobre este asunto (Grandcolas *et al.* 2001). En términos estrictos, no existen historias evolutivas con o sin caracteres: se parte de que existe una única historia bajo la cual han evolucionado todos ellos y es esa misma la que se busca reconstruir. Precisamente una de las ideas de la congruencia de caracteres es aprovechar toda la información disponible en la reconstrucción de árboles de especies, eliminando las posibilidades de quedar atrapado en fragmentos aislados de la historia evolutiva de un grupo (Vg. árboles de genes). En este sentido, todos los caracteres cladogenéticos deberían ser incluidos en la estimación filogenética, pues narran un fragmento de las relaciones ancestro – descendiente que se erige sobre el reconocimiento de atributos compartidos entre los miembros de un grupo. No existen caracteres independientes del contexto: Todos han evolucionado bajo la misma historia evolutiva y hacen parte de ella, por lo que la intención de mapearlos no constituye un argumento para considerarlos agentes contaminantes de un análisis filogenético. Semejante idea complica las aproximaciones comparadas que se sirven de filogenias para estudiar la evolución de ciertos rasgos: Cada reconstrucción podría estar demandando la estimación de nuevas filogenias que no estén “contaminadas” por los caracteres a explorar, y la proliferación de filogenias para las mismas pruebas podrían reducir la resolución de los resultados encontrados. Si la matriz ha sido ensamblada tratando de evitar la dependencia de caracteres y por lo tanto las redundancias se mantienen al mínimo (postura fuertemente defendida por algunos cladistas), el efecto de una o varias de estas exclusiones puede ser considerable sobre las topologías resultantes, y de nuevo hay más riesgos de incurrir en una proliferación de filogenias subóptimas. En suma, las estimaciones no deberían ser reinventadas cada vez que un set de datos es analizado (Ronquist 2004).

Cuando un carácter es excluido de una filogenia pueden pasar dos cosas: a) que la topología cambie y b) que no cambie. Si no cambia (b) puede decirse que la exclusión es irrelevante y que la señal filogenética no estaba tan contaminada; o que estaba tan contaminada que hay que desactivar otros rasgos para poder obtener una topología diferente, dado que se mantiene una propuesta equivalente a un árbol generado mediante un argumento circular (lo cual es bastante arbitrario). Si cambia (a) el problema es mayor, puesto que se generan dos o más escenarios diferentes para contar una única historia evolutiva, donde al menos uno de ellos es incorrecto; pensando en términos de árboles de especies, cabe preguntarse si una topología derivada de un menor volumen de información (cladogenética) puede mejorar la resolución de un conjunto de relaciones genealógicas.

Podría decirse que estos argumentos tienen más relevancia filosófica y que por ende tienen más peso bajo aproximaciones cladísticas, donde la discusión ha sido extensa (Grandcolas *et al.* 2001). No obstante, dado que las pruebas de evolución de caracteres bajo métodos probabilísticos se sirven de la información aportada por la longitud de ramas estimada sobre la matriz de datos (o un fragmento de ella), esta discusión también tiene gran impacto sobre estas aproximaciones, en donde la inclusión de los caracteres a mapear suele ser defendida (Ronquist 2004). La longitud de ramas debe aportar información relacionada con la tendencia de cambio de los caracteres; si aquellos rasgos que van a ser mapeados son particularmente excluidos, la información disponible para hacer la estimación de este parámetro será claramente pobre a menos que la matriz albergue un contenido altamente redundante, lo cual es poco común con datos estándar (como los utilizados en los análisis de evolución de caracteres de este trabajo). Dado que el árbol y la longitud de ramas hacen parte de la misma historia evolutiva (no son procesos independientes entre sí) la circularidad debe aplicarse para ambos casos, pero cabe preguntarse si es adecuado poner a evolucionar un carácter bajo una tasa para la cual él mismo no ha aportado información. Tal vez sea circular mapear un carácter que fue usado para estimar una filogenia, pero es ingenuo asumir que este carácter no hizo parte de la historia evolutiva del grupo sencillamente porque tras reconstruirla, el rasgo va a ser trazado sobre ella; esto haría de la proposición de hipótesis filogenéticas un ejercicio meramente circunstancial, que difícilmente lograría reflejar los fenómenos históricos ocurridos en la naturaleza.

6.3.1. Dieta

La estimación de estados ancestrales para las estrategias alimentarias según la codificación II fue estable bajo las dos aproximaciones implementadas (Parsimonia y Modelos Markovianos Continuos en el Tiempo) sobre la hipótesis cladística. Esto implica que, partiendo de un ancestro omnívoro para la subfamilia Caninae, los árboles parsimoniosos promueven dos cambios a la condición carnívora: uno en el clado de los lobos (después del evento de especiación de *Canis adustus*) y otro en el linaje que conduce a las especies holárticas del género *Vulpes*.

La hipótesis probabilística plantea una estimación similar, pero como el perro venadero (SVE) queda por fuera del clado de los lobos y el zorro de Rüppell queda dentro de las especies holárticas del género *Vulpes*, la historia cambia levemente. Por el lado de las especies holárticas ambos métodos coinciden en proponer un cambio al estado carnívoro en el linaje que conduce a las especies holárticas. Posteriormente los Modelos Markovianos Continuos en el Tiempo no son claros en indicar qué es lo que pasa en el clado del zorro de Rüppell (VRU) y el zorro rojo (VVU), mientras que la reconstrucción parsimoniosa establece claramente que el nodo 28 es carnívoro, y que por ende lo que está ocurriendo es una reversión en el linaje que conduce a *Vulpes Rueppelli* (este problema será retomado cuando se aborde la codificación multiestado). Ambos métodos vuelven a coincidir en explicar la carnivoría del perro venadero (SVE) como una ganancia independiente del rasgo dentro de los cánidos suramericanos. Pero en cuanto al clado de los lobos, la reconstrucción parsimoniosa no permite decidir si la carnivoría en este clado se explica con dos ganancias o con una ganancia y una pérdida, mientras que los Modelos Markovianos Continuos en el Tiempo le dan mayor probabilidad a la hipótesis de la pérdida; es decir, la historia más probable es que el linaje de los lobos adquirió la condición carnívora que se mantuvo en todos los clados menos en el chacal rayado (CAD), donde se perdió.

Como puede verse, la reconstrucción de las estrategias alimentarias según la codificación II cuenta con una explicación más simple bajo los árboles parsimoniosos, lo que se ve reflejado en la evaluación de las tasas de cambio. Tanto la reconstrucción parsimoniosa como los Modelos Markovianos Continuos en el Tiempo tendieron a mostrar que la tasa de cambio no es muy alta, y que por ende los cánidos vivientes tienden a permanecer en el estado omnívoro desde que la carnivoría no haya sido adquirida. No obstante, los gráficos de Cambio y Estasis mostraron que el consenso bayesiano da lugar a más tipos de cambio, y los Modelos Markovianos Continuos en el Tiempo indicaron que las tasas de cambio eran más altas para este arreglo filogenético.

El panorama es más claro bajo la codificación III, aún cuando la variación topológica también suscite explicaciones diferentes. La reconstrucción parsimoniosa coincide con los Modelos Markovianos Continuos en el Tiempo en proponer dos ganancias independientes de hipercarnivoría bajo la hipótesis cladística, una para los cánidos con talón cortante y otra para el lobo gris (CLU); de la misma manera coinciden en proponer tres ganancias independientes de la hipercarnivoría bajo la hipótesis probabilística, que son las mismas vistas en la hipótesis anterior, sólo que se requiere de una ganancia extra para el perro venadero (SVE) que en esta topología se encuentra agrupado junto con los cánidos suramericanos. Aún teniendo en cuenta esta diferencia, todas las aproximaciones indicaron que la tasa de cambio era baja, y que por ende los cánidos vivientes tienden a conservar dietas no hipercarnívoras.

La evaluación de la codificación multiestado (I) fue bastante consistente con la información anterior, pero permitió revisar con más detalle algunos aspectos. La historia evolutiva de las estrategias alimentarias bajo la hipótesis cladística fue bastante congruente bajo la reconstrucción parsimoniosa y el Mapeo

Estocástico de Caracteres. Esta estimación implica que, partiendo de un ancestro omnívoro para la subfamilia Caninae, ocurren dos ganancias independientes de insectivoría dentro de la tribu Vulpini; dos ganancias independientes de carnivoría, una dentro de Canini y otra dentro de Vulpini; y dos ganancias independientes de hipercarnivoría dentro de la tribu Canini. Las ganancias de carnivoría e hipercarnivoría se corresponden con las descritas en las codificaciones binarias; las ganancias de insectivoría ocurren una en el zorro orejudo (OME) y otra en una porción de zorros del género *Vulpes* que ocurre en el Norte de África y Oriente Medio.

Por el contrario, la hipótesis probabilística produjo inconsistencias bajo las dos aproximaciones analíticas implementadas. La reconstrucción parsimoniosa reporta una porción ambigua dentro del clado de los lobos, pero las probabilidades marginales del Mapeo Estocástico de Caracteres contradicen esta la estimación de estados ancestrales en esos y otros nodos, favoreciendo considerablemente los cambios hacia las ramas terminales de la filogenia. Esto produce un panorama más complejo de ganancias independientes y pérdidas en ramas terminales y basales. Es lo que ocurre por ejemplo con la susodicha relación entre el zorro rojo (VVU) y el zorro de Rüppell (VRU) pues acá, como en los Modelos Markovianos Continuos en el Tiempo, la probabilidad marginal favorece al estado omnívoro en el nodo 28, sugiriendo una ganancia de insectivoría para *Vulpes Rueppelli* y una ganancia de carnivoría para *Vulpes vulpes*; dado que lo más probable es que el ancestro que ambos compartieron con el Corsac (VCO) haya sido carnívoro, en algún punto tal estado tuvo que haberse perdido para que su ancestro más cercano fuese omnívoro, aún cuando ninguno de ellos (VRU, VCO, VVU) presente este estado de carácter. Aunque en varias de estas estimaciones las probabilidades marginales sean bajas, lo que el mapeo estocástico está indicando es que la probabilidad de cambio en múltiples ramas puede dar lugar a historias evolutivas probables que no son compatibles con la mínima cantidad de cambios entre estados.

Esto se evidencia en la evaluación de tasas evolutivas, donde tanto los gráficos de Cambio y Estasis como el mapeo estocástico mostraron múltiples inconsistencias que, aunque leves, son indicativas de unas tendencias de cambio muy diferentes. Adicionalmente, la tasa de cambio de la dieta fue mucho más alta para el consenso bayesiano que para los árboles parsimoniosos. Sin embargo, cierta información es congruente, como que la filogenia tiende a permanecer más tiempo en la omnivoría y la carnivoría, dos estados de carácter que tienden a ser generalistas (especialmente la omnivoría). Pensando en el panorama más simple para explicar la evolución de la dieta sobre el consenso bayesiano, el Mapeo Estocástico de Caracteres sugiere que tanto la insectivoría como la hipercarnivoría deben aparecer cuando menos cuatro veces, y la carnivoría siete. Como pudo constatarse con las codificaciones binarias, la hipótesis cladística aporta un contexto evolutivo más simple para explicar la evolución de las estrategias alimentarias en los cánidos vivos. Esta incertidumbre topológica hace que sea más difícil rastrear las estrategias alimentarias a lo largo de la historia evolutiva de los cánidos vivos, pero como se verá más adelante (Sección 6.3.3.), constituye una ventaja a la hora de evaluar el soporte de la relación evolutiva de este

rasgo con la socialidad, pues se consideran escenarios evolutivos con tendencias de cambio diferentes para responder la misma pregunta.

Pero aún con inconsistencias a bordo, estos resultados dan pie para una revisión más detallada de algunos aspectos. Todas las estimaciones indican consistentemente que el ancestro común de los cánidos vivos fue omnívoro, lo cual es consecuente con la idea de que a través de su historia evolutiva, los cánidos han partido de formas pequeñas y generalizadas desde las cuales pueden evolucionar en direcciones tanto hipocarnívoras como hipercarnívoras, mostrando una notable flexibilidad en sus adaptaciones a diferentes dietas y presas (Wang & Tedford 2007). De hecho el primer grupo conocido en radiar de la subfamilia Caninae fue *Leptocyon*, un género de zorros poco conspicuos y tamaño reducido, que exhibió rasgos poco especializados en su morfología (Wang *et al.* 2004a). Los resultados indicaron que los cánidos vivos tienden a permanecer en omnivoría y carnivoría, los estados de carácter en donde las tasas de cambio solieron ser más altas, en términos tanto de ganancias como de pérdidas. Esta tendencia de conservar hábitos alimentarios generalistas facilita la adaptabilidad que caracteriza al grupo, pues desde este punto es más factible que la evolución dé lugar a dietas más especializadas, dependiendo de las oportunidades (Wang & Tedford 2007). Los generalistas tróficos, como los omnívoros y mesocarnívoros, tienen estructuras corporales menos especializadas que las de aquellos que dependen de fuentes de alimento más exclusivas (Maier 2001), lo cual es consistente también con los resultados morfogeométricos discutidos atrás. Esto les da una ventaja selectiva a los cánidos pues, en medios inestables, los generalistas tróficos tienen más probabilidades de sobrevivencia que los especialistas, dado que los primeros pueden pasar a explotar distintos recursos alimentarios ante fluctuaciones en la disponibilidad de alimento (Maier 2001).

Esta plasticidad ecológica, es decir, la capacidad que tienen los generalistas de adaptarse a las fluctuaciones en la disponibilidad de alimento y colonizar nuevos hábitats (Maier 2001), no es una novedad en la historia de los cánidos pues las otras dos subfamilias parecen haber seguido un patrón similar. La radiación inicial, Hesperocyoninae, contó con especies pequeñas a medianas cuyas dietas variaron desde la mesocarnivoría a la hipercarnivoría; fue sucedida por Borophaginae, un abundante conglomerado de especies norteamericanas que albergó hipocarnívoros, mesocarnívoros e hipercarnívoros, con tendencias a la durofagia (Van Valkenburgh *et al.* 2003). De esta manera, uno de los rasgos más notables en la historia evolutiva de los cánidos es su repetida tendencia a evolucionar formas tanto hipocarnívoras como hipercarnívoras, donde las primeras fueron más comunes en Borophaginae y aparentemente ausentes en Hesperocyoninae (Wang *et al.* 2004a). Las dietas insectívoras dentro de los Caninae no muestran una correspondencia muy alta con denticiones hipocarnívoras, quizá por los hábitos oportunistas de las especies que las exhiben; no obstante, los análisis morfogeométricos indicaron que sus formas estaban lo suficientemente diferenciadas como para distinguirlos de otros gremios alimentarios. Ambas topologías indican que la insectivoría ha aparecido varias veces dentro de zorros de pequeño tamaño de la tribu Vulpini, aunque la hipótesis probabilística genera un número mayor de convergencias que la cladística. Esto es así

porque el consenso bayesiano divide a los zorros de *Vulpes* que se distribuyen más hacia el Norte de África y Oriente Medio, región donde se concentra la insectivoría en este género; mientras que los árboles parsimoniosos tienden a agruparlos en un mismo clado. De esta manera, las estrategias carnívoras dentro de la tribu Vulpini están ligadas a las especies holárticas del género *Vulpes*, mientras que la insectivoría tiende a ocurrir en las especies de este mismo género que habitan en el Norte de África y Oriente Medio. La otra especie viviente insectívora pertenece al género *Otocyon* y habita mucho más al sur de África, donde ocurre con el zorro chama (VCH), siendo los únicos miembros de la tribu Vulpini que se distribuyen en esta región del planeta. Aunque estas dos especies (OME y VCH) comparten una región considerable de su distribución (en el extremo sur del continente africano), el zorro orejudo (OME) alcanza regiones al norte donde el zorro chama (VCH) no ocurre; es posible que sus diferencias en las preferencias alimentarias disminuya las presiones competitivas de estas dos especies en el sur de África, dado que *Vulpes chama* es omnívoro. Está por verse si la insectivoría del zorro orejudo (OME) tiene algo que ver con su área de distribución más amplia con respecto a la del zorro chama (VCH), pero estas diferencias geográficas en las estrategias alimentarias para los miembros de la tribu Vulpini podría estar relacionada con la disponibilidad de recursos en estas regiones y con la competición, tanto intraespecífica como interespecífica.

Por otro lado, la hipercarnivoría sí ha evolucionado en las tres subfamilias de cánidos (Wang *et al.* 2004a). La evolución de esta preferencia alimentaria tan especializada se encuentra asociada con un incremento en el tamaño y con diversas adaptaciones craneodentales, entre las cuales se cuenta el talón cortante como una de las más conspicuas (Van Valkenburgh & Koepfli 1993). Como esta estructura ha evolucionado varias veces dentro de los mamíferos (por ejemplo en los órdenes Creodonta, Marsupialia y por lo menos seis veces en Carnivora, en las familias: Nimravidae, Mustelidae, Viverridae, Ursidae, Amphicyonidae y Canidae), se cree que su aparición es debida a una selección fuerte por habilidades relacionadas con el corte eficiente de carne. Este patrón iterativo respaldaría la reconstrucción derivada del consenso bayesiano, ya que el talón cortante del perro rojo (CAL), el perro salvaje africano (LPI) y el perro venadero (SVE) vendría siendo más resultado de una convergencia funcional que de ancestría común (Van Valkenburgh 1991). No obstante, un talón cortante completamente desarrollado no es requisito *sin equa non* de hipercarnivoría, ni inhabilita la aparición de sus rasgos concomitantes (Van Valkenburgh 1991; Van Valkenburgh & Koepfli 1993). Esto se evidencia fácilmente mediante la observación de los cánidos hipercarnívoros vivos, donde el lobo gris (CLU) presenta un tamaño considerable pero no un talón cortante completamente desarrollado, mientras que el perro venadero (SVE) sí cuenta con un talón cortante completamente desarrollado pero apenas alcanza un tamaño mediano. En este sentido, pueden existir múltiples vías para desarrollar adaptaciones hipercarnívoras, en donde cada convergencia puede reflejar un conjunto de adaptaciones similares, pero que no tienen que ser idénticas. De esta manera la ocurrencia de un ilimitado número de convergencias se vería reducida, pues al menos ciertos conjuntos de adaptaciones podrían ser resultado de ancestría común. Esto es más consecuente con la reconstrucción derivada de los árboles parsimoniosos, que

ofrece un panorama más simple para entender la evolución de la hipercarnivoría; de hecho, no es la primera vez que la aparición del Talón Cortante en los cánidos vivos es explicada a partir de una única ganancia (Muñoz-Durán 2011).

Al comparar a los Caninae con otras subfamilias de cánidos, o incluso a toda la familia Canidae con otras familias de mamíferos, se pueden reconocer ejemplos adicionales relacionados con las múltiples vías mediante las cuales se puede alcanzar la hipercarnivoría. Tan sólo dentro del orden Carnivora se han podido postular varias categorías de especialización a la hipercarnivoría, que comprenden formas tan especializadas como los colmillos dientes de sable, hasta formas con un grado de especialización menor, como los cánidos de la subfamilia Hesperocyoninae (Holliday & Steppan 2004). Al comparar los cánidos con familias como Nimravidae, Felidae o Hyaenidae se puede reconocer que, a pesar de su repetida tendencia de evolucionar hacia la hipercarnivoría, parecen nunca haberse especializado tanto como esos grupos (Van Valkenburgh 1991; Van Valkenburgh & Ruff 1987). La selección parece haber favorecido la retención de al menos pequeños molares postcarnasiales en cánidos, tal vez por su utilidad en la trituración de huesos pequeños y la maceración de alimentos diferentes a carne de vertebrados cuando las presas escasean, o también como consecuencia de otro tipo de demandas sobre la función craneal. De hecho se ha llegado a proponer que esta retención refleja restricciones filogenéticas, pero la existencia de al menos tres especies (*Speothos venaticus*, *Mesocyon geringensis*, *Enhydrocyon crassidens*) con reducciones considerables en su dentadura postcarnasial hacen que esta hipótesis sea poco plausible (Van Valkenburgh 1991). Además de la dentadura postcarnasial, los cánidos presentan caninos y mordidas menos fuertes que hienas y felinos, reflejando también adaptaciones menos especializadas a la hipercarnivoría (Van Valkenburgh & Ruff 1987). De hecho, la comparación de cánidos recientes con grupos extintos deja ver que los primeros parecen estar menos equipados para los hábitos hipercarnívoros (Andersson 2003). Aunque la historia evolutiva de los cánidos deje ver que la hipercarnivoría ha aparecido por múltiples vías, la retención de adaptaciones generalistas por parte de este grupo es notable, lo cual puede explicar parcialmente las bajas tasas de cambio hacia la hipercarnivoría detectadas en los análisis y la aparición tardía de este rasgo sobre las dos topologías en las que fue mapeado.

De manera similar, la hipercarnivoría tiende a aparecer tarde en la historia de la subfamilia Borophaginae. En el Mioceno tardío este grupo era el depredador caniforme dominante en Norte América, tras reemplazar a la familia Amphicyonidae y a los osos de la subfamilia Hemicyoninae, quienes a su vez habían reemplazado a los cánidos de la subfamilia Hesperocyoninae unos diez millones de años atrás. Esta es la única subfamilia de cánidos en la que la hipercarnivoría ocurre relativamente temprano en la historia del linaje, gracias a que los hipercarnívoros previamente dominantes se encontraban en declive o ya extintos. Entre tanto, la hipercarnivoría en Borophaginae y Caninae no apareció hasta mucho después porque otros grupos sostuvieron los roles de grandes hipercarnívoros por una buena porción del Mioceno (Finarelli 2007; Wang *et al.* 2004a). Parece que la mayor parte del tiempo sólo una especie poseedora de talón cortante ha habitado algún continente en un tiempo

determinado. En algunos casos la evolución y subsecuente declive de tales especies se asocia a cambios significativos en la composición de la fauna carnívora (Van Valkenburgh 1991). Este patrón complementario de diversidad en varios clados sugiere que el surgimiento de taxones hipercarnívoros refleja más un reemplazamiento oportunístico que un desplazamiento competitivo por parte de los grupos dominantes (Finarelli 2007; Radinsky 1982; Van Valkenburgh 1991, Van Valkenburgh 1999; Wang *et al.* 2004a). De esta manera, existen límites en el número de especies hipercarnívoras dentro de una comunidad, lo cual puede evidenciarse en la subfamilia Caninae, como se explica a continuación. Geográficamente, el lobo gris (CLU) es holártico, el perro salvaje (LPI) es africano, el perro venadero (SVE) es suramericano y el perro rojo (CAL) es asiático; en el presente ninguna de estas especies coexiste con otra, exceptuando una leve superposición entre el lobo gris (CLU) y el perro rojo (CAL) en Asia (Van Valkenburgh 1991). Esto es muestra de que la competición intragremial entre los taxones hipercarnívoros es fuerte, y parece haber sido incluso más intensa en el pasado (Wang *et al.* 2004a).

Pero como se ha señalado antes, otros grupos dentro del mismo orden Carnivora son mucho más especializados y cuentan con adaptaciones craneales y postcraneales que les confieren notables ventajas competitivas sobre linajes menos especializados como el de los cánidos (Andersson 2003). ¿Qué factores promueven entonces la aparición de una estrategia tan demandante como la hipercarnivoría en un grupo tan poco especializado como el de los cánidos? Parte de la respuesta puede estar relacionada con el comportamiento social.

6.3.2. Socialidad

La estimación de estados ancestrales para el comportamiento social según la codificación II presentó algunas inconsistencias bajo las dos aproximaciones implementadas (Parsimonia y Modelos Markovianos Continuos en el Tiempo) sobre la hipótesis cladística; no obstante, una historia más clara puede extraerse de la observación de los resultados en conjunto. Ambos métodos presentan un ancestro solitario en la subfamilia Caninae, desde donde los árboles parsimoniosos promueven al menos cinco cambios a la condición familiar. Uno de ellos ocurre en el zorro orejudo (OME), otro en el clado de los lobos y otro en el fénec (VZE); si bien es cierto que la reconstrucción por MRCA plantea débilmente en este último caso que el nodo 28 es familiar (indicando que no hay ganancia en *Vulpes zerda* sino una pérdida en *Vulpes cana*), tanto Parsimonia como el contraste de modelos coinciden consistentemente en asignar el estado solitario a este nodo, por lo que la hipótesis de una ganancia en la rama que conduce al fénec (VZE) es más plausible. La reconstrucción parsimoniosa no puede resolver si la familiaridad en las especies holárticas del género *Vulpes* se explica con dos ganancias independientes dentro de este linaje, o con una ganancia en la base del mismo y una pérdida posterior en la rama que conduce al zorro ártico (VLA). No obstante, los modelos markovianos tienden a favorecer la opción de la pérdida, por lo que constituye la hipótesis más probable para explicar la evolución de la familiaridad en la historia de este linaje.

La hipótesis probabilística plantea un escenario con más convergencias y reversiones. Se mantienen las ganancias independientes en las ramas terminales que conducen a *Otocyon megalotis* y *Vulpes zerda* (aunque la reconstrucción por MRCA de los modelos markovianos vuelven a sugerir una reversión para *Vulpes cana* en este último caso), y se le suma la de *Speothos venaticus*. La familiaridad en el clado de los lobos vuelve a explicarse con una ganancia en la base de la historia del linaje. Otra ganancia ocurre en el linaje que conduce a las especies holárticas del género *Vulpes* incluyendo al zorro de Rüppell (VRU), quien parece ser solitario por una pérdida de la condición familiar (los modelos markovianos no pueden estimar consistentemente el estado de carácter en este nodo, así que se asume la hipótesis más simple a partir de la reconstrucción parsimoniosa). La condición solitaria del zorro ártico (VLA) es consistentemente explicada por una reversión en la rama terminal de este taxón.

A pesar de las diferencias leves, ambos métodos coinciden en mostrar que la tasa de cambio no es muy alta, y que por ende los cánidos vivos tienden a permanecer en el estado solitario desde que la familiaridad no haya sido adquirida. El consenso bayesiano generó tasas de cambio más altas que los árboles parsimoniosos, pero en general ambos métodos indicaron que la tasa de cambio fue más alta para la familiaridad que para la carnivoría, sugiriendo que hay más probabilidades que un cánido explore evolutivamente con el comportamiento social que con dietas fuertemente ligadas al consumo de carne de vertebrados.

Las reconstrucciones parsimoniosas sobre la codificación III en ambas topologías presentan ambigüedades, pero los modelos markovianos tienden a resolverlas consistentemente. En este sentido, la hipótesis más plausible para explicar la evolución de la socialidad bajo los árboles parsimoniosos consiste en las ganancias independientes del rasgo en el lobo gris (CLU), el lobo etíope (CSI) y el linaje que conduce a los cánidos con talón cortante (CAL, LPI, SVE). Lo mismo aplica para el consenso bayesiano, en cuyo caso ocurre una ganancia independiente adicional, la del perro venadero (SVE). La tasa de cambio hacia estrategias altamente sociales no es muy alta pero, consistente con la codificación II, estos resultados sugieren que la tasa de cambio de comportamientos solitarios a sociales es más alta que la tasa de cambio de hábitos omnívoros a hipercarnívoros.

La evaluación de la codificación multiestado (I) fue bastante consistente con la información anterior, pero permitió revisar con más detalle algunos aspectos. Al considerar los tres estados de carácter, el mapeo estocástico no mantuvo la explicación convergente de la socialidad en el clado de los lobos para la hipótesis cladística. En vez de esto, le da más apoyo a la reconstrucción parsimoniosa que propone una pérdida y dos ganancias. Las ganancias de familiaridad se corresponden con las descritas en las codificaciones binarias, así como la reversión en el zorro ártico (VLA).

Lo mismo ocurrió para la hipótesis probabilística, sumando la ganancia extra en el perro venadero (SVE) y la reversión extra en el zorro de Rüppell (VRU). Entre tanto, la reconstrucción parsimoniosa del comportamiento social en el

clado de los lobos fue bastante conflictiva. Un aspecto en el que difieren mucho ambos métodos es que la reconstrucción parsimoniosa resuelve consistentemente que el estado solitario en el zorro ártico (VLA) se explica con una reversión, mientras que el mapeo estocástico sugiere que la pérdida realmente ocurre en el linaje que conduce a *Vulpes lagopus*, *Vulpes macrotis* y *Vulpes velox*, con una ganancia posterior a la bifurcación del zorro ártico (VLA). Aunque en varias de estas estimaciones las probabilidades marginales sean bajas, lo que el mapeo estocástico está indicando es que la probabilidad de cambio en múltiples ramas puede dar lugar a historias evolutivas probables que no son compatibles con la mínima cantidad de cambios entre estados.

De nuevo, la incertidumbre topológica hace que sea más difícil rastrear el comportamiento social en la historia de los cánidos vivos, pero aporta más contextos evolutivos para evaluar la estabilidad de su interacción con la dieta (Sección 6.3.3.). Las tasas evolutivas del mapeo estocástico confirmaron que la tendencia a permanecer en estados como el solitario o el familiar es más alta que la tendencia a cambiar, y que estos cambios son más probables entre los hábitos solitarios y los medianamente sociales. Aunque la socialidad no exhiba efectos de especialización morfológicos conspicuos como ocurre con la dieta, no implica que estos efectos no existan. Los cánidos son inusuales entre los mamíferos por presentar características como monogamia, monoestros, falso embarazo en hembras que no conciben, inclusión de descendientes en la unidad social, supresión reproductiva de los subordinados, producción de crías altriciales y cuidado parental por parte de otros miembros del grupo, incluyendo los machos (Asa 1997). Muchas de estas características mantienen la unidad social y son ventajosas pues permiten incrementar la eficiencia en el acceso al alimento, el éxito reproductivo y la supervivencia (Macdonald *et al.* 2004); no obstante, estas características también pueden ser costosas para los individuos que cooperan. Por ejemplo, la supresión reproductiva puede ser ventajosa para evitar la endogamia dentro del grupo, pero al concentrar el apareamiento en los individuos dominantes, los tamaños efectivos poblacionales se ven reducidos (Asa 1997; Maier 2001). Este y otros fenómenos como el efecto Allee, la actividad migratoria y la competencia intragrupal, pueden hacer que las especies sociales sean particularmente vulnerables a procesos de extinción (Courchamp *et al.* 1999; Macdonald 1983; Macdonald *et al.* 2004; Muñoz-Durán 2002, Muñoz-Durán 2010; Van Valkenburgh 1999). Esto ayuda entender por qué los cánidos vivos mostraron una baja tendencia a evolucionar comportamientos altamente sociales.

Todas las estimaciones indican consistentemente que el ancestro común de los cánidos vivos fue solitario, pero que la tendencia a evolucionar comportamientos sociales es aún más alta que la de desarrollar estrategias carnívoras. En principio podría pensarse que esta tendencia también estuvo presente en las otras dos subfamilias de cánidos, pero esta idea ha sido objeto de debate. Se ha propuesto que aquellos cánidos fósiles que exhiban adaptaciones similares a las de los cuatro hipercarnívoros vivos también debieron haber tenido esta preferencia alimentaria y, más aún, que también debieron haber sido cazadores grupales (Van Valkenburgh & Koepfli 1993). No obstante, al comparar algunos rasgos post-craneales y de anatomía cerebral externa de los cánidos recientes con los de fósiles, se generan dudas con

respecto a que los últimos hayan presentado organizaciones altamente sociales (Van Valkenburgh *et al.* 2003; Wang 1993). Es más, las especies de la subfamilia Borophaginae se asemejan a las hienas en su anatomía craneodental y esqueleto relativamente robusto, lo que ha llevado a proponerlos más como carroñeros que como cazadores. Los carroñeros no afectan tanto la evolución de los animales que se comen como los cazadores, lo que les daría a los Borophaginae un papel menos importante en la ecología y evolución de sus respectivas comunidades (Van Valkenburgh *et al.* 2003). El reconocimiento de la cacería cooperativa en los cánidos extintos es fundamental para entender la coevolución de los cazadores y sus presas, pero como el comportamiento no es preservado en el registro fósil, debe inferirse indirectamente mediante el estudio de la anatomía y los patrones de historia de vida de otros taxones relacionados (Andersson 2005; Berger *et al.* 2001; Van Valkenburgh *et al.* 2003a; Wang & Tedford 2007). Un paso clave para aproximarse a la cacería cooperativa de los cánidos fósiles consiste en determinar si las estrategias alimentarias y el comportamiento social se encuentran relacionados evolutivamente en las especies recientes.

6.3.3. Dieta y socialidad

Todos los métodos utilizados sobre las diferentes hipótesis filogenéticas dieron evidencia a favor de la evolución correlacionada entre las estrategias alimentarias y el comportamiento social. Estos resultados corroboran la hipótesis de que la cooperación ha jugado un papel importante en la evolución de la cacería de los cánidos recientes (Muñoz-Durán 2002; Van Valkenburgh *et al.* 2003). A pesar de que los resultados son altamente consistentes, algún autor podría desvirtuarlos basándose en un número reducido de cambios sobre la filogenia que promovería la confusión entre una correlación evolutiva y una coincidencia. No obstante, esta crítica pierde importancia por varias razones que se exponen a continuación.

En términos estadísticos, esta crítica denuncia la sensibilidad de las pruebas de evolución correlacionada a errores tipo I; curiosamente, está más documentada la sensibilidad de estas pruebas a errores tipo II cuando la cantidad de cambios es baja, especialmente la Prueba de Cambios Concentrados (Lorch & Eadie 1999). El efecto que esto tiene es que la prueba tenderá a aceptar la hipótesis nula descartando la evolución correlacionada, lo que no ocurrió aquí ni con la prueba de cambios concentrados ni con ninguno de los otros métodos utilizados. Aunque los modelos markovianos no han sido explícitamente denunciados por su sensibilidad a incurrir en errores tipo II, al proponer el método Pagel (1994) reconoce que en algunos casos la falta de correlación puede deberse a la presencia de un número reducido de eventos sobre la filogenia para estimar los parámetros, lo cual es está más relacionado con errores tipo II que con errores tipo I. Con el mapeo estocástico la probabilidad de incurrir en este tipo de problemas se disminuye gracias a la posibilidad de trabajar con caracteres multiestado, ya que esto incrementa la cantidad de eventos evolutivos sobre los cuales se prueba la evolución correlacionada. Con el mapeo estocástico no sólo se verificó la asociación evolutiva de los dos rasgos analizados, sino que también se corroboró la asociación entre estados específicos que había sido abordada mediante las variantes binarias probadas

con los Modelos Markovianos Continuos en el Tiempo y la Prueba de Cambios Concentrados.

Esta crítica se basa en la cantidad de cambio mapeado sobre la filogenia, lo cual está ligado a la reconstrucción de estados ancestrales que sólo afecta a la Prueba de Cambios Concentrados, ya que los modelos markovianos no emplean reconstrucciones y, aunque el mapeo estocástico sí, no se basa en ellas. Si Parsimonia reconstruye escenarios de poco cambio sobre una filogenia, estos escenarios afectarán particularmente a la Prueba de Cambios Concentrados, no a los otros dos métodos.

En los Modelos Markovianos Continuos en el Tiempo se compara un modelo dependiente más parametrizado que uno independiente menos parametrizado, donde las reconstrucciones no tienen que ver nada con la estimación. Si los rasgos evaluados sobre la filogenia presentan eventos insuficientes para alimentar los parámetros, difícilmente el modelo más parametrizado (dependiente) prevalecerá sobre el modelo menos parametrizado (independiente), ya que tanto la evaluación frecuentista (Prueba de Cocientes de Verosimilitud) como la bayesiana (Factores Bayesianos) penalizan la sobreparametrización. Esto daría evidencia en contra de la evolución correlacionada, lo que no ocurrió en este trabajo ni con las exploraciones efectuadas con Máxima Verosimilitud ni con las inferencias efectuadas mediante métodos markovianos. Quizá por esto Pagel (1994) reconoce que la evolución correlacionada tenderá a rechazarse cuando se prueba sobre problemas pequeños, pero esta restricción fue considerablemente superada cuando se propuso la versión bayesiana de este método (Lutzoni & Pagel 1997). Los métodos bayesianos permiten entender las fuentes de incertidumbre topológica y abordar la incertidumbre de mapeo (Ronquist 2004), lo que desliga su efectividad de escenarios únicos de cambio. Adicionalmente en este trabajo se evaluó la credibilidad posterior del modelo de saltos reversibles sobre la evolución correlacionada, que castiga continuamente la sobreparametrización al anidarse en submodelos significativos de pocos parámetros. Esto incrementa la explicatividad de la variación en el set de datos (Lewis 1998) y, al seguir favoreciendo al modelo dependiente, aumenta la confianza de los resultados obtenidos con las demás aproximaciones.

El Mapeo Estocástico de Caracteres reconstruye en cada iteración un escenario de cambio diferente congruente con los datos, considerando a nodos y entrenudos como regiones susceptibles de cambio sobre diferentes topologías. De esta manera, la cantidad de escenarios evolutivos con múltiples distribuciones de cambio sobre los cuales se prueba la evolución correlacionada se incrementa notablemente, y el impacto de una reconstrucción específica de estados ancestrales es mínimo. Si la información disponible fuese insuficiente para detectar correlaciones evolutivas, una porción de esos escenarios evolutivos fallaría en detectar la asociación entre los rasgos, lo que se vería reflejado en los resultados de las pruebas.

La crítica también puede plantearse en términos de que cualquier correlación estadística exige un elevado número de datos para poder hacer una inferencia, pero aún así los resultados de este trabajo no deberían verse desvirtuados. Por

un lado, esta no es una correlación común ya que tiene en cuenta la distribución de datos a lo largo de una filogenia, de manera que no sólo cuenta el número de cambios; nótese además que el número de cambios no equivale al número de datos en las aproximaciones que no se basan en reconstrucciones. Adicionalmente, cuando una prueba de correlación se alimenta de pocos datos, hay alternativas que permiten aprovechar la información disponible sin tener que desechar la pregunta de investigación. Entre esas alternativas se encuentran las simulaciones, las cuales fueron implementadas en este trabajo de diferentes formas. Bajo la Prueba de Cambios Concentrados se utilizaron tanto conteos exactos como simulaciones, y en este último caso se implementaron las reconstrucciones tanto de MAXSTATE como de MINSTATE. En los Modelos Markovianos Continuos en el Tiempo no sólo se aplicaron iteraciones a las exploraciones con Máxima Verosimilitud, sino que la relevancia de las simulaciones es clara al utilizar las aproximaciones markovianas con las que se ejecutaron los análisis confirmatorios de este trabajo; en cada iteración se actualiza la probabilidad posterior y se depuran los parámetros con los que se realizan las estimaciones. El Mapeo Estocástico de Caracteres también es una aproximación markoviana, así que goza de los beneficios de las simulaciones. De hecho, esta aproximación saca mucho provecho de las simulaciones pues en cada iteración reconstruye una historia evolutiva consistente con los datos, y al final reporta un resultado a partir del resumen de todas las historias reconstruidas. Dado que no sabemos cómo fue la historia, esta aproximación es limpia al no asumir ninguna reconstrucción como verdadera. Sólo una historia es verdadera entre millones de hipótesis posibles y este método, en vez de desconocer esta incertidumbre, hace una abstracción cuantitativa del problema para detectar un patrón que sea consistente con la información disponible y que contemple una porción considerable de todas esas historias altamente probables.

Por otro lado, esta crítica tiene un alto tinte frecuentista. La preocupación por un elevado número de datos para hacer inferencias es relevante bajo este paradigma estadístico, ya que su concepto de probabilidad se basa en eventos susceptibles de repetición (Carreño-Serra 2006). Pero este trabajo hace uso de varias aproximaciones bayesianas, que además de contar con los beneficios que acarrearán las simulaciones, se basan en un concepto de probabilidad que está definido como una medida condicional de incertidumbre, involucrando tanto la variabilidad debida a los fenómenos bajo estudio como la variabilidad debida al conocimiento imperfecto que se tiene sobre ellos (Bernardo 2003; Martínez Abraín *et al.* 2008). Gracias a esto, la estadística bayesiana puede tomar decisiones hasta con un dato sin incurrir en violaciones que deslegitimen la estimación del valor de probabilidad, en tanto que la incertidumbre es tenida en cuenta para obtenerlo. Curiosamente, dentro de la misma estadística frecuentista se reconoce que una muestra muy numerosa, más que depurar la estimación del valor de probabilidad, puede aumentar las posibilidades de rechazar la hipótesis nula, aumentando las tasas de errores tipo I (Johnson 1999). Como se comentó atrás, un tamaño de muestra reducido tiene el efecto contrario y por ende se incrementa la probabilidad de incurrir en errores tipo II, pero curiosamente la crítica mencionada denuncia el efecto contrario.

Obsérvese que los métodos mencionados ofrecen alternativas diferentes para responder al mismo tipo de preguntas. Buscando escapar a sesgos metodológicos, este trabajo se sirvió de diferentes aproximaciones dentro de cada uno de esos métodos, empleados sobre varias topologías con diferentes estrategias de codificación que plantearon variados escenarios de cambio evolutivo; la evolución correlacionada fue corroborada en todos ellos, por lo que es altamente improbable que la asociación obtenida sea fruto de la coincidencia y no de un patrón. Finalmente lo que se buscan son esos patrones que permiten resumir fenómenos, ya que encontrar la verdad es virtualmente imposible y nada garantiza que el fenómeno haya quedado capturado en su totalidad (Lawton 1999). Las preguntas planteadas en este trabajo sólo pueden ser formuladas a corto plazo sobre especies vivientes, y los análisis de evolución de caracteres se efectuaron sobre 33 de las 35 que tienen los cánidos (las dos que faltaron no ofrecen mayores discrepancias a los patrones señalados por sus posiciones filogenéticas y rasgos de historia de vida), de manera que obtener un mayor número de datos es complicado. Involucrar especies de otras familias no es una buena opción pues las características de este modelo de estudio son muy particulares y se correría el riesgo de romper el patrón que se desea estudiar. Por eso el esfuerzo de este trabajo se concentra, más que en generar un mayor volumen de datos, en proponer una aproximación metodológica amplia.

La otra ventaja de la variedad metodológica implementada es que permite hacer la misma pregunta de diferentes formas y obtener información complementaria. La Prueba de Cambios Concentrados permite preguntar sobre la evolución correlacionada bajo una perspectiva de historias evolutivas, lo cual le da soporte a la relación entre dieta y socialidad teniendo en cuenta la trayectoria de cambio que tienen estos rasgos sobre las topologías. Tanto este método como los Modelos Markovianos Continuos en el Tiempo dieron evidencia a favor de la relación entre las dietas carnívoras con las tendencias grupales, y más aún, de las dietas hipercarnívoras con los comportamientos altamente sociales. El Mapeo Estocástico de Caracteres corroboró estas asociaciones y propuso además que el comportamiento solitario se encuentra asociado a la dieta omnívora, así como que los hábitos altamente sociales también se asocian a dietas carnívoras (aunque esto último sólo se encontró en el consenso bayesiano); Los comportamientos sociales que tienen una probabilidad muy baja de evolucionar con ciertas estrategias alimentarias variaron levemente entre topologías, pero coinciden en señalar que las preferencias omnívoras no suelen acompañarse de tendencias sociales, y así mismo que las dietas carnívoras no suelen acompañarse de comportamientos solitarios. En suma, es más probable ver hábitos omnívoros en cánidos solitarios, y con el aumento en la socialidad tienden a incrementar las preferencias carnívoras.

Ya la evaluación de las tasas de cambio había indicado que era más probable que surgiera el comportamiento social a que surgieran las preferencias carnívoras, pero además los modelos markovianos permitieron determinar ciertos patrones en la predisposición de cambios entre dieta y socialidad. Por una parte, el comportamiento social tiende a evolucionar antes que las estrategias carnívoras. Tradicionalmente se ha considerado que la ayuda para

cazar, matar y defender presas ha sido una presión selectiva que ha favorecido la vida en grupo (Andersson 1984; Fanshawe & Fitzgibbon 1993; Macdonald 1983). Sin embargo, esta presión selectiva no explica por qué algunas especies viven en grupo pero suelen cazar individualmente, como ocurre con varias especies de zorros (Macdonald 1983). Los beneficios de la socialidad no sólo están relacionados con la caza cooperativa, la defensa en contra de otros depredadores y la protección tanto del territorio como de las presas, sino también con el aprendizaje grupal, la división de labores, el cuidado de los enfermos, la selección de parentesco y el cuidado aloparental (Andersson 1984; Macdonald 1983; Macdonald *et al.* 2004). Estos beneficios llevan a pensar que, como sugieren los resultados de este trabajo, la socialidad pudo aparecer primero promovida por múltiples causas ajenas a las preferencias carnívoras, con lo que la caza cooperativa vendría siendo una consecuencia de la vida en grupo, más que su causa evolutiva (Fanshawe & Fitzgibbon 1993).

En principio, la evolución de la socialidad pudo haber sido favorecida por diversos factores. Por ejemplo pudo haber evolucionado en respuesta a enfermedades infecciosas, pues se ha encontrado que los patógenos se vuelven menos virulentos a mayores tasas de contacto social y que incrementos en la prevalencia de la enfermedad pueden inducir finalmente a una mayor socialidad del hospedero (Bonds *et al.* 2005). También pudo haberse visto favorecida por razones ecológicas como los patrones filopátricos, que pueden estar afectados por restricciones en las oportunidades de dispersión (como un hábitat adecuado, disponibilidad de parejas y competencia intraespecífica), la tolerancia intragrupal y diversos aspectos de la biología reproductiva, incluyendo los fisiológicos (Asa 1997; Bekoff 1977b; Bekoff *et al.* 1984; Macdonald *et al.* 2004; Moehlman & Hofer 1997). De la mano de estos patrones filopátricos viene un componente crucial para entender el surgimiento de la socialidad en cánidos: la dispersión y disponibilidad de recursos (Bekoff *et al.* 1984; Geffen *et al.* 1996; Macdonald 1983; Macdonald *et al.* 2004; Moehlman & Hofer 1997). De hecho, es posible que muchas ventajas relacionadas con la vida en grupo no tengan consecuencias directas sobre el comportamiento social, mientras que la dispersión de recursos (Vg. comida, agua, refugios) es fundamental en el espaciamiento y estructura de las sociedades de carnívoros, en tanto que pueden establecer límites en el tamaño de grupos y territorios donde la combinación de otras presiones selectivas opera (Macdonald 1983; Macdonald *et al.* 2004). Las especies de carnívoros que viven en áreas con poca disponibilidad de alimento tienen camadas pequeñas y viven en parejas o grupos reducidos, mientras que las especies que habitan en áreas donde la comida es abundante tienen camadas más grandes y viven en grupos más numerosos (Geffen *et al.* 1996; Macdonald *et al.* 2004). Esta idea explica por qué el tamaño grupal puede ser independiente del tamaño territorial, pues este último está más determinado por la dispersión de los parches de recursos, mientras que el primero está independientemente determinado por la heterogeneidad y riqueza de esos parches (Macdonald 1983; Macdonald *et al.* 2004). De esta manera, partiendo de un territorio mínimo defendible, hay dos posibilidades de formación grupal (Macdonald *et al.* 2004): a) contraccionismo y b) expansionismo. En el contraccionismo (a) se forma un grupo hasta que todos los miembros extra puedan ser apretujados en el mínimo territorio que soporte tan sólo una pareja (Vg. *Vulpes vulpes*, *Vulpes*

lagopus, *Cerdocyon thous*, *Nyctereutes procyonoides*); en el expansionismo (b) los beneficios de la vida en grupo pueden resultar tan ventajosos que justifica un incremento en el tamaño territorial (Vg. *Canis simensis*, *Canis lupus*, *Canis latrans*). El origen de diferentes estrategias sociales en los cánidos puede subyacer en patrones de distribución de recursos alimentarios que disminuyeron la necesidad de dispersarse, permitiendo a los lazos familiares persistir hasta la adultez y generando nuevos candidatos de selección, ahora más dirigida hacia la socialidad propiamente dicha (Macdonald 1983).

Una vez formados, los grupos tendrán ventajas ecológicas y de competición que les permitirá aprovechar de forma más eficiente recursos previamente inaccesibles. Con el tiempo, los individuos cooperadores incrementarán sus probabilidades de sobrevivencia y reproducción, aumentando la interdependencia de los miembros del grupo y, a largo plazo, incrementando la frecuencia de sus genes en la población. Es más, en algún punto estos organismos podrán ser seleccionados por su habilidad para interactuar como un todo coherente con su entorno, por lo que la cooperación no sólo habrá promovido la cohesión de estos individuos, sino que también les habrá otorgado a sus grupos cualidades superorganísmicas que eventualmente podrán dar lugar a nuevos niveles de organización. De esta manera se establecerá una retroalimentación entre los genes y la socialidad que les permitirá a los grupos cooperativos establecerse como unidades más altamente integradas y autónomas (Avil 1999; Macdonald 1983; Muñoz-Durán 2009). El establecimiento de la socialidad afecta las interacciones de los individuos con su entorno social y ecológico, teniendo como efecto la relajación, el reforzamiento o la generación de nuevas presiones de selección (Muñoz-Durán 2009). En este caso, el surgimiento del comportamiento social pudo haber relajado presiones selectivas sobre las adaptaciones morfológicas asociadas a las dietas carnívoras, optimizando el desempeño ecológico y el éxito evolutivo de los cánidos en términos del acceso a recursos que no estarían disponibles bajo un estilo de vida solitario (Avil 1999; Muñoz-Durán 2009).

Este escenario permite explicar por qué las preferencias carnívoras tienen más probabilidades de aparecer bajo sistemas de comportamiento social, mientras que los hábitos cooperativos pueden surgir en contextos de omnivoría, como lo sugieren los resultados de esta investigación. De hecho, en otros mamíferos se ha encontrado que la vida en grupo estimula nuevos comportamientos que les permite hacer un aprovechamiento más óptimo de su entorno, al presentar una mayor tendencia a superar la neofobia y a consumir alimentos nuevos en presencia de conespecíficos, lo cual es menos probable cuando están solos; una vez un alimento nuevo resulta aceptable, los animales se implican más en aquellos comportamientos que incrementan las probabilidades de encontrarlo nuevamente, con lo que los lazos grupales tenderían a fortalecerse (Maier 2001). Esto también ayudaría a entender por qué algunos cánidos con tendencias familiares presentan preferencias carnívoras aún cuando no dependen de la cacería cooperativa para obtener sus presas. En el caso de los cánidos con preferencias altamente carnívoras, la socialidad les otorga una solución alternativa para someter presas que no estarían disponibles si las cazaran individualmente, lo que sí pueden hacer otros carnívoros como los félidos (Muñoz-Durán 2002; Radinsky 1982).

De esta manera los progenitores de las dietas carnívoras pudieron haber comenzado como generalistas pequeños, pero luego la selección favoreció tamaños mayores y adaptaciones craneodentales más eficientes para el consumo de carne (Van Valkenburgh *et al.* 2004). Estas adaptaciones dieron lugar a estructuras altamente especializadas como el Talón Cortante, que les permitió a los cánidos con preferencias más carnívoras cortar carne con mayor rapidez. Semejante ventaja funcional parece haber tenido grandes impactos en la competencia intraespecífica, especialmente entre los individuos jóvenes, incrementando la presión selectiva sobre las estructuras especializadas. Esto también puede ser efectivo para otros grupos de carnívoros y además ayuda a explicar la evolución de estructuras especializadas semejantes en distintos momentos y bajo diferentes condiciones tanto ecológicas como ambientales, ya que el clima y las comunidades cambian, pero la competición entre jóvenes de la misma camada puede haber sido una fuerza más estable en el curso de la historia de los carnívoros. Esta fuerza selectiva intraespecífica será contrarrestada por la competencia interespecífica, pero favorecerá la evolución de grupos en una comunidad a través del reemplazamiento oportunístico de especies hipercarnívoras en declive (Van Valkenburgh 1991). Entre más especializado se vuelve un grupo, la presión por obtener un determinado tipo de alimento se vuelve más alta, con lo que las adaptaciones asociadas se hacen más conspicuas (Van Valkenburgh & Koepfli 1993). Esto va de la mano con los resultados de los análisis morfogeométricos.

Esta especialización morfológica tendrá también entonces impactos sobre el tamaño corporal. De hecho, se ha propuesto que este impacto se intensifica con la misma competencia intraespecífica entre individuos jóvenes de una misma camada y con el tamaño de las presas, como lo sugiere el patrón encontrado en mamíferos tanto herbívoros como carnívoros del Cenozoico en Norteamérica (Van Valkenburgh 1991; Van Valkenburgh *et al.* 2004). No obstante, aunque los cánidos más grandes tienden a vivir en grupos más numerosos que a su vez suelen cazar presas más grandes, el incremento en el tamaño corporal no implica automáticamente que exista caza cooperativa o consumo de vertebrados grandes (Geffen *et al.* 1996; Moehlman 1986; Moehlman & Hofer 1997). El tamaño corporal ha sido utilizado para entender la variación de los sistemas sociales en los cánidos, pero su aporte en realidad es bastante parcial (Geffen *et al.* 1996; Moehlman & Hofer 1997). Más aún, en muchos casos es la misma competencia quien suscita la selección de pautas alimentarias divergentes que favorecen variadas adaptaciones estructurales, por lo que la evolución comportamental puede preceder y guiar la evolución estructural (Maier 2001). De manera que, aunque existan ciertas restricciones energéticas que asocien al tamaño con la socialidad, es más probable que el comportamiento social haya favorecido la especialización estructural (incluyendo el tamaño) a través del éxito ecológico, a que innovaciones morfológicas hayan posibilitado el origen de la vida en grupo.

Este escenario está más acorde con los resultados de este trabajo y se soporta en conceptos recientes como el socioma y la acomodación fenotípica (Muñoz-Durán 2009; West-Eberhard 2005). Las modificaciones en el socioma (Muñoz-Durán 2009), entendido como un nivel en el que ocurren procesos evolutivos

complementarios a los que ocurren en el genoma, pueden llegar a afectar el genoma a lo largo de muchas generaciones, provocando cambios en las frecuencias génicas que a la larga alteran el fenotipo de los organismos y acarrear cambios morfológicos, fisiológicos y posiblemente comportamentales. Entre el genoma y el socioma se establece un ciclo de mutua afectación que se mantiene en el tiempo (Muñoz-Durán 2009), que en el caso de los cánidos permitiría explicar cómo la socialidad inicia favoreciendo a los individuos de un grupo en aspectos no relacionados con la caza cooperativa, pero tras un proceso de retroalimentación termina propiciando la preferencias carnívoras y, a largo plazo, adaptaciones morfológicas y comportamentales altamente especializadas como el Talón Cortante, el aumento de tamaño y la división de labores para hostigar, derribar y matar presas grandes. El concepto del socioma está íntimamente ligado a la hipótesis de la selección jerárquica, por lo que engloba propiedades emergentes a nivel de grupo y se hereda de manera epigenética. Por ser histórico y contexto – dependiente, el socioma es afectado por eventos y condiciones ambientales particulares en las que se desenvuelve el grupo. De modo que aún cuando el socioma puede variar aleatoriamente (similar a las mutaciones que ocurren en el genoma), también puede hacerlo de manera dirigida para resolver problemas específicos, así algunas variaciones luzcan erráticas en sus primeros estadios de desarrollo. De esta manera la evolución del socioma expresa atributos lamarckianos como la herencia de caracteres adquiridos y el efecto del uso y el desuso, ya que algunos grupos de organismos pueden modificar su comportamiento cuando las condiciones ambientales cambian y transmitir esta información a las siguientes generaciones mediante las interacciones de enseñanza y aprendizaje (Muñoz-Durán 2009). En este y otros aspectos, el concepto del socioma guarda cierta correspondencia con la acomodación fenotípica.

La acomodación fenotípica (West-Eberhard 2005) es el ajuste adaptativo, sin cambio genético, de aspectos variables del fenotipo tras un estímulo inusual que tiene lugar durante el desarrollo. La acomodación fenotípica puede facilitar la evolución morfológica al reducir los efectos negativos del cambio y al aportar un punto de partida para la adaptación. Es debida a respuestas adaptativas del desarrollo, de manera que las morfologías novedosas no resultan de variación azarosa sino que reflejan aspectos funcionales en alguna medida. Viene siendo entonces el primer paso en la evolución por selección natural, donde diferencias en la eficacia biológica de variantes del desarrollo genéticamente variables causan cambios en las frecuencias fenotípicas debidas a cambios en las frecuencias génicas. De esta manera, el concepto de la acomodación fenotípica reconoce que el cambio morfológico puede estar mediado por el comportamiento, que entre otras cosas es un mediador común del desarrollo normal esquelético y muscular al ser especialmente flexible en respuesta a eventualidades ambientales (West-Eberhard 2005). En los cánidos por ejemplo, un factor ambiental como la dieta carnívora facilitada por la cacería cooperativa y el uso intenso del cráneo y sus músculos son quienes finalmente contribuyen al desarrollo normal de la morfología típica de un individuo hipercarnívoro; sin estos estímulos, es bastante probable que las especies reconocidas por sus adaptaciones altamente carnívoras fallaran en expresar los rasgos que las caracterizan. Pero esta plasticidad adaptativa no sólo se expresa en huesos y músculos, sino también en muchos otros aspectos fenotípicos relacionados

tanto con la morfología en general como con la fisiología y el comportamiento. Este concepto también reconoce (similar al socioma) una posible retroalimentación en la evolución de la morfología cuando está afectada por la plasticidad, especialmente cuando se trata de plasticidad comportamental y aprendizaje. De nuevo esto es relevante para el caso de los cánidos, pues esta idea formula que la dieta puede afectar a la morfología por medio de la acomodación fenotípica durante el consumo; y así mismo la morfología puede afectar a la dieta, tanto por acomodación fenotípica debida al aprendizaje como por lo ventajosa que resulta siendo la nueva preferencia alimentaria (West-Eberhard 2005). Así, tanto el concepto del socioma como el de la acomodación fenotípica dan soporte a que las preferencias carnívoras en los cánidos pueden venir de la mano de la socialidad, dando lugar en últimas a adaptaciones morfológicas de diversa índole.

No obstante, la socialidad no aminora la especialización de las estructuras morfológicas (Van Valkenburgh & Koepfli 1993), aunque sí puede relajar las presiones de selección que sobre ellas se erigen (Muñoz-Durán 2009). Los félidos por ejemplo tienen adaptaciones morfológicas craneales y postcraneales que les permite cazar solos de manera efectiva, pero aún así, deben recurrir a sigilosas estrategias de acecho o exhaustivos despliegues físicos para aprovechar esas adaptaciones y matar a sus presas con emboscadas de una única mordida (Andersson 2003; Kowalski 1981; Van Valkenburgh & Ruff 1987). Los cánidos por su parte, pueden matar individuos más grandes que ellos gracias a la caza cooperativa, pues es bastante improbable que lo lograsen individualmente (Van Valkenburgh & Koepfli 1993). No cuentan con las adaptaciones craneales y postcraneales de los félidos, por lo que recurren a prolongadas persecuciones en las que coordinadamente agotan a la presa hasta que logran someterla mediante mordidas múltiples (Andersson 2003). Esto reduce sustancialmente el esfuerzo individual que cada miembro del grupo debe realizar, lo que también puede constatarse con la fase inicial de las carreras en las que, más que hacer aproximaciones mediante acechos sigilosos y sorprendidos, tienden a correr hacia sus presas a plena vista recurriendo más a su resistencia que a su velocidad (Fanshawe & Fitzgibbon 1993). De hecho, en general es bien sabido que las mordidas de los cánidos son más débiles que las de otros depredadores como las hienas y los felinos, lo que logra suplirse con estrategias comportamentales como el sacudimiento del hocico y la cacería en grupo (Van Valkenburgh & Ruff 1987). Esto no quiere decir que los cánidos no se especialicen hacia las estrategias carnívoras (Van Valkenburgh & Koepfli 1993), lo que queda sentado a partir de los análisis de morfometría geométrica, sino que su estrategia implica otro tipo de elementos comportamentales que alivianan las cargas individuales de los miembros del grupo y les permite tener configuraciones más generalistas y tamaños más reducidos (Andersson 2003).

Es claro que los cánidos no han alcanzado los niveles de especialización morfológica que han alcanzado otros grupos de carnívoros en términos de su actividad trófica (Van Valkenburgh 1991). Incluso comparados con las subfamilias extintas, los cánidos recientes presentan configuraciones craneodentales menos especializadas para dietas altamente carnívoras. Los representantes grandes de Borophaginae y Hesperocyoninae se caracterizan

por tener hocicos cortos con los premolares anteriores reducidos y los posteriores alargados, lo que puede interpretarse como una adaptación para propiciar mordidas al estilo de los félidos (Andersson 2003). De hecho, existe evidencia que indica que tanto Hesperocyoninae como Borophaginae retuvieron la habilidad de supinar las extremidades anteriores, lo que en teoría los haría menos dependientes de la caza cooperativa para derribar presas grandes (Andersson 2003; Wang 1993). Esto puede llevar a pensar en los cánidos recientes como análogos pobres de sus parientes fósiles, tanto en términos morfológicos como comportamentales (Andersson 2003). No obstante, semejante aseveración desconoce las enormes ventajas que se desprenden de esta falta de especialización, especialmente en lo que se refiere a la plasticidad ecológica (Maier 2001). Esto se manifiesta en una mayor flexibilidad dietaria a nivel individual, como lo evidencian las tendencias omnívoras de los cánidos con respecto a otros taxones como felinos y hienas; pero también se manifiesta en una notable plasticidad evolutiva a nivel de especie para los cánidos con respecto a los otros grupos (Van Valkenburgh 1991; Van Valkenburgh & Ruff 1987). Las posibles restricciones sobre la evolución morfológica de los cánidos pueden haber dado lugar, paradójicamente, a una flexibilidad incrementada a lo largo del tiempo y a un enorme potencial de diversificación rápida y sobrevivencia del linaje (Van Valkenburgh 1991). Por ejemplo, aunque los félidos aparecen en el registro fósil suramericano al mismo tiempo que los cánidos, aparentemente no lograron el grado de diversificación que estos y quedaron circunscritos en su diversidad morfológica (Van Valkenburgh 1991, Van Valkenburgh 1999). Tan sólo la retención de molares ha permitido a los cánidos evolucionar rápidamente hacia la diversidad dental y trófica que los caracteriza, presentando a lo largo del tiempo formas omnívoras, frugívoras, mesocarnívoras, hipercarnívoras y durófagas, entre otras (Van Valkenburgh 1991).

Como la cacería en los cánidos está facilitada por el trabajo de muchas mandíbulas (Van Valkenburgh & Koepfli 1993), la estrategia comportamental aliviana la carga de la especialización morfológica. El comportamiento resulta siendo entonces un componente fundamental en esta plasticidad fenotípica de los cánidos, lo que nuevamente quedó plasmado en los resultados al evaluar la predisposición de cambios en términos de las pérdidas. Los resultados sugirieron que es más probable que el revertirse el comportamiento social a que revertieren las estrategias carnívoras, y esta reaparición de preferencias omnívoras será más factible bajo contextos solitarios. Pero una vez aparecen las dietas carnívoras será más improbable que reaparezcan los hábitos solitarios. Como se ha venido discutiendo, el impacto ecológico del comportamiento social acarrea cambios morfológicos que tienden a la especialización, pero una vez esta es alcanzada la reversión es improbable. Por ejemplo, las familias Felidae y Nimravidae exhibieron reducción y pérdida de molares postcarnasiales tempranamente en su historia, adaptaciones a dietas altamente carnívoras que incrementan la fuerza de mordida en los caninos, pero que prácticamente no revertieron después (Van Valkenburgh 1991). Estas adaptaciones garantizan el éxito ecológico de sus portadores en ambientes estables, pero ante perturbaciones del ecosistema los hacen particularmente vulnerables a riesgos de extinción, como les ocurrió a los

hipercarnívoros de gran tamaño a finales del Pleistoceno (Wang *et al.* 2004a). Pero nuevamente la falta de especialización de los cánidos constituye una ventaja, pues les permite retener habilidades para explotar recursos limitados en épocas de escasez (Slater *et al.* 2009). Su versatilidad evolutiva les permite evolucionar en diferentes direcciones, tanto omnívoras como carnívoras (Van Valkenburgh 1991). Los resultados de este trabajo sugieren que el comportamiento, al ser más flexible, funciona como un mediador en este proceso, tendiendo a reversionar antes que la carnivoría y su morfología asociada. No obstante, obsérvese que una vez adquirida la carnivoría tras ser promovida por el comportamiento social, la reversión será menos probable y el riesgo de extinción más alto, lo que seguramente también estará relacionado con los cambios morfológicos que suelen acompañar a la especialización trófica.

Esta flexibilidad comportamental puede evidenciarse por ejemplo en el lobo gris (CLU), que aunque vive en manadas numerosas y exhibe estrategias coordinadas de cacería para derribar ungulados de gran tamaño, puede ser encontrado en grupos pequeños o incluso cazando solitariamente (Asa 1997); al parecer el tamaño de la camada en esta especie está relacionado con la disponibilidad de presas (Schmidt & Mech 1997). Incluso el perro salvaje africano (LPI), que parece ser un cazador cooperativo más obligado que el mismo *Canis lupus*, regularmente caza gacelas de forma solitaria, lo que ha llevado a pensar que la cacería cooperativa es más probable cuando el éxito individual es bajo (Asa 1997; Fanshawe & Fitzgibbon 1993). Obsérvese que ambas especies presentan conspicuas adaptaciones para la hipercarnivoría y son altamente sociales, no obstante, pueden ser flexibles en términos comportamentales y adoptar hábitos solitarios cuando las condiciones ambientales lo ameritan. A largo plazo, quizá el perro salvaje africano (LPI) tendría menos posibilidades de reversionar a estrategias más generalistas, ya que está más especializado para la hipercarnivoría en términos de su dentición (presenta Talón Cortante) y descansa más en la caza cooperativa que *Canis lupus* (Asa 1997; Van Valkenburgh 1991); lo importante es que los cánidos, como un clado, cuentan con una flexibilidad comportamental que aumenta su plasticidad ecológica y, a una escala de tiempo más amplia, esto podría disminuir su vulnerabilidad a riesgos de extinción con respecto a grupos consistentemente hipercarnívoros que estén más restringidos morfológica y ecológicamente.

Pero así el lobo gris (CLU) no esté cranealmente tan especializado para la dieta hipercarnívora como los cánidos con Talón Cortante, es considerado uno de los máximos depredadores de la región Holártica, y su tamaño parece favorecerlo en ese aspecto. No obstante, esto parece haber sido así los últimos 10 – 11 millones de años, pues antes de eso coexistió con al menos 11 especies depredadoras tan grandes o más grandes que él. Esto indica que el lobo gris (CLU), más que un máximo depredador, ha sido un mesodepredador la mayor parte de su existencia, lo que explica varios aspectos tanto de su morfología como de su comportamiento. Niveles más altos de competencia interespecífica también son constatados a través de las altas frecuencias de fractura dental en depredadores norteamericanos del Pleistoceno tardío, que proveen evidencia indirecta de una fuerte utilización de cadáveres. La intensa

competición favorecería no sólo la caza cooperativa, sino también la defensa grupal de las presas (Wang *et al.* 2004a). De manera que la socialidad del lobo y su morfología medianamente especializada, así como la tendencia de algunos carnívoros de matar depredadores más pequeños pero no consumirlos, pueden ser remanentes de un pasado más turbulento (Muñoz-Durán 2010; Wang *et al.* 2004a). Por supuesto, esto pudo haber afectado la evolución de otros mesodepredadores que tuvieron menos oportunidades de reemplazar oportunísticamente a grupos hipercarnívoros en declive. Entre ellos tenemos al coyote (CLA), otro cánido social bastante emparentado con el lobo gris (CLU) que no ha alcanzado los niveles de especialización de éste en términos de sus adaptaciones a la dieta carnívora. Curiosamente, los análisis de morfometría geométrica revelaron ciertas tendencias conformacionales hipercarnívoras en el coyote (CLA), lo que indica que potencialmente esta especie podría presentar hábitos cooperativos y preferencias carnívoras más conspicuas. Similar al lobo gris (CLU), el reclutamiento y tamaño grupal en los coyotes (CLA) puede estar relacionado con la disponibilidad de presas (Moehlman & Hofer 1997; Schmidt & Mech 1997). Los beneficios de la socialidad no son menos efectivos para los coyotes (CLA) que para otros cánidos, de manera que la vida en grupo también aventaja a los individuos de esta especie en aspectos como la cacería, el cleptoparasitismo, las matanzas interespecíficas, la defensa contra depredadores, la partición de nicho, el desplazamiento ecológico y la extinción local (Moehlman & Hofer 1997; Muñoz-Durán 2010). No obstante, entre las especies de carnívoros se observa una jerarquía de dominancia establecida a partir del tamaño corporal y grupal, donde las especies sociales de mayor tamaño son dominantes (Muñoz-Durán 2010). La competencia intensa genera mayor saturación de hábitat, lo que a su vez puede afectar la estructura social de las especies que presentan vida en grupo, especialmente las menos dominantes (Bekoff *et al.* 1984; Moehlman & Hofer 1997). De esta manera, el coyote (CLA) puede haber estado restringido históricamente para especializarse más hacia la hipercarnivoría por efectos de la competencia con especies más dominantes como el lobo gris (CLU), que también tiene hábitos expansionistas como él (Macdonald *et al.* 2004). Aunque esto deja al coyote (CLA) en una posición desventajosa con respecto a depredadores como el lobo gris (CLU), puede aumentar sus probabilidades de sobrevivencia en un mundo como el de hoy, donde problemas generados por el hombre como la cacería excesiva y el deterioro ambiental favorecen a los generalistas tanto de dieta como de hábitat (Wang *et al.* 2004a).

El caso del lobo etíope (CSI) es un tanto diferente al del coyote (CLA). Lejos de presentar tendencias conformacionales hipercarnívoras, *Canis simensis* fue la única especie que produjo contrastes sistemáticos en los análisis morfogeométricos, presentando altas correspondencias con las conformaciones omnívoras aún cuando sus preferencias tróficas son carnívoras. Pero esta excepción, lejos de representar una violación al patrón general, resulta siendo un caso bastante interesante en esta discusión. El lobo etíope cuenta con hábitos sociales marcados que, según se ha venido discutiendo, lo predispondrían a desarrollar preferencias tróficas carnívoras. Efectivamente, *Canis simensis* es un depredador que se encuentra confinado a las tierras altas de Etiopía, usualmente por encima de los 3000 msnm, donde se alimenta fundamentalmente de roedores (Moehlman & Hofer 1997; Sillero-

Zubiri & Marino 2004). Pero a diferencia del lobo gris (CLU) y el perro salvaje africano (LPI) cuyas presas son abundantes y grandes, las presas del lobo etíope (CSI) son abundantes, pero pequeñas (Macdonald *et al.* 2004). La abundancia de presas genera la disponibilidad de recursos necesaria para que la socialidad pueda surgir (Bekoff *et al.* 1984; Macdonald *et al.* 2004), y con ella la aparición de preferencias carnívoras se hace más probable. Pero como las presas no generan suficientes presiones selectivas para la especialización hacia dietas altamente carnívoras, esta especie retiene características morfológicas omnívoras sin que esto afecte sus preferencias tróficas ni la vida en grupo. Los resultados de este trabajo sugieren que su marcada falta de especialización trófica le daría al lobo etíope (CSI) mayores probabilidades de reversionar hacia comportamientos solitarios y adoptar hábitos más generalistas ante una perturbación ambiental, haciéndolo menos vulnerable a riesgos de extinción.

Algo similar pudo haberle ocurrido al zorro ártico (VLA). Aunque hay ambigüedades muy leves, las estimaciones de estados ancestrales sobre varias topologías y bajo diferentes aproximaciones tendieron a favorecer un escenario evolutivo en que las especies holárticas del género *Vulpes* ganaron las tendencias grupales tempranamente en su historia evolutiva, pero fueron perdidas en el linaje que conduce al zorro ártico (VLA). No obstante, esta especie no perdió sus preferencias carnívoras. En otro zorro familiar y relativamente cercano filogenéticamente a *Vulpes lagopus*, el zorro kit (VMA), se ha encontrado que parámetros demográficos tales como la densidad y las tasas de crecimiento son dinámicos y fluctúan ampliamente bajo condiciones ambientales variables, así como que el éxito reproductivo y el tamaño de camadas tienden a ser más bajos cuando la disponibilidad de alimentos es baja (Moehrenschrager *et al.* 2004). En el zorro rojo (VVU) se ha encontrado algo similar, donde el tamaño de la camada tiende a disminuir ante decrementos en la disponibilidad alimentaria (Macdonald *et al.* 2004). Como se propuso atrás, los impactos de la disponibilidad de recursos sobre la organización social también parecen aplicar para los zorros del género *Vulpes*. Curiosamente *Vulpes lagopus*, un zorro solitario, presenta tamaños de camada mucho más grandes que los esperados, con promedios comparables a los del perro salvaje africano (LPI), un cánido altamente social. Y similar a los zorros sociales, la clave para entender esta flexibilidad son los recursos: cuando los lemmings son abundantes los tamaños de camada son grandes, pero cuando no son abundantes el zorro ártico (VLA) produce camadas pequeñas que incluso puede llegar a abandonar (Moehlman & Hofer 1997). En general es sabido que los cánidos que se alimentan de presas pequeñas pueden cazar solos y vivir en grupos reducidos (Asa 1997). Adicionalmente, *Vulpes lagopus* es un zorro con tendencias contraccionistas que vive en el tundra ártico y alpino de Eurasia, donde depende fuertemente de las marcadas fluctuaciones poblacionales que presentan los roedores de los cuales se alimenta principalmente (Angerbjörn *et al.* 2004; Macdonald *et al.* 2004). Esto implica que en repetidas ocasiones esta especie contará con territorios muy pequeños para sus necesidades metabólicas grupales, dado que la riqueza y heterogeneidad de los parches disponibles no será constante (Macdonald *et al.* 2004). Si un escenario similar acompañó la evolución del linaje que condujo al zorro ártico (VLA), es posible pensar que en algún punto de su historia evolutiva las tendencias familiares y

carnívoras de los antepasados de esta especie se hayan vuelto insostenibles por lo que la socialidad reversionó, pero no sus preferencias tróficas. Este panorama evolutivo es consistente con los resultados presentados en esta investigación, y explica como un cánido solitario pudo haber retenido características usualmente ligadas a la vida en grupo, como las camadas numerosas y la carnivoría.

Pero a diferencia del zorro ártico (VLA), las estimaciones de estados ancestrales sugirieron que el linaje que conduce al lobo crinado (CBR) no parece haber desarrollado ni la carnivoría ni la socialidad en su historia reciente. Como es un cánido grande, las predicciones a partir del tamaño indican que debería tender a vivir en grupos grandes, producir camadas numerosas y presentar cuidado aloparental. No obstante, esta especie es solitaria, no tiene ayudantes para el cuidado parental y produce camadas pequeñas (Moehlman & Hofer 1997). A diferencia del lobo gris (CLU) y el perro salvaje africano (LPI), el lobo crinado (CBR) vive en un ambiente donde no hay disponibilidad de presas grandes. Este es un cánido omnívoro que se alimenta fundamentalmente de roedores y frutas (Dietz 1985; Moehlman & Hofer 1997). Pero a diferencia del lobo etíope (CSI), las presas del lobo crinado (CBR) no están disponibles a una biomasa alta, lo que además de limitar su tamaño de grupo puede hacer que el costo de conseguir alimento resulte siendo tan alto que las posibilidades de alimentar una camada se reduzcan (Asa 1997; Bekoff *et al.* 1984; Macdonald *et al.* 2004; Moehlman & Hofer 1997). De esta manera, la baja disponibilidad de recursos puede haberle dejado a la socialidad pocas posibilidades de aparición, con lo que la evolución de tendencias carnívoras ha sido menos probable aún cuando los resultados morfogeométricos revelaron leves correspondencias conformacionales del lobo crinado (CBR) con ese tipo de formas. Quizá esta especie tenga ventajas morfológicas potenciales para adoptar hábitos carnívoros (tanto en términos del tamaño como de la conformación), pero como lo sugieren los resultados de este trabajo, otro tipo de estímulos pueden estar mediando entre los hábitos solitarios y las estrategias carnívoras de los cánidos actuales. Escenarios similares pueden haber restringido la evolución de especies con tendencias conformacionales carnívoras, como el zorro culpeo (PCU).

En cuanto a los cánidos extintos, una nota de cuidado debe hacerse con respecto a la utilización de estos resultados para determinar las preferencias tróficas de los especímenes fósiles. Por una parte, los resultados indican que las diferencias morfológicas de los cánidos hipercarnívoros con respecto al resto son las más conspicuas. Vale decir, será más confiable distinguir un fósil hipercarnívoro de uno omnívoro que, por ejemplo, diferenciar a uno carnívoro de uno omnívoro. Las estrategias generalistas no parecen moldear el cráneo de una manera tan conspicua como lo hacen las especialistas, por lo que diferenciar entre las primeras será más complicado. De todas formas, la aproximación morfogeométrica implementada acá es más prometedora que por ejemplo usar sólo el Talón Cortante como indicador de hipercarnivoría (Van Valkenburgh 1991), ya que esta aproximación excluiría a taxones menos especializados como *Canis lupus*.

Por otro lado, algunas particularidades de los cánidos fósiles pueden no hacerlos del todo comparables con las especies actuales. En principio, la comparación de algunos especímenes llevaría a pensar que la hipercarnivoría en los fósiles es notable, dado que los cánidos recientes presentan mandíbulas más débiles, pequeñas y cortas (Andersson 2003; Van Valkenburgh *et al.* 2003). No obstante, ambas subfamilias extintas retuvieron una movilidad moderada en las extremidades anteriores por lo que pudieron haber tenido cierta habilidad para aferrar sus presas, lo que disminuiría los beneficios de la caza cooperativa en tales grupos (Andersson 2003; Van Valkenburgh *et al.* 2003; Wang 1993). Esto no desvirtuaría del todo la predicción en tanto que no contaron con garras afiladas, curvas y retráctiles como las de los félidos, sino que eran romas y relativamente derechas como las de los cánidos actuales; pero aún así pudieron haber usado sus habilidades de supinación de manera similar a como lo hacen los osos hoy en día, es decir, para golpear las presas durante la carrera (Van Valkenburgh *et al.* 2003). Adicionalmente, la subfamilia Caninae no ha desarrollado adaptaciones fuertes a la durofagia como parecen haberlo hecho algunos cánidos fósiles (Sección 6.3.2.). Este hecho los postularía más como carroñeros que como cazadores individuales, aunque en ese caso deberían ocurrir a densidades bajas que no son constatadas con el abundante registro fósil que presenta, por ejemplo, la subfamilia Borophaginae (Van Valkenburgh *et al.* 2003).

Además de todo esto, el giro proreano de las manadas de cánidos vivientes presenta una expansión característica que no presentan los especímenes de la subfamilia Borophaginae. Se ha argumentado que esta diferencia morfológica no es suficiente evidencia para descartar el comportamiento social en estos cánidos fósiles, ya que la relación funcional entre la anatomía cerebral externa y los comportamientos complejos como la socialidad no ha sido bien establecida (Van Valkenburgh *et al.* 2003). No obstante, este tampoco es un argumento fuerte para resolver la controversia. En suma, se ha propuesto que los cánidos fósiles que muestren adaptaciones similares a las de las cuatro especies hipercarnívoras recientes han de haber contado con la misma preferencia trófica, y más aún, han de haber sido cazadores grupales (Van Valkenburgh *et al.* 2003; Van Valkenburgh & Koepfli 1993). Pero aún cuando se pudiera determinar que un fósil es hipercarnívoro, la confiabilidad en que haya sido social podría generar ciertas dudas. Esto no quiere decir que la predicción no pueda hacerse, sino que debe llevarse a cabo teniendo en cuenta ciertas salvedades.

Lo que sí es claro es que los resultados de este trabajo no son del todo extrapolables a la evolución de la dieta o la socialidad en otros grupos de carnívoros. En los felinos por ejemplo las tendencias altamente carnívoras son comunes pero la socialidad no, mientras que las hienas y los osos están más caracterizados por la flexibilidad alimentaria (Muñoz-Durán 2002). Quizá la especie más carnívora de la familia Ursidae sea el oso polar (*Ursus maritimus*), pero curiosamente presenta hábitos solitarios y cacería individual, mientras que otras especies de osos pueden exhibir hábitos más gregarios. Aún menos comparables son los fócidos y odobénidos, que muestran fuertes tendencias gregarias pero cazan solos. Así, la aproximación histórica del comportamiento social y las estrategias alimentarias deben estar enfocadas grupos particulares.

7. CONCLUSIONES

- La morfología craneal (tanto desde el punto de vista del tamaño como de la conformación) y las estrategias alimentarias en los cánidos se encuentran asociadas.
- Esta asociación es más fuerte para la hipercarnivoría que para los demás gremios alimentarios.
- Las conformaciones craneales hipercarnívoras tienden a ser más cortas y compactas, lo que es menos conspicuo en las carnívoras y menos aún en las omnívoras, siendo las insectívoras las más delgadas y alargadas.
- De manera similar, los hipercarnívoros tienen a exhibir cráneos más grandes, seguidos de los carnívoros y omnívoros, siendo los insectívoros los más pequeños.
- En términos generales la filogenia de los cánidos presenta tres linajes: El de los zorros rojos, el de los lobos y el de los cánidos suramericanos, estando más emparentados estos dos últimos entre ellos que cualquiera con el primero.
- Los géneros *Nyctereutes*, *Otocyon* y *Urocyon* ocupan posiciones basales en la filogenia de los cánidos recientes.
- Los géneros *Urocyon*, *Pseudalopex* y *Vulpes* son monofiléticos. La monofilia de este último sólo se mantiene mientras el fénec (VZE) y el zorro ártico (VLA) 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.
- Las especies holárticas del género *Vulpes* tienden a estar más emparentadas entre ellas que con las afrotropicales e indomalayas.
- Los zorros ártico (VLA), tibetano (VFE), kit (VMA) y veloz (VVE) 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 la misma manera, el fénec (VZE) y el zorro de Blanford (VCA) son grupos hermanos.
- El género *Canis* es parafilético, en tanto que los cánidos con Talón Cortante tienden a quedar incluidos dentro de él. No obstante, este género presenta un segmento monofilético conformado por el lobo gris (CLU), el lobo rojo (CRU), el coyote (CLA), el chacal dorado (CAU) y el lobo etíope (CSI), donde este último ocupa la posición más basal.
- 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 (PSE) es el primero en radiar, seguido del zorro Hoary (PVE) y

el zorro de Darwin (PFU), mientras que los zorros culpeo (PCU), pampeano (PGY) y chilla (PGR) están más emparentados entre ellos hacia la rama terminal del clado.

- La historia evolutiva de los cánidos recientes parte de comportamientos solitarios y preferencias omnívoras.
- Los cánidos recientes tienden a permanecer en estados poco especializados como la omnivoría y la carnivoría para la dieta, y los hábitos solitarios y familiares para el comportamiento social. No obstante, la probabilidad de cambio es más alta para el comportamiento social que para las estrategias alimentarias.
- Las estrategias alimentarias y el comportamiento social han evolucionado de manera correlacionada en la historia de los cánidos actuales, donde las preferencias omnívoras se asocian más a los hábitos solitarios y las preferencias carnívoras a los hábitos sociales, estando la hipercarnivoría particularmente ligada a las tendencias altamente sociales.
- El comportamiento social tiende a evolucionar primero y a facilitar la aparición de las preferencias carnívoras. De la misma manera, es más probable que la socialidad reverta primero y favorezca la reaparición de preferencias tróficas más generalistas; no obstante, cuando la especialización a la carnivoría se encuentra muy desarrollada es más improbable que este escenario de reversiones ocurra.

8. RECOMENDACIONES

- Un trabajo enfocado al dimorfismo sexual permitiría entender mejor las fuentes de variación morfológica en los cráneos de los cánidos. A largo plazo, un conjunto de variables como estas (Vg. Dieta, sexo) podría dar lugar a la elaboración de un modelo más completo que permitiera explicar con mayor detalle las diferencias anatómicas craneodentales.
- La matriz filogenética combinada es prometedora para resolver las relaciones de parentesco de la subfamilia Caninae. No obstante, las diferencias topológicas bajo los dos métodos implementados siguen dejando incertidumbres en las relaciones de parentesco que es importante resolver. Para agotar posibilidades con los métodos implementados se podría, por el lado de Parsimonia, implementar estrategias de búsqueda exhaustiva y contrastar sus resultados con la búsqueda heurística; por el lado de Inferencia Bayesiana se podrían mejorar las condiciones de búsqueda para la totalidad del los parámetros del supermodelo. Pero también existen varias alternativas diferentes a las utilizadas aquí que permitirían hacer una exploración más exhaustiva de los datos: Contrastar las hipótesis filogenéticas con el registro fósil, hacer estimación simultánea de topologías y tiempos de divergencia, implementar modelos de saltos reversibles sobre las matrices combinadas y utilizar modelos de heterotaquia sobre las matrices moleculares, entre otros. Es posible que mediante la aplicación de estas aproximaciones se logre entender por qué algunas relaciones de parentesco son contrastantes bajo diferentes metodologías, y así se pueda formular una filogenia más robusta.
- Esta investigación se puede utilizar como punto de partida para explorar la ecología y el comportamiento de las especies extintas de cánidos. No obstante, debe tenerse en cuenta que las asignaciones de individuos desconocidos serán más confiable para las estrategias hipercarnívoras (e indirectamente para los comportamientos altamente sociales) que para otros gremios alimentarios. Por otra parte, debe hacerse una evaluación cuidadosa de otros aspectos morfológicos diferentes al tamaño y la conformación craneal para poder determinar hasta qué punto las predicciones derivadas de la observación de especímenes recientes se aplican a las condiciones de los fósiles. De esta manera se podrá hacer una aproximación a la historia evolutiva de toda la familia Canidae y al impacto que pudo haber tenido sobre las comunidades ancestrales de mamíferos con las cuales interactuaron sus grupos.
- Algunos planteamientos de este trabajo dan pautas para entender la sensibilidad de algunos grupos a las perturbaciones ambientales y su vulnerabilidad a la extinción. En este sentido, sería valioso incorporar este tipo de información en los planes de manejo y conservación de fauna para ampliar la perspectiva temporal y ecológica tanto de algunas especies de cánidos como de otros organismos con los cuales comparten el espacio.

9. FIGURAS

Figura 1. *Landmarks* utilizados en los análisis morfogeométricos para las dos regiones evaluadas en este estudio; están representados por puntos rojos y al lado tienen un número que los identifica. Arriba: Cráneo en vista lateral; *landmarks* utilizados en el la primera combinación de puntos (Lateral 1): 1, 2, 3, 4, 6, 9, 12; *landmarks* utilizados en el la segunda combinación de puntos (Lateral 2): 1, 2, 3, 4, 6, 7, 12; *landmarks* utilizados en el la tercera combinación de puntos (Lateral 3): 1, 2, 10, 12, 13, 14; *landmarks* utilizados en el la cuarta combinación de puntos (Lateral 4): 4, 6, 7, 9, 10, 11; *landmarks* utilizados en el la quinta combinación de puntos (Lateral 5): 3, 4, 5, 8. Abajo: Dentario; *landmarks* utilizados en el la primera combinación de puntos (Dentario 1): 1, 2, 3, 4, 5, 7, 8; *landmarks* utilizados en el la segunda combinación de puntos (Dentario 2): 3, 4, 5, 6, 7, 8.

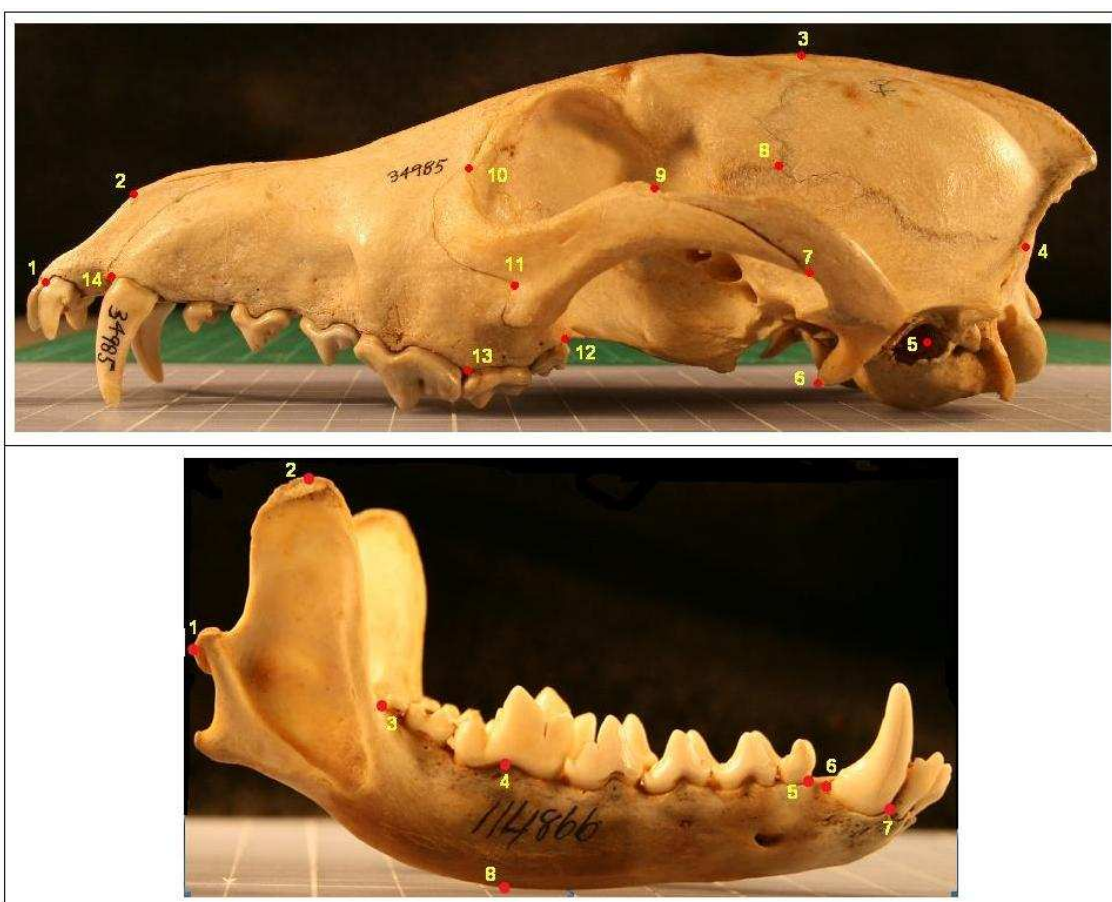


Figura 2. Configuración consenso para cada submuestra (una corresponde a la original y la otra a la remuestreada) de la vista lateral (A) y el dentario (B). Los *landmarks* aparecen ligados mediante líneas para representar esquemáticamente el contorno de la conformación; la alta concordancia (sobreposición) de estas líneas y sus respectivos *landmarks* respaldan los resultados de la prueba de Repetibilidad para las coordenadas alineadas.

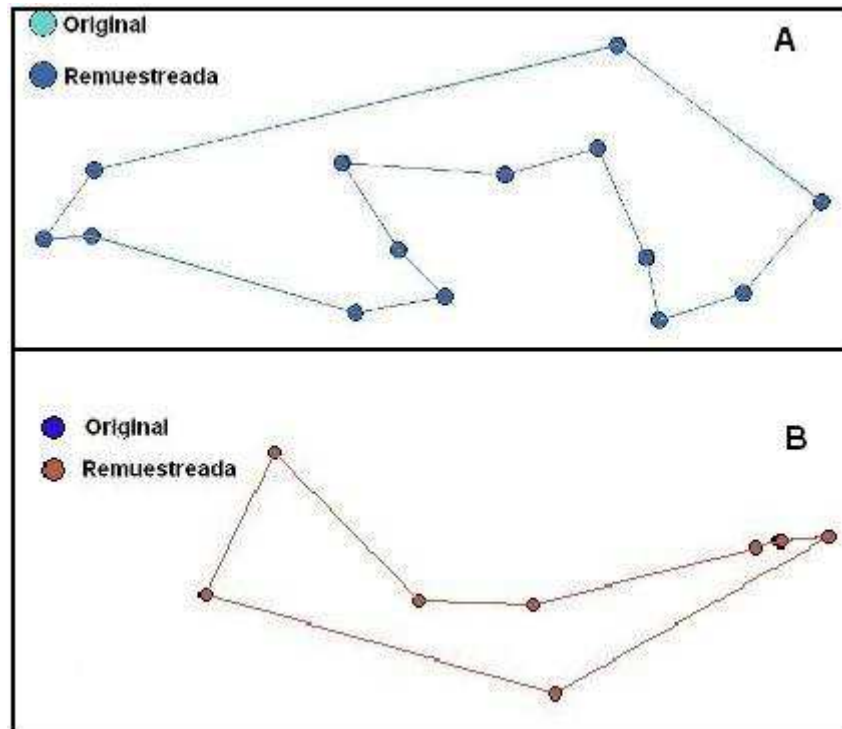


Figura 3. Concordancia para las medianas (líneas verticales rojas), valores máximos (líneas verticales en el extremo derecho) y mínimos (líneas verticales en el extremo izquierdo) del tamaño centroide de cada submuestra (una corresponde a la original y la otra a la remuestreada), tanto para la vista lateral (A) como para el dentario (B). La alta concordancia de estos valores respaldan los resultados de la prueba de Repetibilidad para los tamaños centroides.

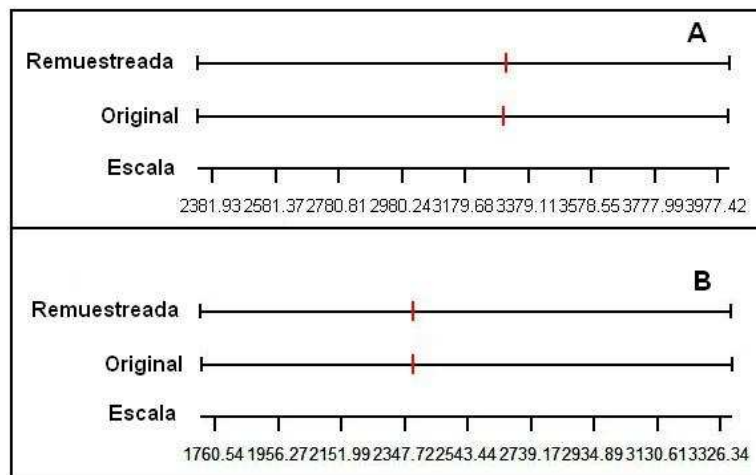


Figura 4. Análisis de deformaciones relativas para machos y hembras bajo la combinación de *landmarks* Lateral 1. A: Proyección de los consensos para cada especie sobre las primeras dos deformaciones relativas (RW1 y RW2), los polígonos delimitan áreas que agrupan a todas las especies de un mismo gremio alimentario (las convenciones y número de especies aparecen especificadas para cada gremio) proyectadas sobre el espacio multivariado de la conformación craneal. B: Deformación de las rejillas que permite visualizar el desplazamiento de la conformación craneal con respecto al consenso general;

estas deformaciones permiten comparar a un hipercarnívoro típico (*Lycaon pictus*) con un omnívoro típico (*Pseudalopex gymnocercus*).

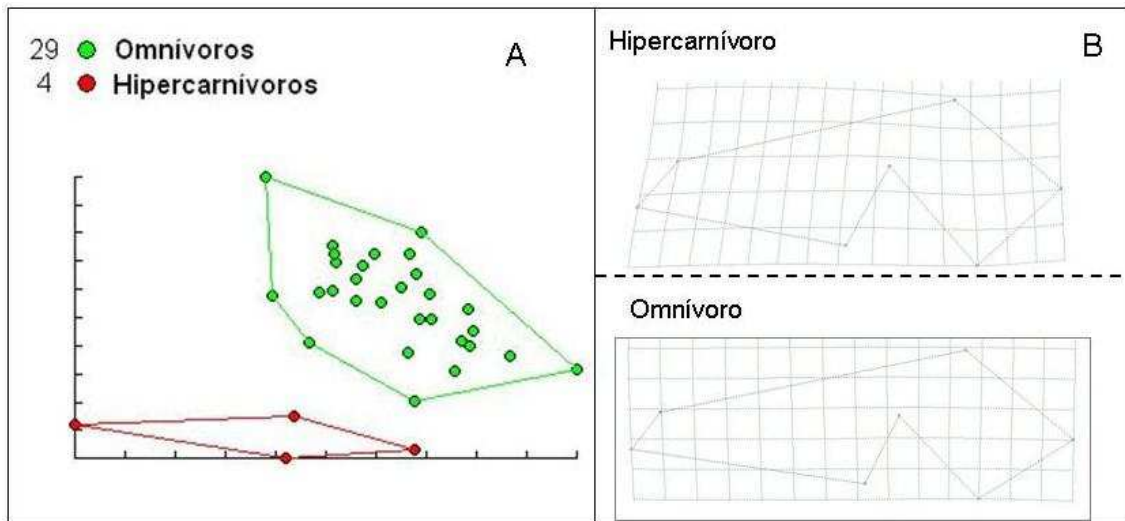


Figura 5. Análisis de deformaciones relativas para machos y hembras bajo la combinación de *landmarks* Lateral 2. A: Proyección de los consensos para cada especie sobre las primeras dos deformaciones relativas (RW1 y RW2), los polígonos delimitan áreas que agrupan a todas las especies de un mismo gremio alimentario (las convenciones y número de especies aparecen especificadas para cada gremio) proyectadas sobre el espacio multivariado de la conformación craneal (los polígonos están agrupando según la categorización I, pero la categorización III también es soportada por el gráfico). B: Deformación de las rejillas que permite visualizar el desplazamiento de la conformación craneal con respecto al consenso general; estas deformaciones permiten comparar a un hipercarnívoro (*Lycaon pictus*), un omnívoro (*Pseudalopex gymnocercus*), un insectívoro (*Otocyon megalotis*) y un carnívoro (*Canis mesomelas*) típicos. *Pseudalopex gymnocercus* y *Canis mesomelas* están proyectados sobre la pequeña zona de superposición que ocurre entre omnívoros y carnívoros en las deformaciones relativas (A), por lo que sus rejillas de conformación no se muestran tan diferentes (B), fallando en reflejar las diferencias más conspicuas entre sus respectivos gremios (Omnívoros y carnívoros, respectivamente).

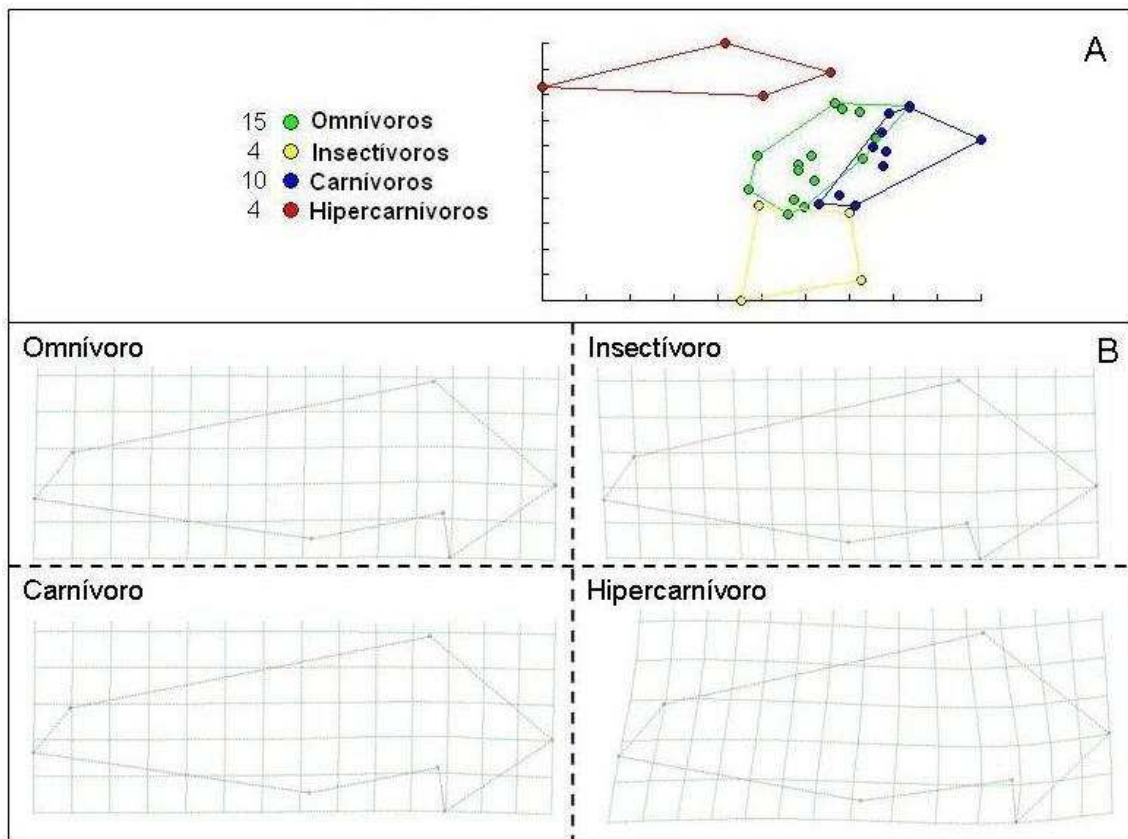


Figura 6. Análisis de deformaciones relativas para machos y hembras bajo la combinación de *landmarks* Lateral 3. A: Proyección de los consensos para cada especie sobre las primeras dos deformaciones relativas (RW1 y RW2), los polígonos delimitan áreas que agrupan a todas las especies de un mismo gremio alimentario (las convenciones y número de especies aparecen especificadas para cada gremio) proyectadas sobre el espacio multivariado de la conformación craneal. B: Deformación de las rejillas que permite visualizar el desplazamiento de la conformación craneal con respecto al consenso general; estas deformaciones permiten comparar a un hipercarnívoro típico (*Lycaon pictus*) con un omnívoro típico (*Pseudalopex gymnocercus*).

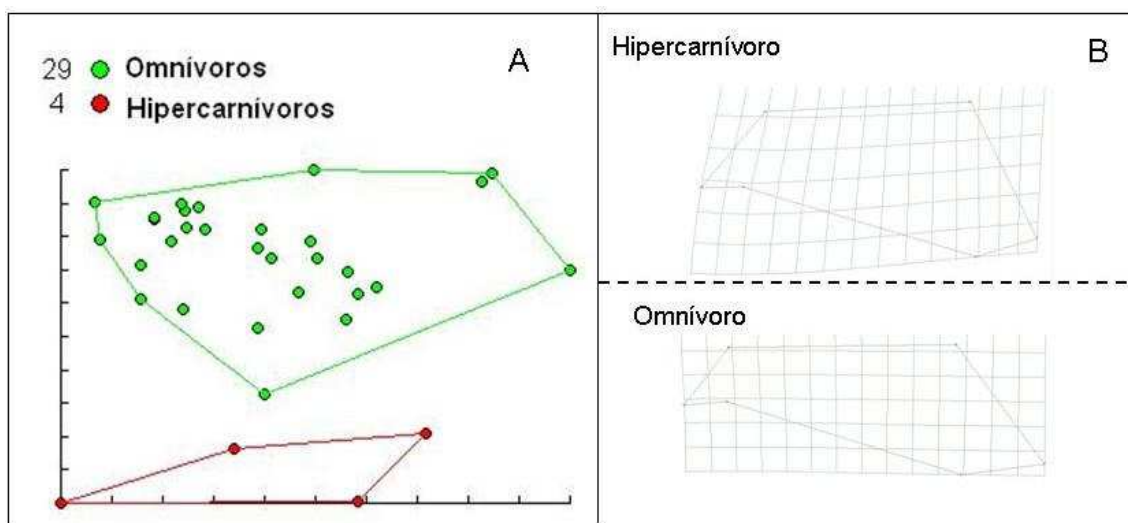


Figura 7. Análisis de deformaciones relativas para machos y hembras bajo la combinación de *landmarks* Lateral 4. A: Proyección de los consensos para cada especie sobre las primeras dos deformaciones relativas (RW1 y RW2), los polígonos delimitan áreas que agrupan a todas las especies de un mismo gremio alimentario (las convenciones y número de especies aparecen especificadas para cada gremio) proyectadas sobre el espacio multivariado de la conformación craneal (los polígonos están agrupando según la categorización I, pero las categorizaciones II y III también están soportadas por el gráfico). La separación de las especies según la codificación I en las dos primeras deformaciones relativas fue bastante clara, donde las violaciones más evidentes del patrón (ver sobreposición de polígonos) las presentaron *Chrysocyon brachyururs* (cuya conformación muestra tendencias hipercarnívoras, siendo un omnívoro) y *Canis simensis* (cuya conformación muestra tendencias omnívoras, siendo un carnívoro). B: Deformación de las rejillas que permite visualizar el desplazamiento de la conformación craneal con respecto al consenso general; estas deformaciones permiten comparar a un hipercarnívoro (*Lycaon pictus*), un omnívoro (*Pseudalopex gymnocercus*), un insectívoro (*Otocyon megalotis*) y un carnívoro (*Canis mesomelas*) típicos.

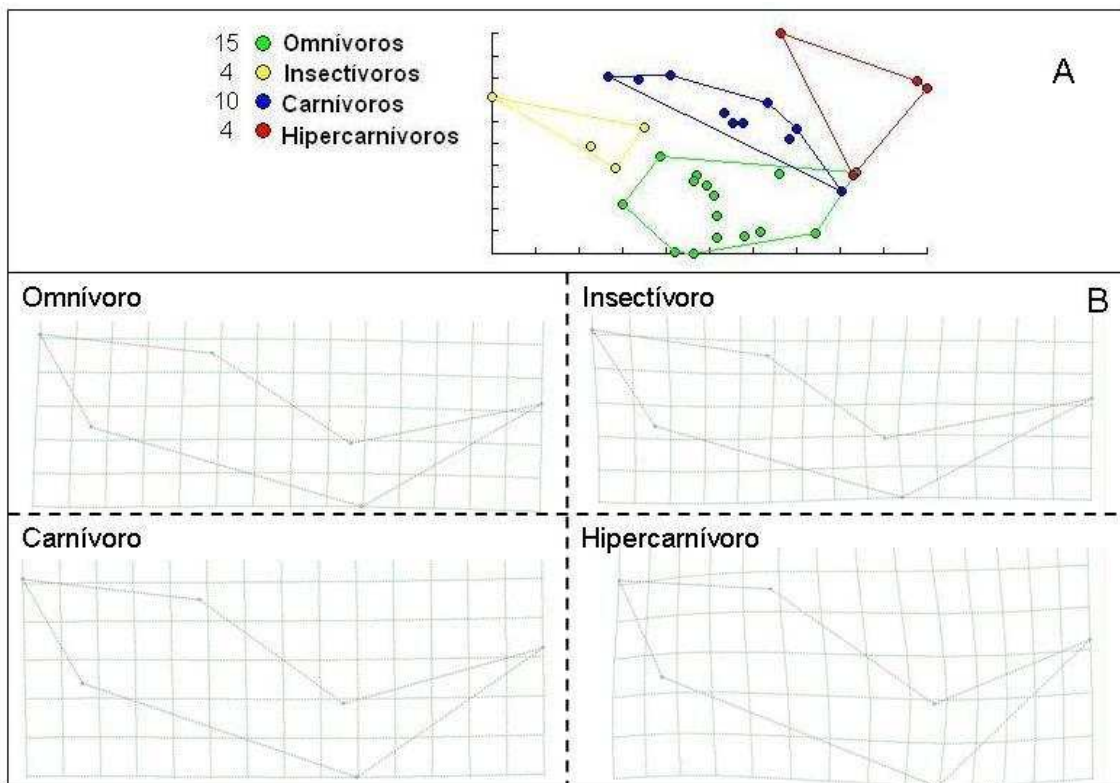


Figura 8. Análisis de deformaciones relativas para machos y hembras bajo la combinación de *landmarks* Lateral 5. A: Proyección de los consensos para cada especie sobre las primeras dos deformaciones relativas (RW1 y RW2), los polígonos delimitan áreas que agrupan a todas las especies de un mismo gremio alimentario (las convenciones y número de especies aparecen especificadas para cada gremio) proyectadas sobre el espacio multivariado de la conformación craneal. B: Deformación de las rejillas que permite visualizar el desplazamiento de la conformación craneal con respecto al consenso general;

estas deformaciones permiten comparar a un carnívoro típico (*Canis mesomelas*) con un omnívoro típico (*Pseudalopex gymnocercus*).

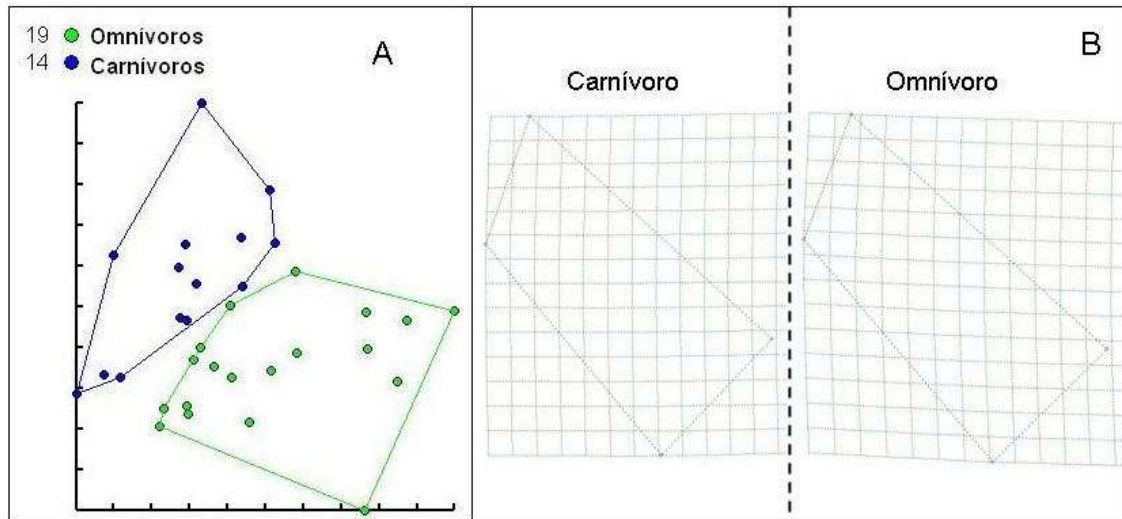


Figura 9. Análisis de deformaciones relativas para machos bajo la combinación de *landmarks* Lateral 1. A: Proyección de los consensos para cada especie sobre las primeras dos deformaciones relativas (RW1 y RW2), los polígonos delimitan áreas que agrupan a todas las especies de un mismo gremio alimentario (las convenciones y número de especies aparecen especificadas para cada gremio) proyectadas sobre el espacio multivariado de la conformación craneal. B: Deformación de las rejillas que permite visualizar el desplazamiento de la conformación craneal con respecto al consenso general; estas deformaciones permiten comparar a un hipercarnívoro típico (*Lycaon pictus*) con un omnívoro típico (*Pseudalopex gymnocercus*).

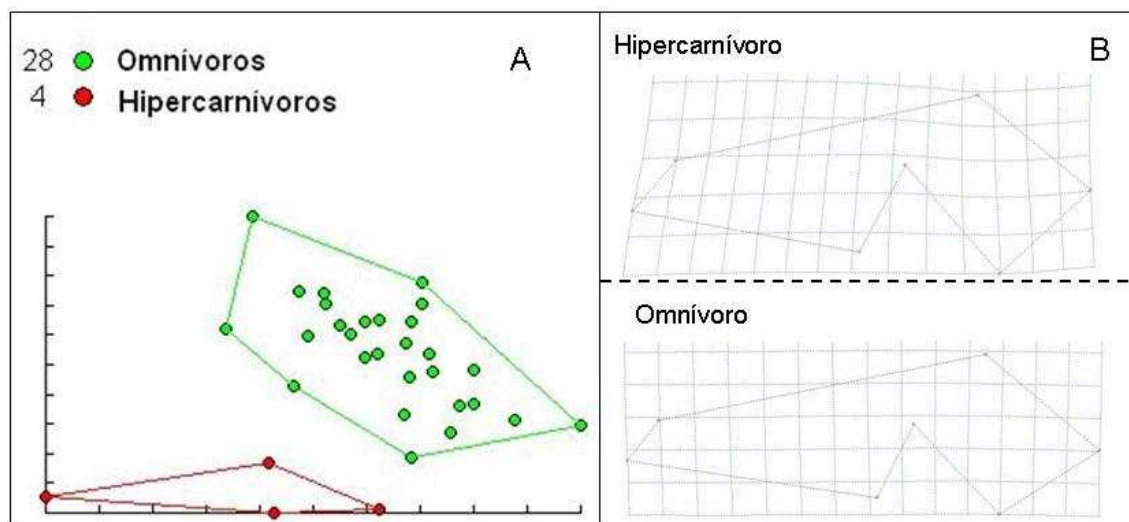


Figura 10. Análisis de deformaciones relativas para machos bajo la combinación de *landmarks* Lateral 2. A: Proyecciones relativas (RW1 y RW2), los polígonos delimitan áreas que agrupan a todas las especies de un mismo gremio alimentario (las convenciones y número de especies aparecen especificadas para cada gremio) proyectadas sobre el espacio multivariado de

la conformación craneal (los polígonos están agrupando según la categorización I, pero la categorización III también es soportada por el gráfico). B: Deformación de las rejillas que permite visualizar el desplazamiento de la conformación craneal con respecto al consenso general; estas deformaciones permiten comparar a un hipercarnívoro (*Lycaon pictus*), un omnívoro (*Pseudalopex gymnocercus*), un insectívoro (*Otocyon megalotis*) y un carnívoro (*Canis mesomelas*) típicos. *Pseudalopex gymnocercus* y *Canis mesomelas* están proyectados sobre la pequeña zona de superposición que ocurre entre omnívoros y carnívoros en las deformaciones relativas (A), por lo que sus rejillas de conformación no se muestran tan diferentes (B), fallando en reflejar las diferencias más conspicuas entre sus respectivos gremios (Omnívoros y carnívoros, respectivamente).

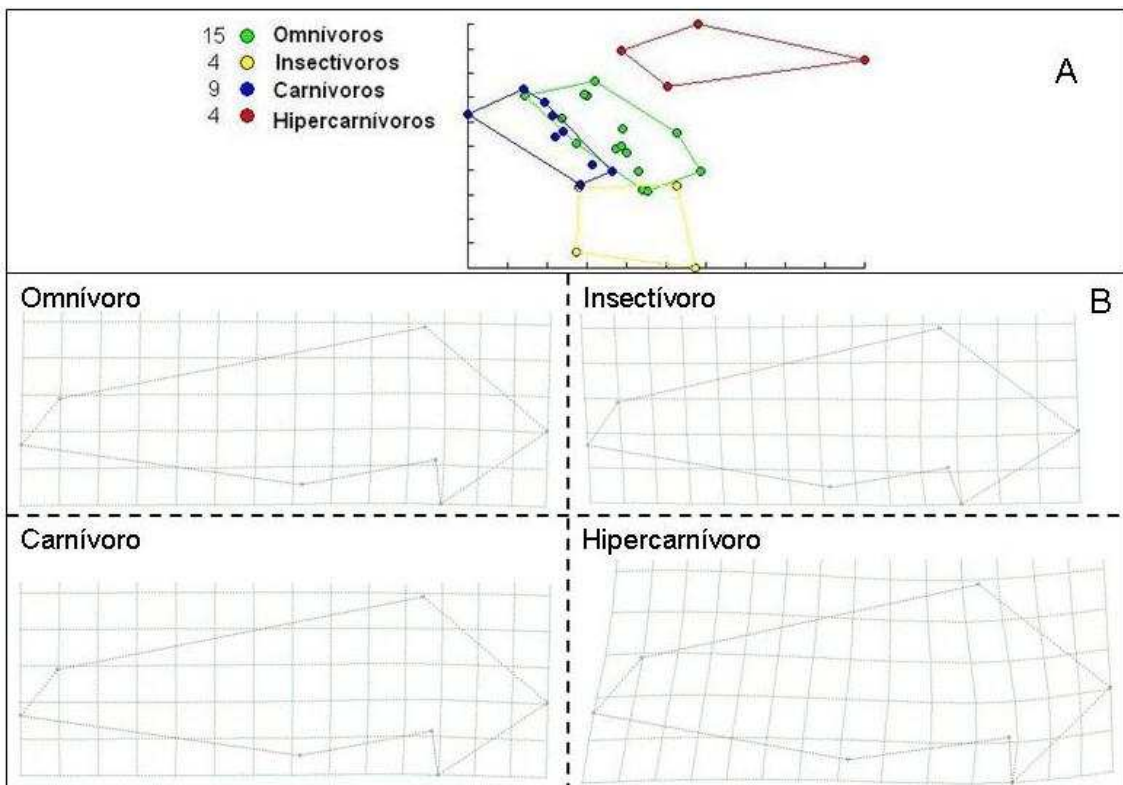


Figura 11. Análisis de deformaciones relativas para machos bajo la combinación de *landmarks* Lateral 3. A: Proyección de los consensos para cada especie sobre las primeras dos deformaciones relativas (RW1 y RW2), los polígonos delimitan áreas que agrupan a todas las especies de un mismo gremio alimentario (las convenciones y número de especies aparecen especificadas para cada gremio) proyectadas sobre el espacio multivariado de la conformación craneal. B: Deformación de las rejillas que permite visualizar el desplazamiento de la conformación craneal con respecto al consenso general; estas deformaciones permiten comparar a un hipercarnívoro típico (*Lycaon pictus*) de un omnívoro típico (*Pseudalopex gymnocercus*).

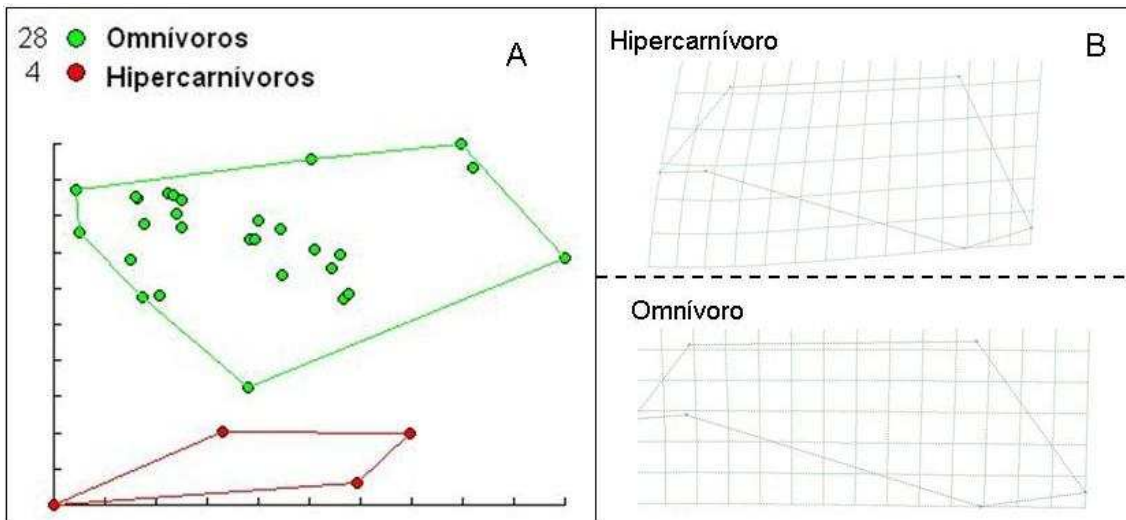


Figura 12. Análisis de deformaciones relativas para machos bajo la combinación de *landmarks* Lateral 4. A: Proyección de los consensos para cada especie sobre las primeras dos deformaciones relativas (RW1 y RW2), los polígonos delimitan áreas que agrupan a todas las especies de un mismo gremio alimentario (las convenciones y número de especies aparecen especificadas para cada gremio) proyectadas sobre el espacio multivariado de la conformación craneal (los polígonos están agrupando según la categorización a, pero las categorizaciones b - c también están soportadas por el gráfico). La separación de las especies según la codificación a en las dos primeras deformaciones relativas fue bastante clara, donde las violaciones más evidentes del patrón (ver sobreposición de polígonos) las presentaron *Cuon alpinus* (cuya conformación muestra tendencias omnívoras y carnívoras, siendo hipercarnívoro) y *Canis simensis* (cuya conformación muestra tendencias omnívoras, siendo un carnívoro). B: Deformación de las rejillas que permite visualizar el desplazamiento de la conformación craneal con respecto al consenso general; estas deformaciones permiten comparar a un hipercarnívoro (*Lycaon pictus*), un omnívoro (*Pseudalopex gymnocercus*), un insectívoro (*Otocyon megalotis*) y un carnívoro (*Canis mesomelas*) típicos.

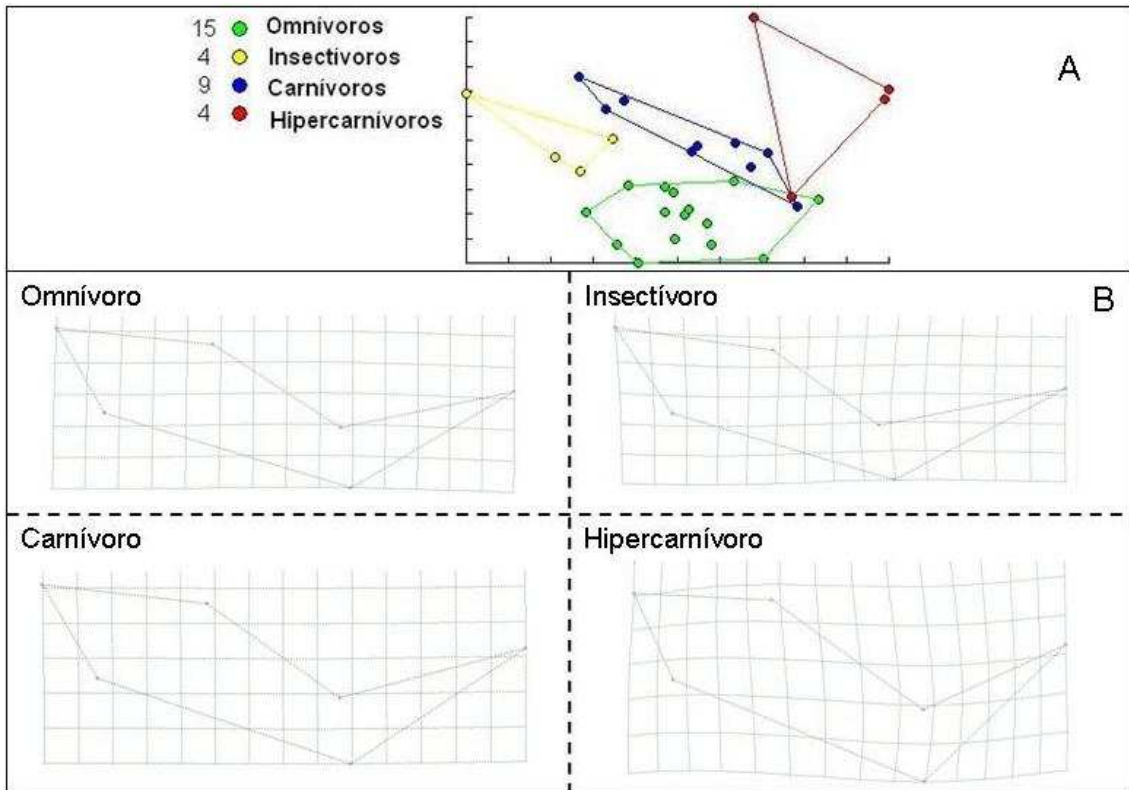


Figura 13. Análisis de deformaciones relativas para machos bajo la combinación de *landmarks* Lateral 5. A: Proyección de los consensos para cada especie sobre las primeras dos deformaciones relativas (RW1 y RW2), los polígonos delimitan áreas que agrupan a todas las especies de un mismo gremio alimentario (las convenciones y número de especies aparecen especificadas para cada gremio) proyectadas sobre el espacio multivariado de la conformación craneal. B: Deformación de las rejillas que permite visualizar el desplazamiento de la conformación craneal con respecto al consenso general; estas deformaciones permiten comparar a un carnívoro típico (*Canis mesomelas*) con un omnívoro típico (*Pseudalopex gymnocercus*). La separación de las especies según la codificación II en las dos primeras deformaciones relativas fue bastante clara (A), donde la violación más evidente del patrón (ver sobreposición de polígonos) la presenta *Canis mesomelas* (cuya conformación muestra tendencias omnívoras, siendo un carnívoro), por lo que sus rejillas de conformación no se diferencian tanto de las de *Pseudalopex gymnocercus* (B), fallando en reflejar las diferencias más conspicuas entre sus respectivos gremios (Carnívoros y omnívoros, respectivamente).

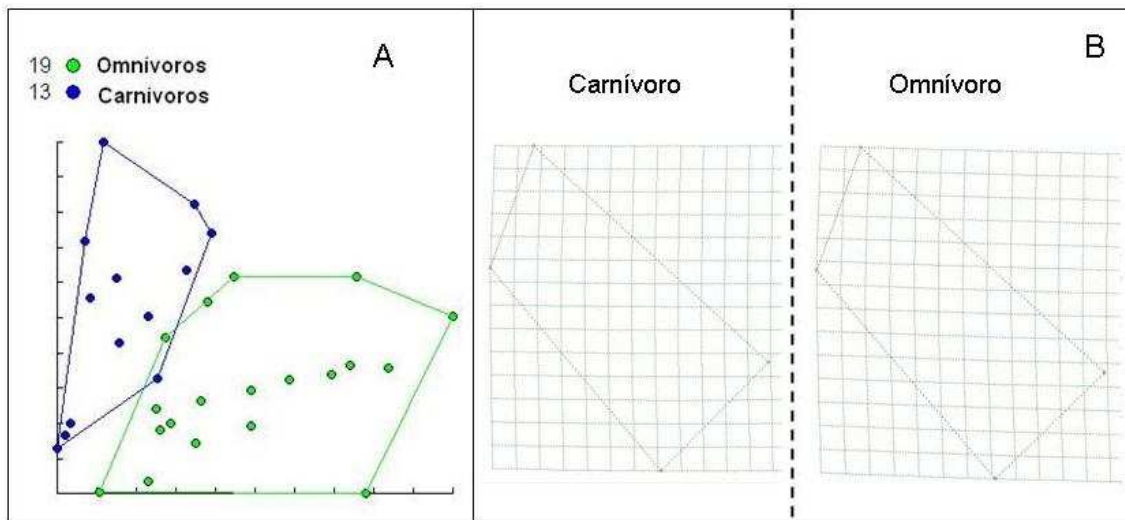


Figura 14. Análisis de deformaciones relativas para hembras bajo la combinación de *landmarks* Lateral 1. A: Proyección de los consensos para cada especie sobre las primeras dos deformaciones relativas (RW1 y RW2), los polígonos delimitan áreas que agrupan a todas las especies de un mismo gremio alimentario (las convenciones y número de especies aparecen especificadas para cada gremio) proyectadas sobre el espacio multivariado de la conformación craneal. B: Deformación de las rejillas que permite visualizar el desplazamiento de la conformación craneal con respecto al consenso general; estas deformaciones permiten comparar a un hipercarnívoro típico (*Lycaon pictus*) con un omnívoro típico (*Pseudalopex gymnocercus*).

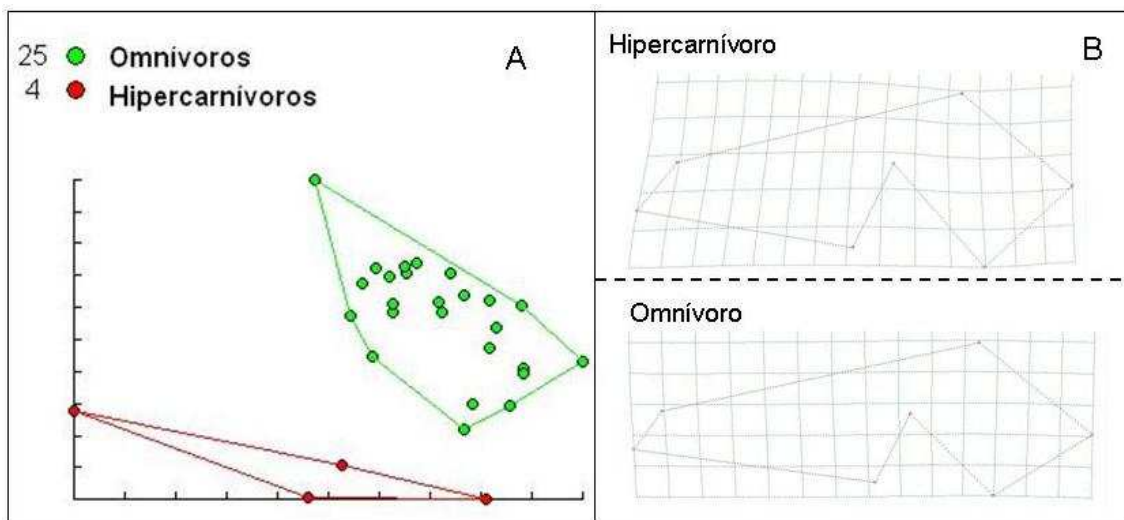


Figura 15. Análisis de deformaciones relativas para hembras bajo la combinación de *landmarks* Lateral 2. A: Proyección de los consensos para cada especie sobre las primeras dos deformaciones relativas (RW1 y RW2), los polígonos delimitan áreas que agrupan a todas las especies de un mismo gremio alimentario (las convenciones y número de especies aparecen especificadas para cada gremio) proyectadas sobre el espacio multivariado de la conformación craneal (los polígonos están agrupando según la categorización I, pero la categorización III también es soportada por el gráfico). B: Deformación de las rejillas que permite visualizar el desplazamiento de la

conformación craneal con respecto al consenso general; estas deformaciones permiten comparar a un hipercarnívoro (*Lycaon pictus*), un omnívoro (*Pseudalopex gymnocercus*), un insectívoro (*Otocyon megalotis*) y un carnívoro (*Canis mesomelas*) típicos. *Pseudalopex gymnocercus* y *Canis mesomelas* están proyectados sobre la pequeña zona de sobreposición que ocurre entre omnívoros y carnívoros en las deformaciones relativas (A), por lo que sus rejillas de conformación no se muestran tan diferentes (B), fallando en reflejar las diferencias más conspicuas entre sus respectivos gremios (Omnívoros y carnívoros, respectivamente).

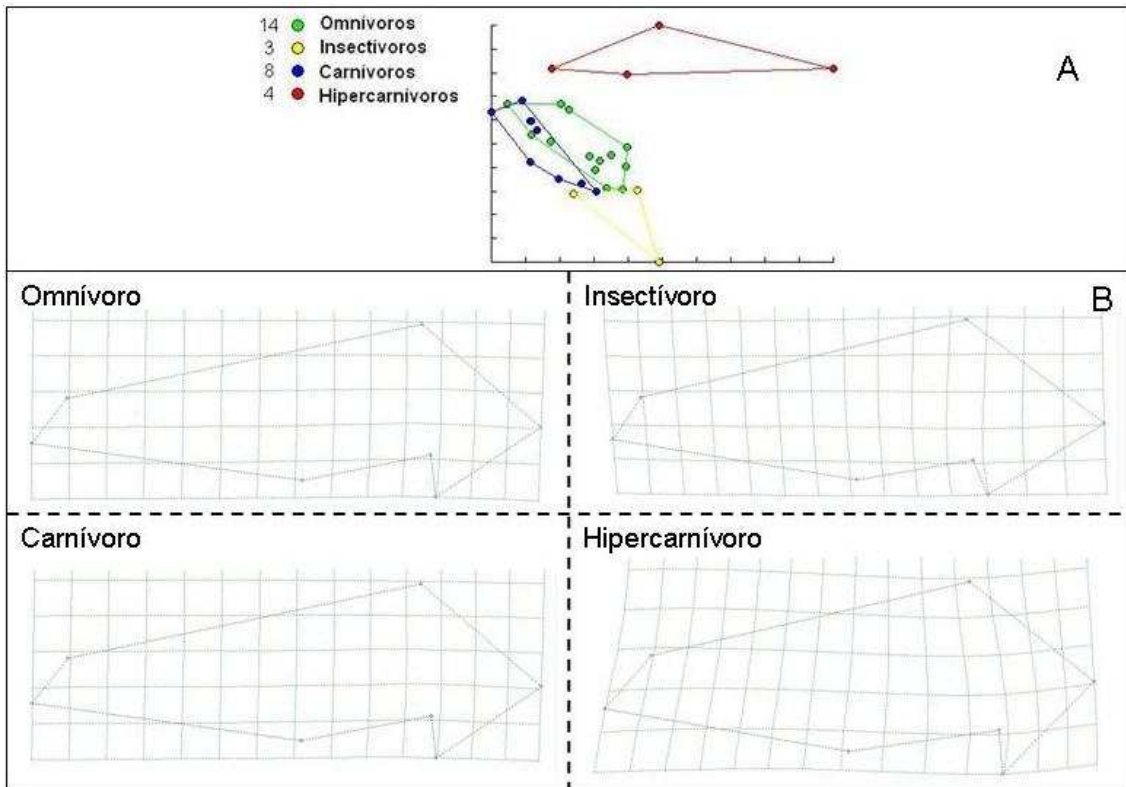


Figura 16. Análisis de deformaciones relativas para hembras bajo la combinación de *landmarks* Lateral 3. A: Proyección de los consensos para cada especie sobre las primeras dos deformaciones relativas (RW1 y RW2), los polígonos delimitan áreas que agrupan a todas las especies de un mismo gremio alimentario (las convenciones y número de especies aparecen especificadas para cada gremio) proyectadas sobre el espacio multivariado de la conformación craneal. B: Deformación de las rejillas que permite visualizar el desplazamiento de la conformación craneal con respecto al consenso general; estas deformaciones permiten comparar a un hipercarnívoro típico (*Lycaon pictus*) con un omnívoro típico (*Pseudalopex gymnocercus*).

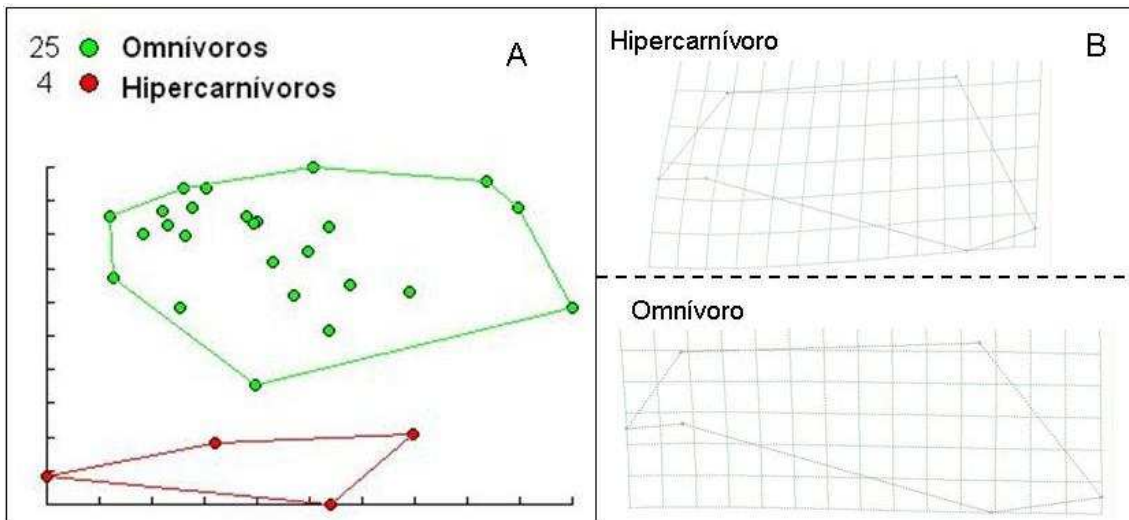


Figura 17. Análisis de deformaciones relativas para hembras bajo la combinación de *landmarks* Lateral 4. A: Proyección de los consensos para cada especie sobre las primeras dos deformaciones relativas (RW1 y RW2), los polígonos delimitan áreas que agrupan a todas las especies de un mismo gremio alimentario (las convenciones y número de especies aparecen especificadas para cada gremio) proyectadas sobre el espacio multivariado de la conformación craneal (los polígonos están agrupando según la categorización I, pero las categorizaciones II y III también están soportadas por el gráfico). La separación de las especies según la codificación I en las dos primeras deformaciones relativas fue bastante clara, donde la violación más evidente del patrón (ver sobreposición de polígonos) la presentó *Canis simensis* (cuya conformación muestra tendencias omnívoras, siendo un carnívoro). B: Deformación de las rejillas que permite visualizar el desplazamiento de la conformación craneal con respecto al consenso general; estas deformaciones permiten comparar a un hipercarnívoro (*Lycaon pictus*), un omnívoro (*Pseudalopex gymnocercus*), un insectívoro (*Otocyon megalotis*) y un carnívoro (*Canis mesomelas*) típicos.

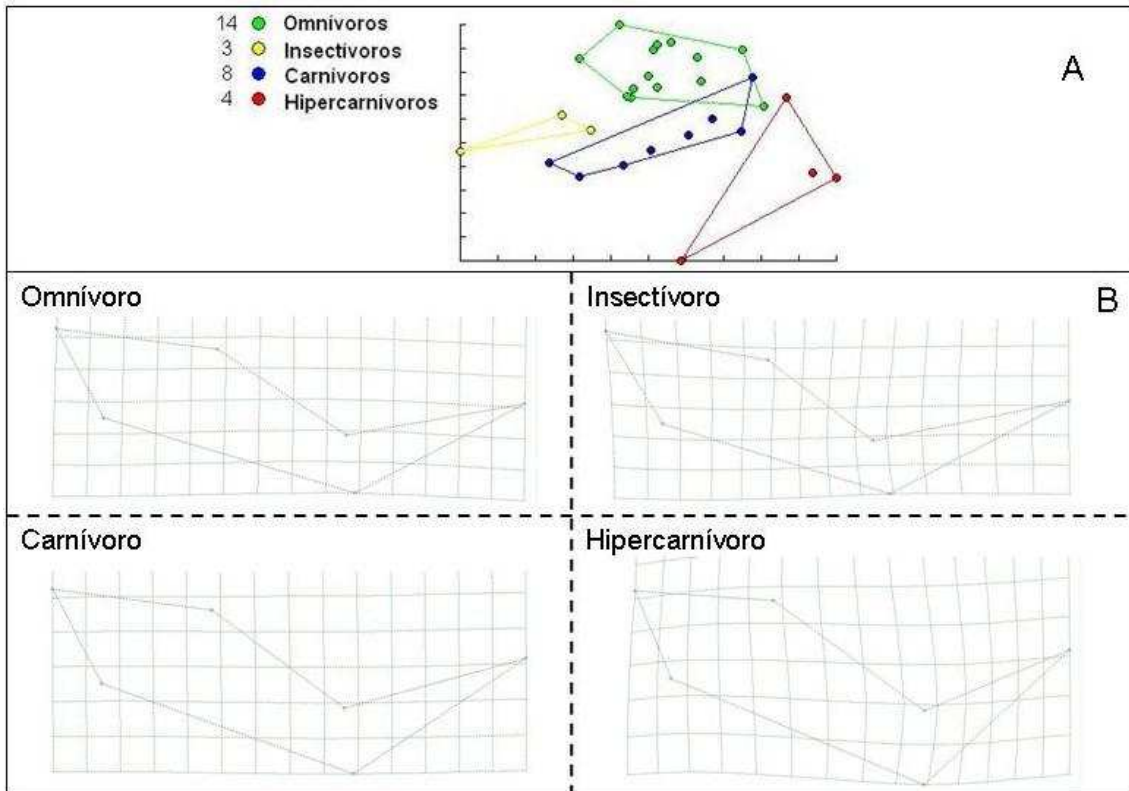


Figura 18. Análisis de deformaciones relativas para hembras bajo la combinación de *landmarks* Lateral 5. A: Proyección de los consensos para cada especie sobre las primeras dos deformaciones relativas (RW1 y RW2), los polígonos delimitan áreas que agrupan a todas las especies de un mismo gremio alimentario (las convenciones y número de especies aparecen especificadas para cada gremio) proyectadas sobre el espacio multivariado de la conformación craneal. B: Deformación de las rejillas que permite visualizar el desplazamiento de la conformación craneal con respecto al consenso general; estas deformaciones permiten comparar a un carnívoro típico (*Canis mesomelas*) con un omnívoro típico (*Pseudalopex gymnocercus*).

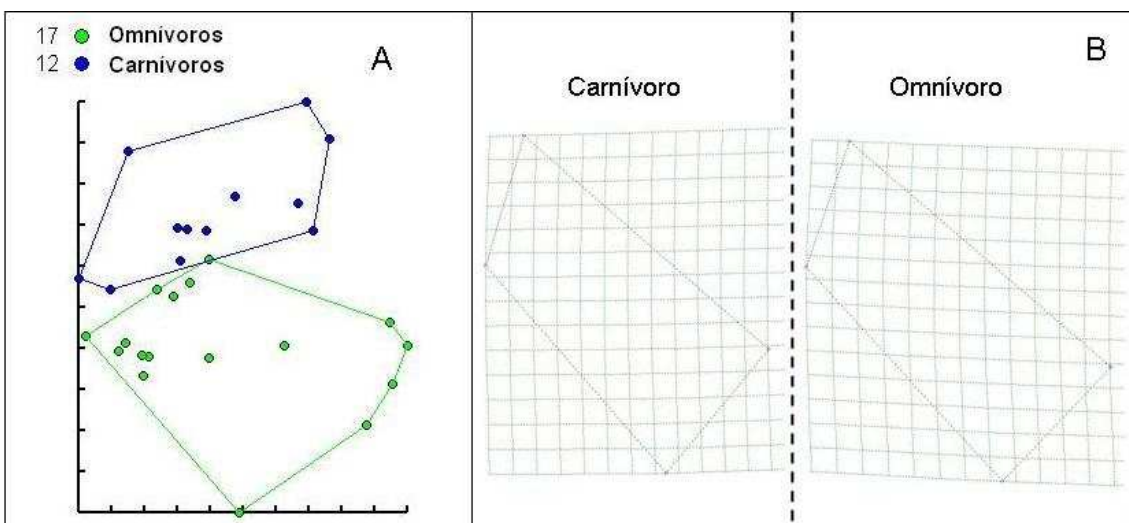


Figura 19. Análisis de deformaciones relativas para machos y hembras bajo la combinación de *landmarks* Dentario 1. A: Proyección de los consensos para

cada especie sobre las primeras dos deformaciones relativas (RW1 y RW2), los polígonos delimitan áreas que agrupan a todas las especies de un mismo gremio alimentario (las convenciones y número de especies aparecen especificadas para cada gremio) proyectadas sobre el espacio multivariado de la conformación craneal. B: Deformación de las rejillas que permite visualizar el desplazamiento de la conformación craneal con respecto al consenso general; estas deformaciones permiten comparar a un hipercarnívoro típico (*Lycaon pictus*) con un omnívoro típico (*Cerdocyon thous*).

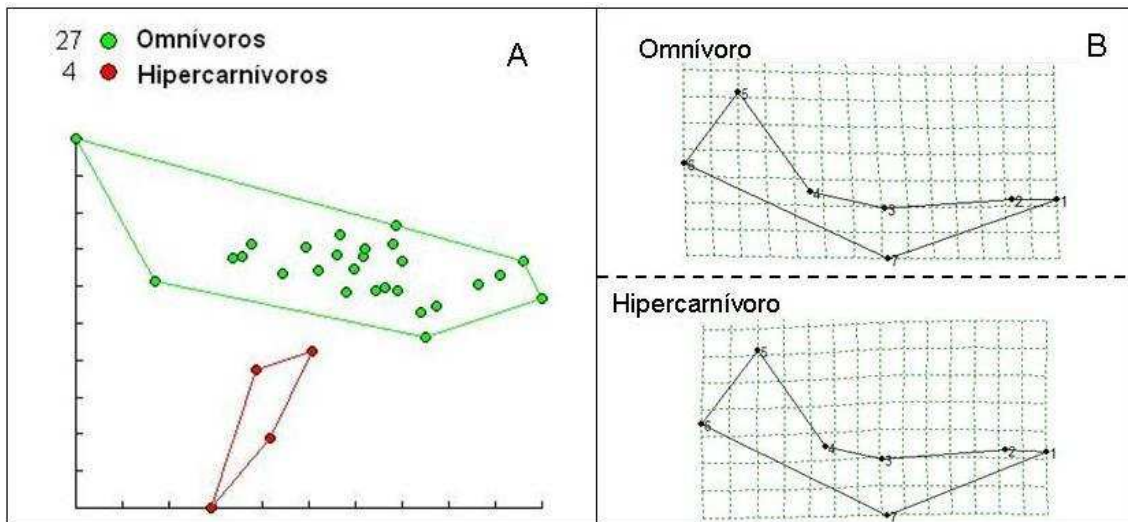


Figura 20. Análisis de deformaciones relativas para machos y hembras bajo la combinación de *landmarks* Dentario 2. A: Proyección de los consensos para cada especie sobre las primeras dos deformaciones relativas (RW1 y RW2), los polígonos delimitan áreas que agrupan a todas las especies de un mismo gremio alimentario (las convenciones y número de especies aparecen especificadas para cada gremio) proyectadas sobre el espacio multivariado de la conformación craneal; los polígonos están agrupando según la categorización III (Arriba) y II (Abajo). B: Deformación de las rejillas que permite visualizar el desplazamiento de la conformación craneal con respecto al consenso general; estas deformaciones permiten comparar a un hipercarnívoro (*Lycaon pictus*), un omnívoro (*Cerdocyon thous*) y un carnívoro (*Canis mesomelas*) típicos. *Canis mesomelas* está proyectado sobre la zona de superposición que ocurre entre omnívoros y carnívoros en las deformaciones relativas (A, abajo), por lo que sus rejillas de conformación no se muestran tan diferentes con las de *Cerdocyon thous* (B), fallando en reflejar las diferencias más conspicuas entre sus respectivos gremios (Carnívoros y omnívoros, respectivamente).

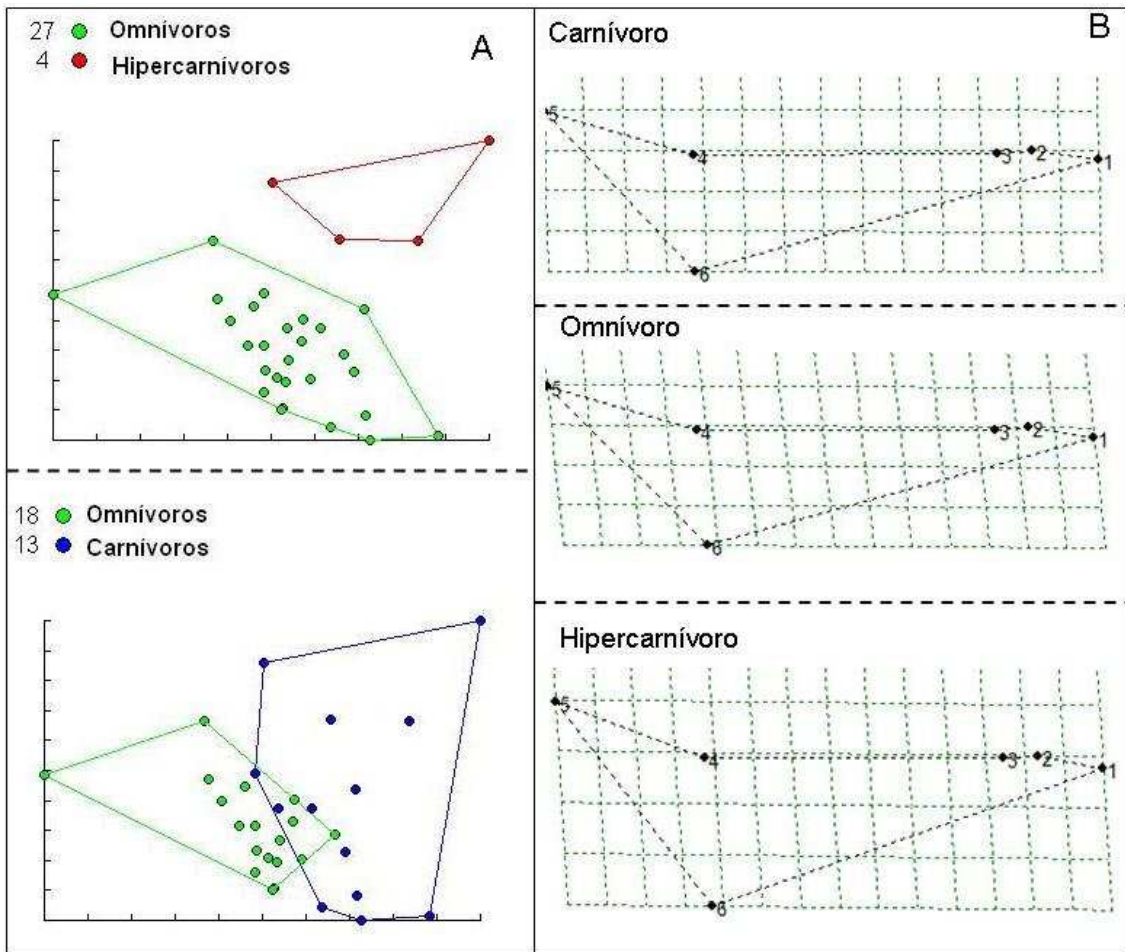


Figura 21. Análisis de deformaciones relativas para machos bajo la combinación de *landmarks* Dentario 1. A: Proyección de los consensos para cada especie sobre las primeras dos deformaciones relativas (RW1 y RW2), los polígonos delimitan áreas que agrupan a todas las especies de un mismo gremio alimentario (las convenciones y número de especies aparecen especificadas para cada gremio) proyectadas sobre el espacio multivariado de la conformación craneal. B: Deformación de las rejillas que permite visualizar el desplazamiento de la conformación craneal con respecto al consenso general; estas deformaciones permiten comparar a un hipercarnívoro típico (*Lycaon pictus*) con un omnívoro típico (*Cerdocyon thous*).

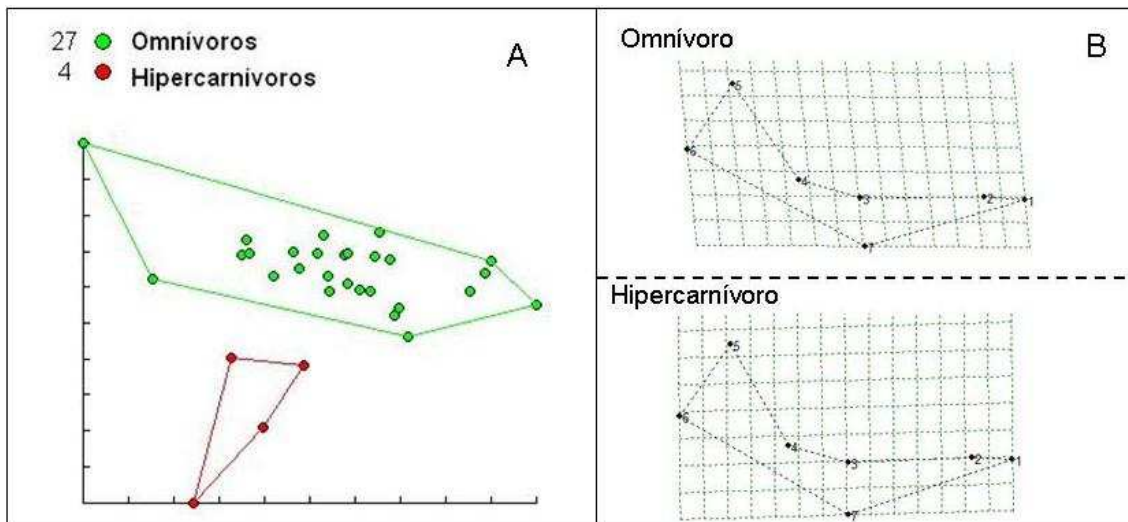


Figura 22. Análisis de deformaciones relativas para machos bajo la combinación de *landmarks* Dentario 2. A: Proyección de los consensos para cada especie sobre las primeras dos deformaciones relativas (RW1 y RW2), los polígonos delimitan áreas que agrupan a todas las especies de un mismo gremio alimentario (las convenciones y número de especies aparecen especificadas para cada gremio) proyectadas sobre el espacio multivariado de la conformación craneal; los polígonos están agrupando según la categorización III (Arriba) y II (Abajo). B: Deformación de las rejillas que permite visualizar el desplazamiento de la conformación craneal con respecto al consenso general; estas deformaciones permiten comparar a un hipercarnívoro (*Lycaon pictus*), un omnívoro (*Cerdocyon thous*) y un carnívoro (*Canis mesomelas*) típicos. *Canis mesomelas* está proyectado sobre la zona de superposición que ocurre entre omnívoros y carnívoros en las deformaciones relativas (A, abajo), por lo que sus rejillas de conformación no se muestran tan diferentes con las de *Cerdocyon thous* (B), fallando en reflejar las diferencias más conspicuas entre sus respectivos gremios (Carnívoros y omnívoros, respectivamente).

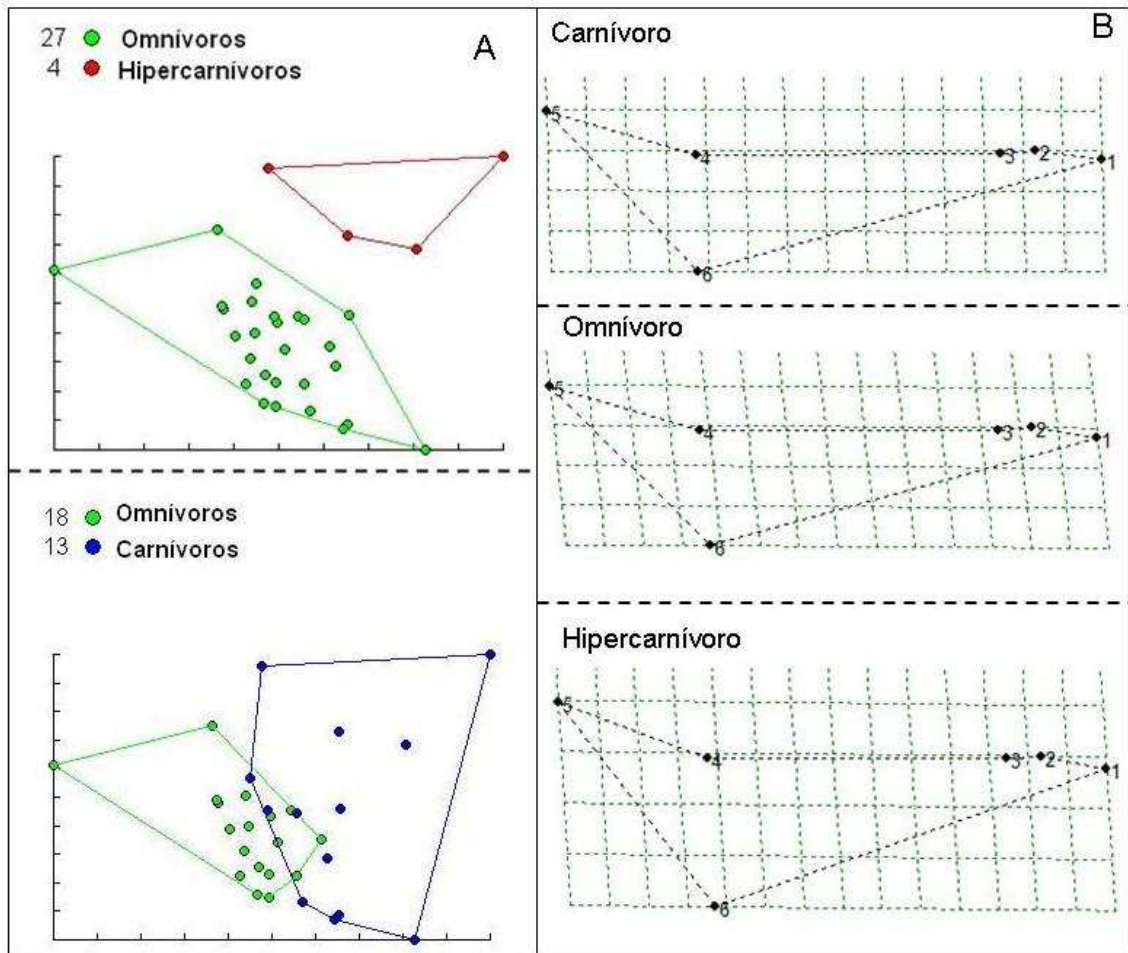


Figura 23. Análisis de deformaciones relativas para hembras bajo la combinación de *landmarks* Dentario 1. A: Proyección de los consensos para cada especie sobre las primeras dos deformaciones relativas (RW1 y RW2), los polígonos delimitan áreas que agrupan a todas las especies de un mismo gremio alimentario (las convenciones y número de especies aparecen especificadas para cada gremio) proyectadas sobre el espacio multivariado de la conformación craneal. B: Deformación de las rejillas que permite visualizar el desplazamiento de la conformación craneal con respecto al consenso general; estas deformaciones permiten comparar a un hipercarnívoro típico (*Lycaon pictus*) con un omnívoro típico (*Cerdocyon thous*).

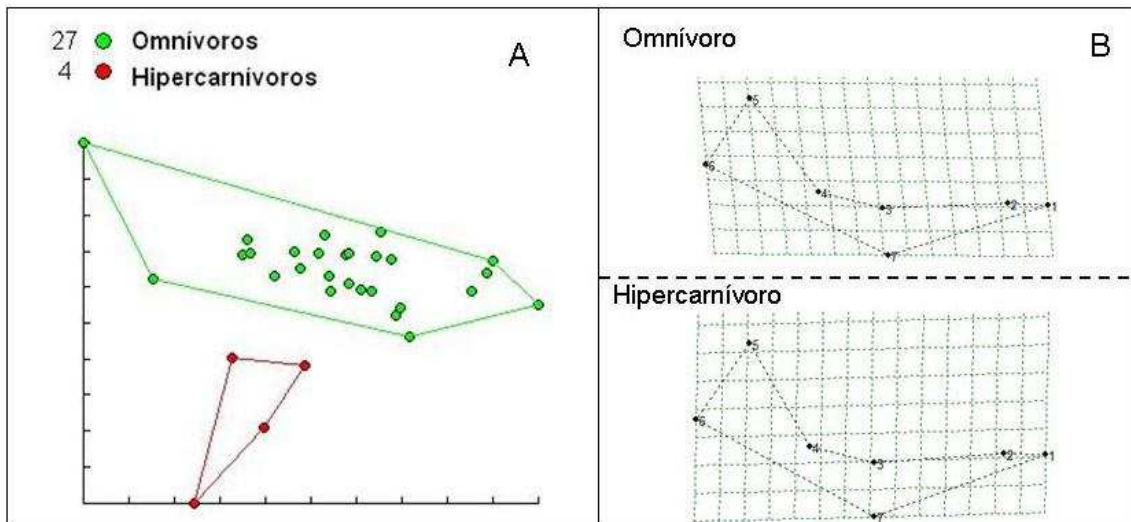


Figura 24. Análisis de deformaciones relativas para hembras bajo la combinación de *landmarks* Dentario 2. A: Proyección de los consensos para cada especie sobre las primeras dos deformaciones relativas (RW1 y RW2), los polígonos delimitan áreas que agrupan a todas las especies de un mismo gremio alimentario (las convenciones y número de especies aparecen especificadas para cada gremio) proyectadas sobre el espacio multivariado de la conformación craneal; los polígonos están agrupando según la categorización III (Arriba) y II (Abajo). B: Deformación de las rejillas que permite visualizar el desplazamiento de la conformación craneal con respecto al consenso general; estas deformaciones permiten comparar a un hipercarnívoro (*Lycaon pictus*), un omnívoro (*Cerdocyon thous*) y un carnívoro (*Canis mesomelas*) típicos. *Canis mesomelas* está proyectado sobre la zona de superposición que ocurre entre omnívoros y carnívoros en las deformaciones relativas (A, abajo), por lo que sus rejillas de conformación no se muestran tan diferentes con las de *Cerdocyon thous* (B), fallando en reflejar las diferencias más conspicuas entre sus respectivos gremios (Carnívoros y omnívoros, respectivamente).

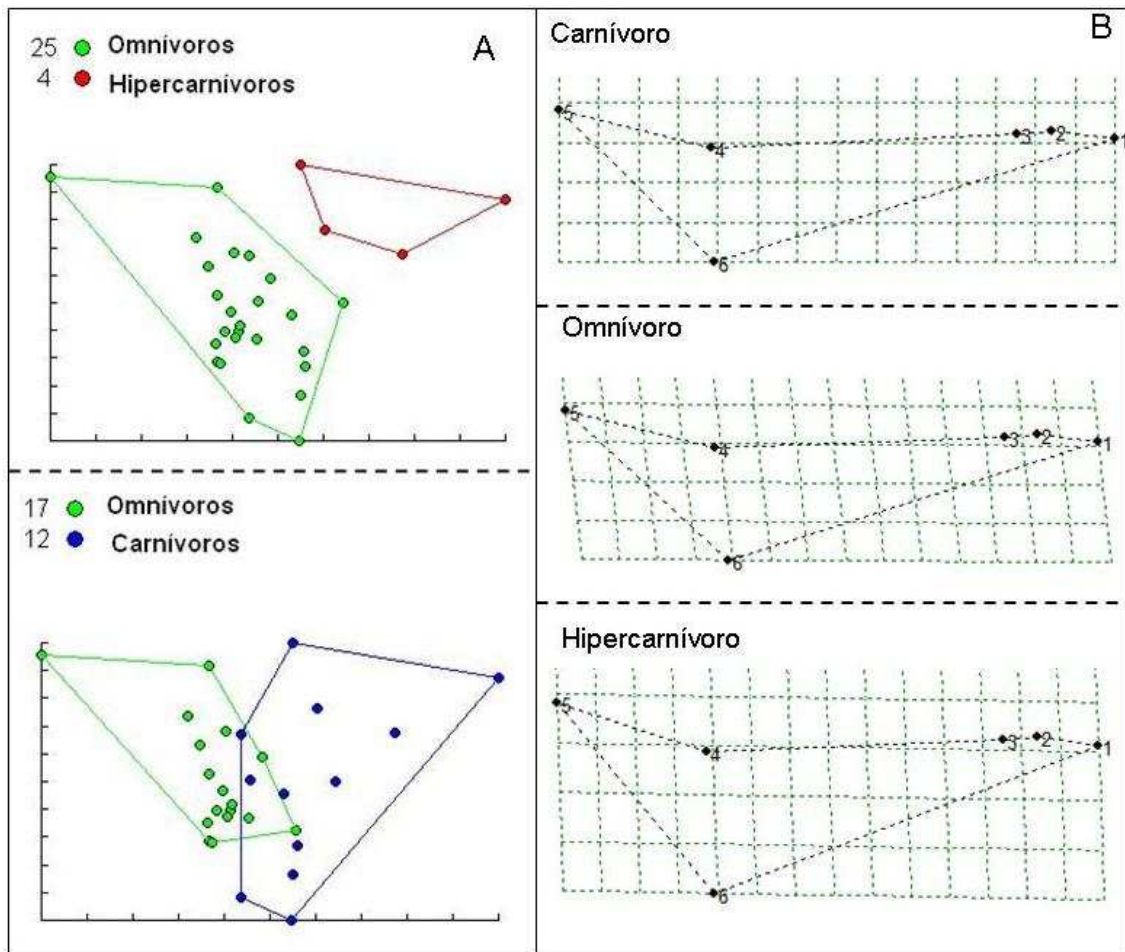


Figura 25. Dendrograma construido con las distancias de Mahalanobis mediante el algoritmo de UPGMA, agrupando las conformaciones craneales a partir de los gremios alimentarios según la propuesta de codificación I para machos y hembras bajo la combinación de *landmarks* Lateral 2.

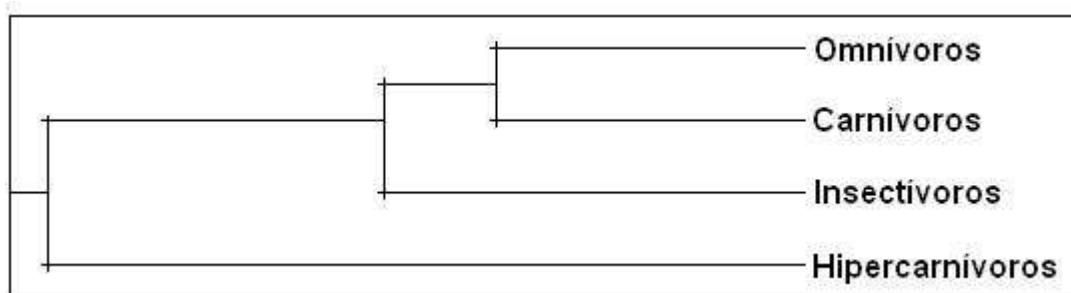


Figura 26. Representación gráfica de la diferenciación de las estrategias alimentarias (1 = Omnívoros, 2 = Hiper-carnívoros) según la propuesta de codificación III para machos y hembras bajo la combinación de *landmarks* Lateral 1. Las cajas resumen esquemáticamente la distribución de individuos para cada gremio de acuerdo con el tamaño. La línea que atraviesa la caja corresponde a la mediana mientras que sus extremos corresponden a los cuartiles 25 y 75; las líneas por encima y por debajo de las cajas representan los percentiles 10 y 90. Obsérvese la gran cantidad de valores extremos (puntos sueltos) dispersos sobre el límite de la distribución omnívora.

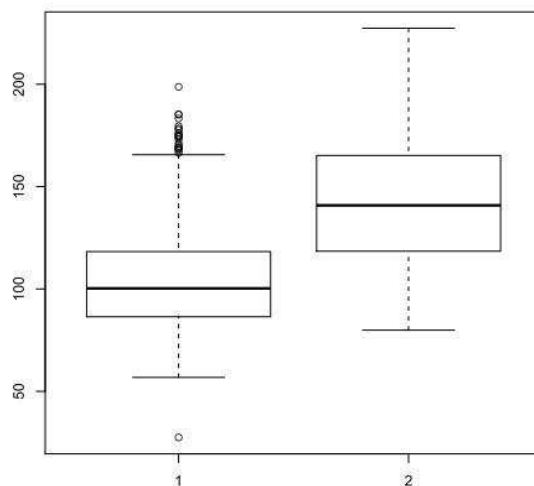


Figura 27. Representación gráfica de la diferenciación de las estrategias alimentarias (1 = Omnívoros, 2 = Hipercarnívoros) según la propuesta de codificación III para machos y hembras bajo la combinación de *landmarks* Lateral 2. Las cajas resumen esquemáticamente la distribución de individuos para cada gremio de acuerdo con el tamaño. La línea que atraviesa la caja corresponde a la mediana mientras que sus extremos corresponden a los cuarteles 25 y 75; las líneas por encima y por debajo de las cajas representan los percentiles 10 y 90. Obsérvese la gran cantidad de

valores extremos (puntos sueltos) dispersos sobre el límite de la distribución omnívora.

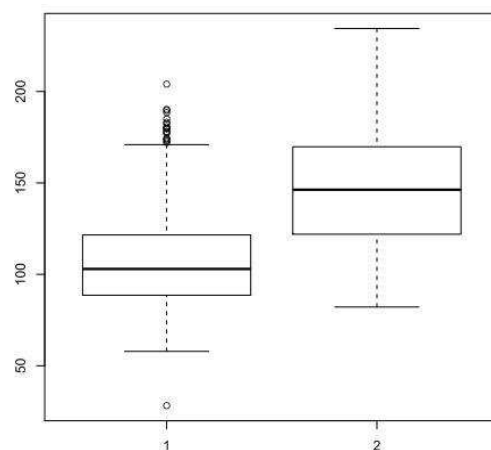


Figura 28. Representación gráfica de la diferenciación de las estrategias alimentarias (O = Omnívoros, I = Insectívoros, C = Carnívoros, H = Hipercarnívoros) según la propuesta de codificación I para machos y hembras bajo la combinación de *landmarks* Lateral 2. Las cajas resumen esquemáticamente la distribución de individuos para cada gremio de acuerdo con el tamaño. La línea que atraviesa la caja corresponde a la mediana mientras que sus extremos corresponden a los cuarteles 25 y 75; las líneas por encima y por debajo de las cajas representan los percentiles 10 y 90. Obsérvese la gran cantidad de valores extremos (puntos sueltos) dispersos sobre el límite de la distribución omnívora.

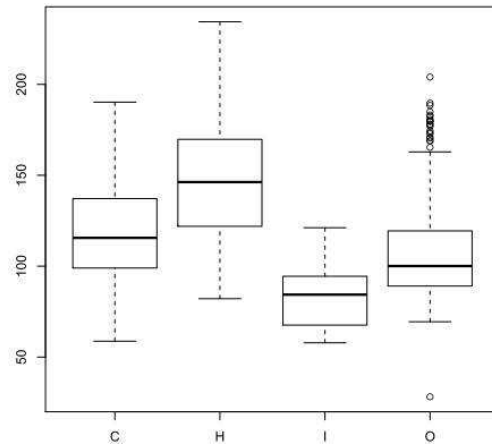


Figura 29. Representación gráfica de la diferenciación de las estrategias alimentarias (1 = Omnívoros, 2 = Hiper carnívoros) según la propuesta de codificación c para machos y hembras bajo la combinación de *landmarks* Lateral 3. Las cajas resumen esquemáticamente la distribución de individuos para cada gremio de acuerdo con el tamaño. La línea que atraviesa la caja corresponde a la mediana mientras que sus extremos corresponden a los cuarteles 25 y 75; las líneas por encima y por debajo de las cajas representan los percentiles 10 y 90. Obsérvese la gran cantidad de

valores extremos (puntos sueltos) dispersos sobre el límite de la distribución omnívora.

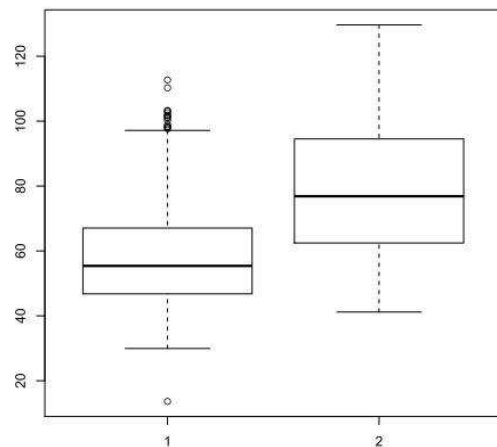


Figura 30. Representación gráfica de la diferenciación de las estrategias alimentarias (1 = Omnívoros, 2 = Hiper carnívoros) según la propuesta de codificación III para machos y hembras bajo la combinación de *landmarks* Lateral 4. Las cajas resumen esquemáticamente la distribución de individuos para cada gremio de acuerdo con el tamaño. La línea que atraviesa la caja corresponde a la mediana mientras que sus extremos corresponden a los cuarteles 25 y 75; las líneas por encima y por debajo de las cajas representan los percentiles 10 y 90. Obsérvese la gran cantidad de

valores extremos (puntos sueltos) dispersos sobre el límite de la distribución omnívora.

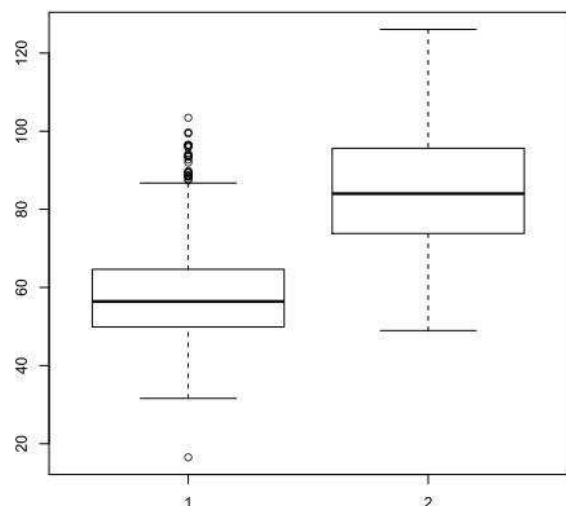


Figura 31. Representación gráfica de la diferenciación de las estrategias alimentarias (1 = Omnívoros, 2 = Carnívoros) según la propuesta de codificación II para machos y hembras bajo la combinación de *landmarks* Lateral 4. Las cajas resumen esquemáticamente la distribución de individuos para cada gremio de acuerdo con el tamaño. La línea que atraviesa la caja corresponde a la mediana mientras que sus extremos corresponden a los cuarteles 25 y 75; las líneas por encima y por debajo de las cajas representan los percentiles 10 y 90. Obsérvese la gran cantidad de

valores extremos (puntos sueltos) dispersos sobre el límite de la distribución omnívora.

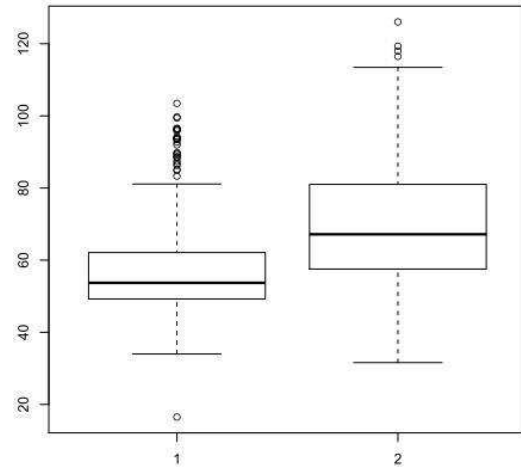


Figura 32. Representación gráfica de la diferenciación de las estrategias alimentarias (O = Omnívoros, I = Insectívoros, C = Carnívoros, H = Hiper carnívoros) según la propuesta de codificación I para machos y hembras bajo la combinación de *landmarks* Lateral 4. Las cajas resumen esquemáticamente la distribución de individuos para cada gremio de acuerdo con el tamaño. La línea que atraviesa la caja corresponde a la mediana mientras que sus extremos corresponden a los cuarteles 25 y 75; las líneas por encima y por debajo de las cajas representan los percentiles 10 y 90.

Obsérvese la gran cantidad de valores extremos (puntos sueltos) dispersos sobre el límite de la distribución omnívora.

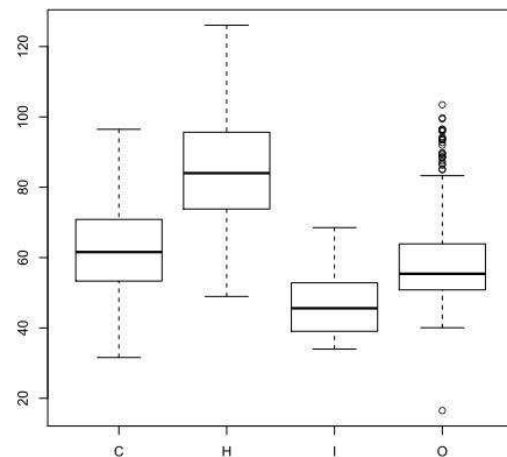


Figura 33. Representación gráfica de la diferenciación de las estrategias alimentarias (1 = Omnívoros, 2 = Carnívoros) según la propuesta de codificación II para machos y hembras bajo la combinación de *landmarks* Lateral 5. Las cajas resumen esquemáticamente la distribución de individuos para cada gremio de acuerdo con el tamaño. La línea que atraviesa la caja corresponde a la mediana mientras que sus extremos corresponden a los cuarteles 25 y 75; las líneas por encima y por debajo de las cajas representan los percentiles 10 y 90. Obsérvese la gran cantidad de valores extremos (puntos sueltos) dispersos sobre el límite de la distribución omnívora.

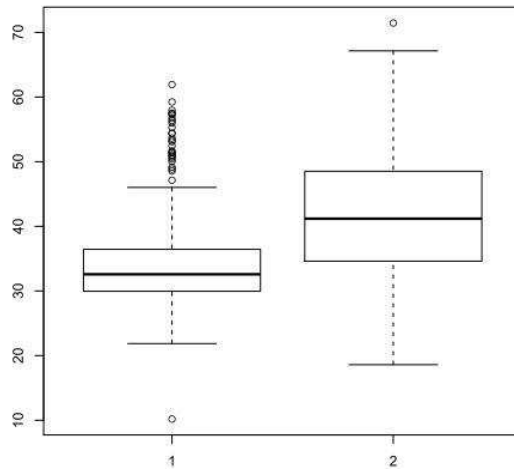


Figura 34. Representación gráfica de la diferenciación de las estrategias alimentarias (1 = Omnívoros, 2 = Hiper carnívoros) según la propuesta de codificación III para machos bajo la combinación de *landmarks* Lateral 1. Las cajas resumen esquemáticamente la distribución de individuos para cada gremio de acuerdo con el tamaño. La línea que atraviesa la caja corresponde a la mediana mientras que sus extremos corresponden a los cuartiles 25 y 75; las líneas por encima y por debajo de las cajas representan los percentiles 10 y 90. Obsérvese que hay valores extremos (puntos sueltos)

dispersos sobre el límite de la distribución omnívora.

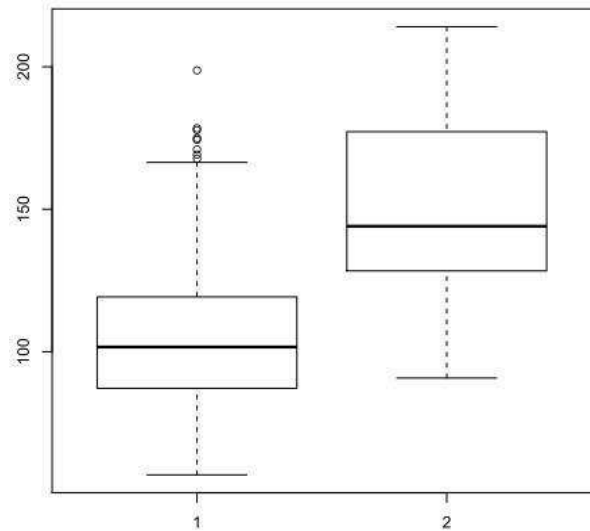


Figura 35. Representación gráfica de la diferenciación de las estrategias alimentarias (1 = Omnívoros, 2 = Hiper carnívoros) según la propuesta de codificación III para machos bajo la combinación de *landmarks* Lateral 2. Las cajas resumen esquemáticamente la distribución de individuos para cada gremio de acuerdo con el tamaño. La línea que atraviesa la caja corresponde a la mediana mientras que sus extremos corresponden a los cuartiles 25 y 75; las líneas por encima y por debajo de las cajas representan los percentiles 10 y 90. Obsérvese que hay valores

extremos (puntos sueltos) dispersos sobre el límite de la distribución omnívora.

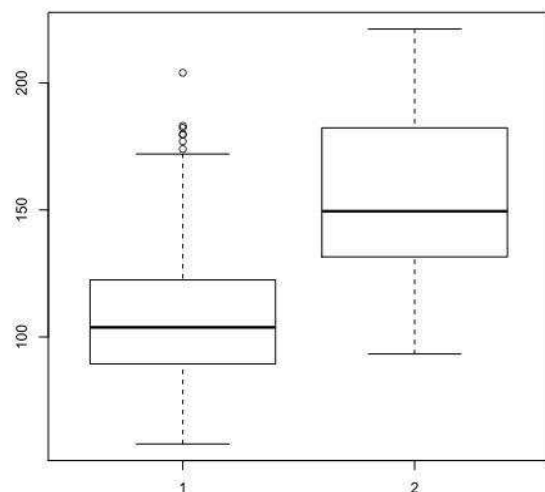


Figura 36. Representación gráfica de la diferenciación de las estrategias alimentarias (O = Omnívoros, I = Insectívoros, C = Carnívoros, H = Hipercarnívoros) según la propuesta de codificación I para machos bajo la combinación de *landmarks* Lateral 2. Las cajas resumen esquemáticamente la distribución de individuos para cada gremio de acuerdo con el tamaño. La línea que atraviesa la caja corresponde a la mediana mientras que sus extremos corresponden a los cuarteles 25 y 75; las líneas por encima y por debajo de las cajas representan los percentiles 10 y 90. Obsérvese que hay valores

extremos (puntos sueltos) dispersos sobre el límite de la distribución omnívora.

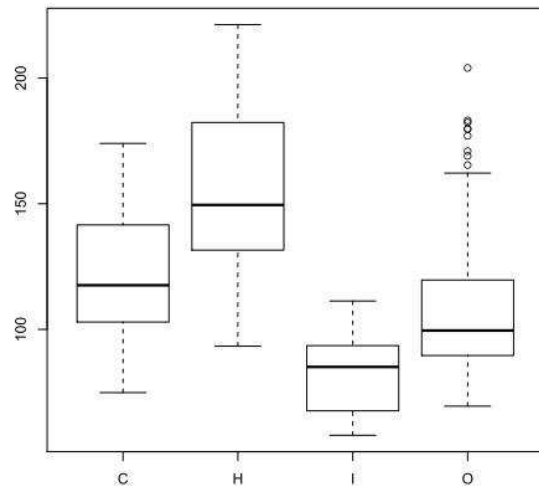


Figura 37. Representación gráfica de la diferenciación de las estrategias alimentarias (1 = Omnívoros, 2 = Hipercarnívoros) según la propuesta de codificación III para machos bajo la combinación de *landmarks* Lateral 3. Las cajas resumen esquemáticamente la distribución de individuos para cada gremio de acuerdo con el tamaño. La línea que atraviesa la caja corresponde a la mediana mientras que sus extremos corresponden a los cuarteles 25 y 75; las líneas por encima y por debajo de las cajas representan los percentiles 10 y 90. Obsérvese que hay valores

extremos (puntos sueltos) dispersos sobre el límite de la distribución omnívora.

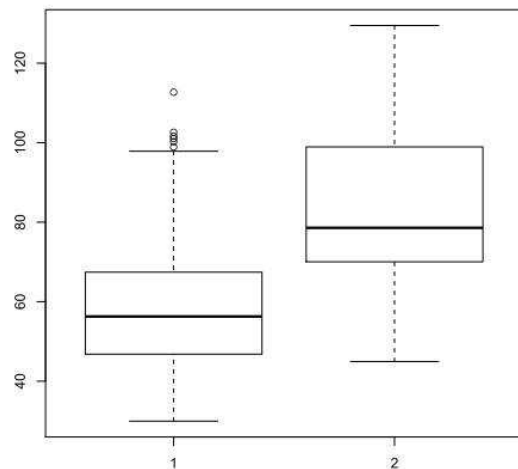


Figura 38. Representación gráfica de la diferenciación de las estrategias alimentarias (1 = Omnívoros, 2 = Hipercarnívoros) según la propuesta de codificación III para machos bajo la combinación de *landmarks* Lateral 4. Las cajas resumen esquemáticamente la distribución de individuos para cada gremio de acuerdo con el tamaño. La línea que atraviesa la caja corresponde a la mediana mientras que sus extremos corresponden a los cuarteles 25 y 75; las líneas por encima y por debajo de las cajas representan los percentiles 10 y 90. Obsérvese que hay valores extremos (puntos sueltos) dispersos sobre el límite de la distribución omnívora.

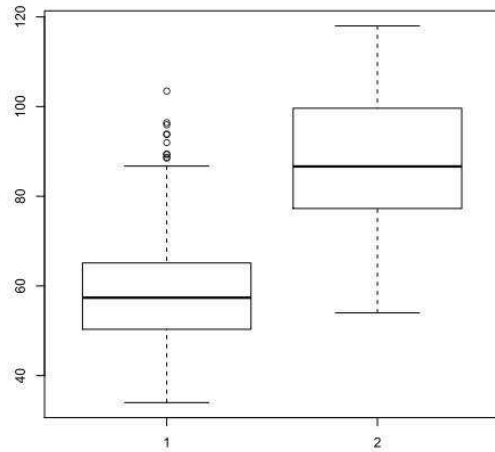


Figura 39. Representación gráfica de la diferenciación de las estrategias alimentarias (1 = Omnívoros, 2 = Carnívoros) según la propuesta de codificación II para machos bajo la combinación de *landmarks* Lateral 4. Las cajas resumen esquemáticamente la distribución de individuos para cada gremio de acuerdo con el tamaño. La línea que atraviesa la caja corresponde a la mediana mientras que sus extremos corresponden a los cuartiles 25 y 75; las líneas por encima y por debajo de las cajas representan los percentiles 10 y 90. Obsérvese la gran cantidad de valores extremos (puntos sueltos)

dispersos sobre el límite de la distribución omnívora.

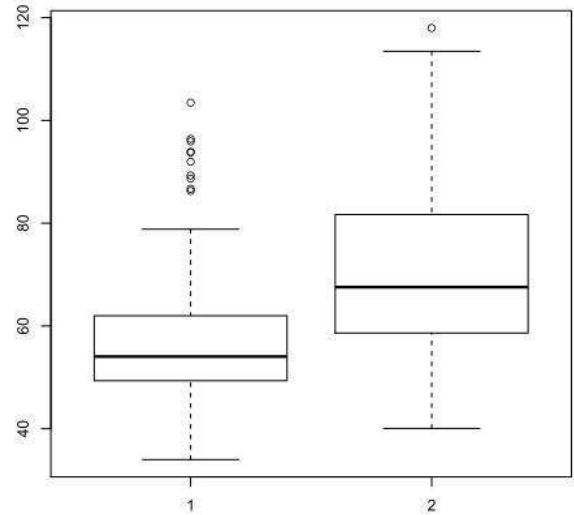


Figura 40. Representación gráfica de la diferenciación de las estrategias alimentarias (O = Omnívoros, I = Insectívoros, C = Carnívoros, H = Hiper carnívoros) según la propuesta de codificación I para machos bajo la combinación de *landmarks* Lateral 4. Las cajas resumen esquemáticamente la distribución de individuos para cada gremio de acuerdo con el tamaño. La línea que atraviesa la caja corresponde a la mediana mientras que sus extremos corresponden a los cuartiles 25 y 75; las líneas por encima y por debajo de las cajas representan los percentiles 10 y 90. Obsérvese la gran cantidad de

valores extremos (puntos sueltos) dispersos sobre el límite de la distribución omnívora.

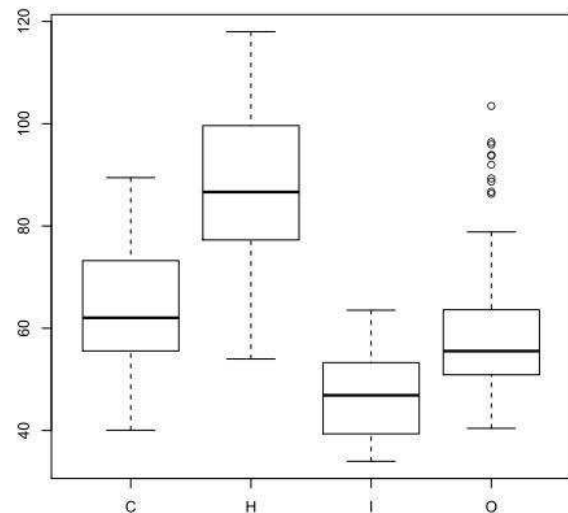


Figura 41. Representación gráfica de la diferenciación de las estrategias alimentarias (1 = Omnívoros, 2 = Carnívoros) según la propuesta de codificación II para machos bajo la combinación de *landmarks* Lateral 5. Las cajas resumen esquemáticamente la distribución de individuos para cada gremio de acuerdo con el tamaño. La línea que atraviesa la caja corresponde a la mediana mientras que sus extremos corresponden a los cuarteles 25 y 75; las líneas por encima y por debajo de las cajas representan los percentiles 10 y 90. Obsérvese la gran cantidad de

valores extremos (puntos sueltos) dispersos sobre el límite de la distribución omnívora.

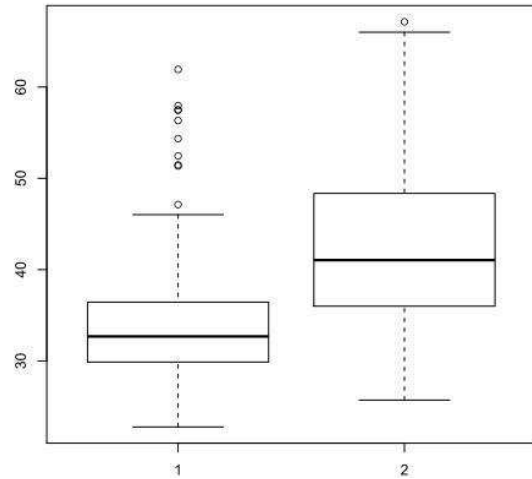


Figura 42. Representación gráfica de la diferenciación de las estrategias alimentarias (1 = Omnívoros, 2 = Hiper carnívoros) según la propuesta de codificación III para hembras bajo la combinación de *landmarks* Lateral 1. Las cajas resumen esquemáticamente la distribución de individuos para cada gremio de acuerdo con el tamaño. La línea que atraviesa la caja corresponde a la mediana mientras que sus extremos corresponden a los cuarteles 25 y 75; las líneas por encima y por debajo de las cajas representan los percentiles 10 y 90. Obsérvese que hay valores

extremos (puntos sueltos) dispersos sobre el límite de la distribución omnívora.

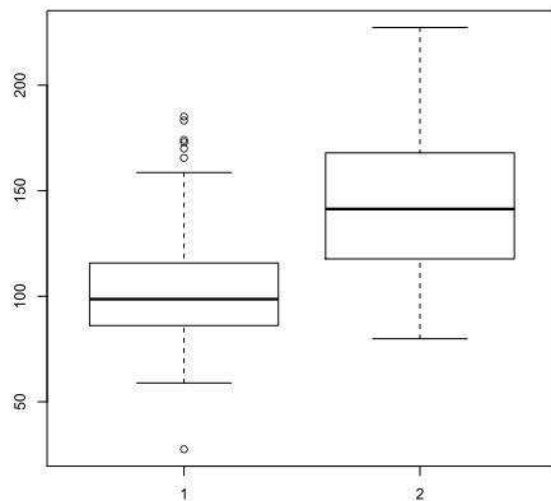


Figura 43. Representación gráfica de la diferenciación de las estrategias alimentarias (1 = Omnívoros, 2 = Hiper carnívoros) según la propuesta de codificación III para hembras bajo la combinación de *landmarks* Lateral 2. Las cajas resumen esquemáticamente la distribución de individuos para cada gremio de acuerdo con el tamaño. La línea que atraviesa la caja corresponde a la mediana mientras que sus extremos corresponden a los cuarteles 25 y 75; las líneas por encima y por debajo de las cajas representan los percentiles 10 y 90. Obsérvese que hay valores extremos (puntos sueltos) dispersos sobre el límite de la distribución omnívora.

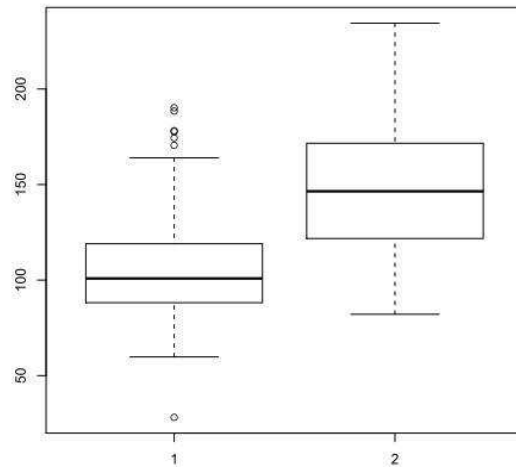


Figura 44. Representación gráfica de la diferenciación de las estrategias alimentarias (O = Omnívoros, I = Insectívoros, C = Carnívoros, H = Hiper carnívoros) según la propuesta de codificación I para hembras bajo la combinación de *landmarks* Lateral 2. Las cajas resumen esquemáticamente la distribución de individuos para cada gremio de acuerdo con el tamaño. La línea que atraviesa la caja corresponde a la mediana mientras que sus extremos corresponden a los cuartiles 25 y 75; las líneas por encima y por debajo de las cajas representan los percentiles 10 y 90. Obsérvese que hay valores

extremos (puntos sueltos) dispersos sobre el límite de la distribución omnívora.

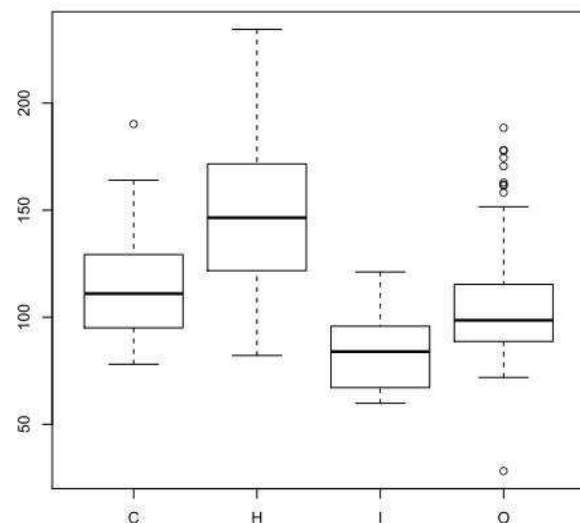


Figura 45. Representación gráfica de la diferenciación de las estrategias alimentarias (1 = Omnívoros, 2 = Hiper carnívoros) según la propuesta de codificación III para hembras bajo la combinación de *landmarks* Lateral 3. Las cajas resumen esquemáticamente la distribución de individuos para cada gremio de acuerdo con el tamaño. La línea que atraviesa la caja corresponde a la mediana mientras que sus extremos corresponden a los cuartiles 25 y 75; las líneas por encima y por debajo de las cajas representan los percentiles 10 y 90.

Obsérvese que hay valores extremos (puntos sueltos) dispersos sobre el límite de la distribución omnívora.

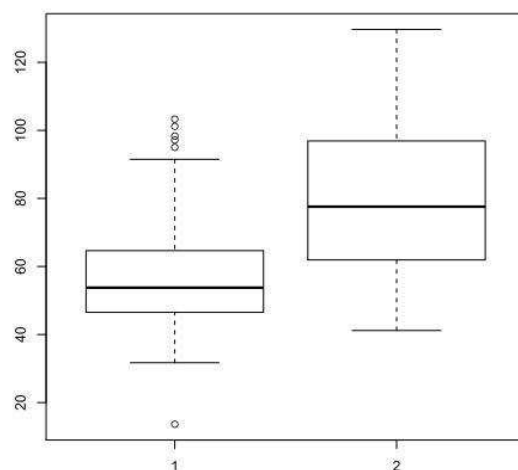


Figura 46. Representación gráfica de la diferenciación de las estrategias alimentarias (1 = Omnívoros, 2 = Hiper carnívoros) según la propuesta de codificación III para hembras bajo la combinación de *landmarks* Lateral 4. Las cajas resumen esquemáticamente la distribución de individuos para cada gremio de acuerdo con el tamaño. La línea que atraviesa la caja corresponde a la mediana mientras que sus extremos corresponden a los cuartiles 25 y 75; las líneas por encima y por debajo de las cajas representan los percentiles 10 y 90. Obsérvese que la gran cantidad de

valores extremos (puntos sueltos) dispersos sobre el límite de la distribución omnívora.

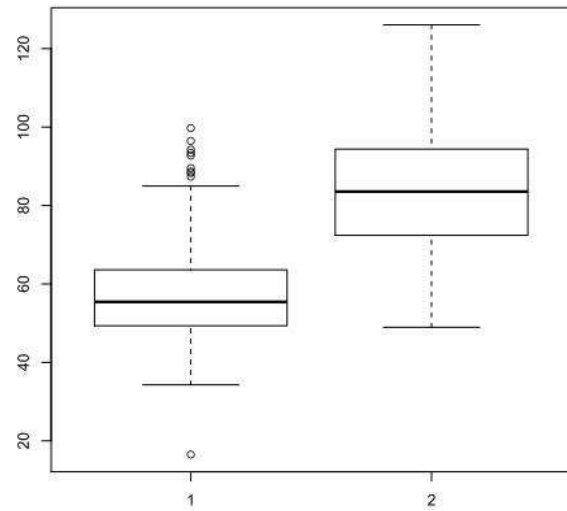


Figura 47. Representación gráfica de la diferenciación de las estrategias alimentarias (1 = Omnívoros, 2 = Carnívoros) según la propuesta de codificación II para hembras bajo la combinación de *landmarks* Lateral 4. Las cajas resumen esquemáticamente la distribución de individuos para cada gremio de acuerdo con el tamaño. La línea que atraviesa la caja corresponde a la mediana mientras que sus extremos corresponden a los cuartiles 25 y 75; las líneas por encima y por debajo de las cajas representan los percentiles 10 y 90. Obsérvese la gran cantidad de

valores extremos (puntos sueltos) dispersos sobre el límite de la distribución omnívora.

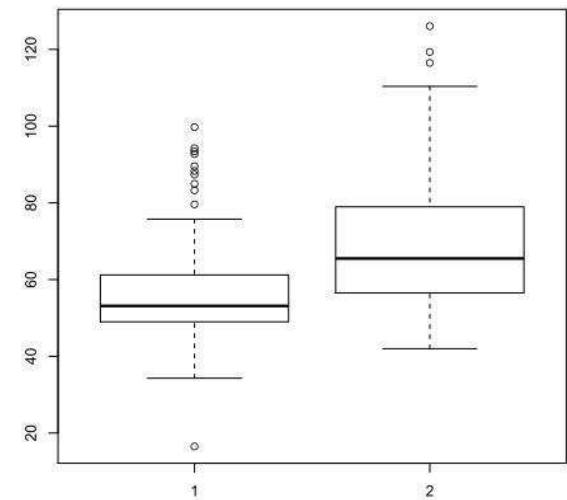


Figura 48. Representación gráfica de la diferenciación de las estrategias alimentarias (O = Omnívoros, I = Insectívoros, C = Carnívoros, H = Hiper carnívoros) según la propuesta de codificación I para hembras bajo la combinación de *landmarks* Lateral 4. Las cajas resumen esquemáticamente la distribución de individuos para cada gremio de acuerdo con el tamaño. La línea que atraviesa la caja corresponde a la mediana mientras que sus extremos corresponden a los cuartiles 25 y 75; las líneas por encima y por debajo de las cajas representan los percentiles 10 y 90. Obsérvese la gran cantidad de valores extremos (puntos sueltos) dispersos sobre el límite de la distribución omnívora.

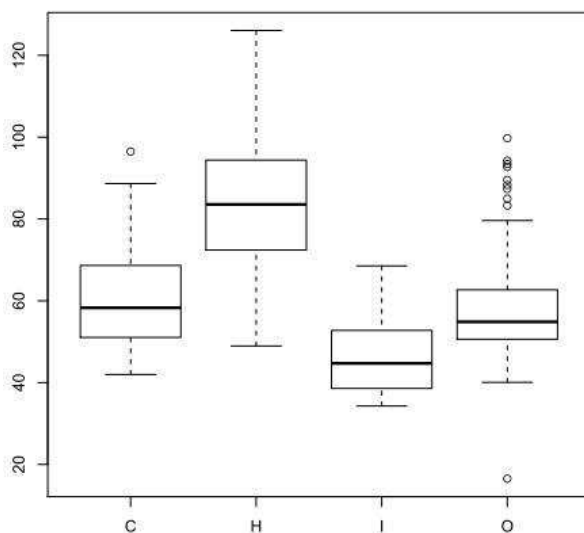


Figura 49. Representación gráfica de la diferenciación de las estrategias alimentarias (1 = Omnívoros, 2 = Carnívoros) según la propuesta de codificación II para hembras bajo la combinación de *landmarks* Lateral 5. Las cajas resumen esquemáticamente la distribución de individuos para cada gremio de acuerdo con el tamaño. La línea que atraviesa la caja corresponde a la mediana mientras que sus extremos corresponden a los cuartiles 25 y 75; las líneas por encima y por debajo de las cajas representan los percentiles 10 y 90. Obsérvese la gran cantidad de

valores extremos (puntos sueltos) dispersos sobre el límite de la distribución omnívora.

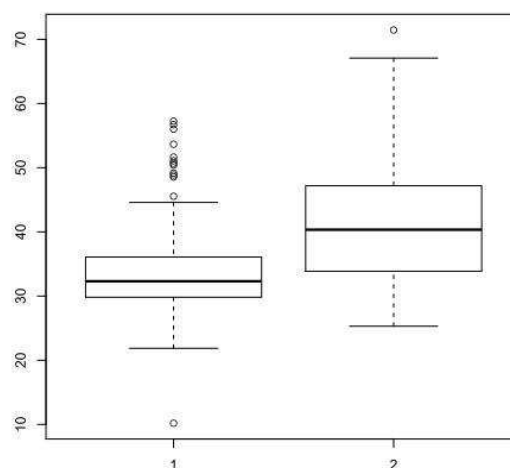


Figura 50. Representación gráfica de la diferenciación de las estrategias alimentarias (1 = Omnívoros, 2 = Hiper carnívoros) según la propuesta de codificación III para machos y hembras bajo la combinación de *landmarks* Dentario 1. Las cajas resumen esquemáticamente la distribución de individuos para cada gremio de acuerdo con el tamaño. La línea que atraviesa la caja corresponde a la mediana mientras que sus extremos corresponden a los cuartiles 25 y 75; las líneas por

encima y por debajo de las cajas representan los percentiles 10 y 90.

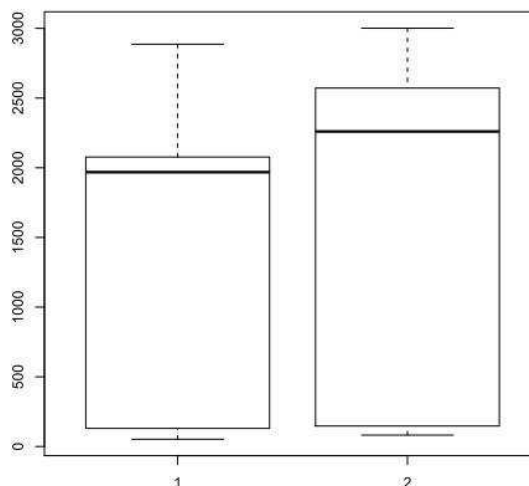


Figura 51. Representación gráfica de la diferenciación de las estrategias alimentarias (1 = Omnívoros, 2 = Hiper carnívoros) según la propuesta de codificación III para machos y hembras bajo la combinación de *landmarks* Dentario 2. Las cajas resumen esquemáticamente la distribución de individuos para cada gremio de acuerdo con el tamaño. La línea que atraviesa la caja corresponde a la mediana mientras que sus extremos corresponden a los cuarteles 25 y 75; las líneas por encima y por debajo de las cajas representan los percentiles 10 y 90.

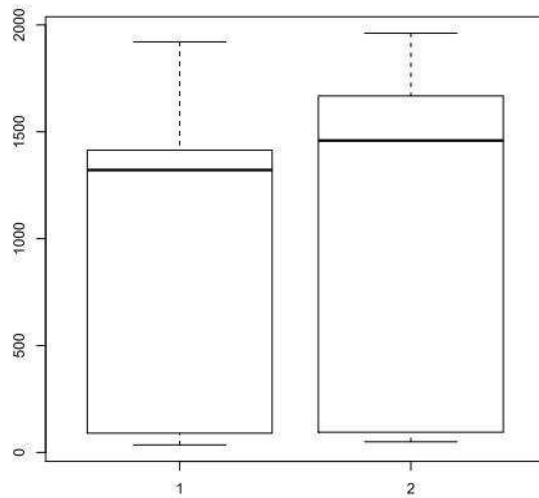


Figura 52. Representación gráfica de la diferenciación de las estrategias alimentarias (1 = Omnívoros, 2 = Carnívoros) según la propuesta de codificación II para machos y hembras bajo la combinación de *landmarks* Dentario 2. Las cajas resumen esquemáticamente la distribución de individuos para cada gremio de acuerdo con el tamaño. La línea que atraviesa la caja corresponde a la mediana mientras que sus extremos corresponden a los cuarteles 25 y 75; las líneas por encima y por debajo de las cajas representan los percentiles 10 y 90.

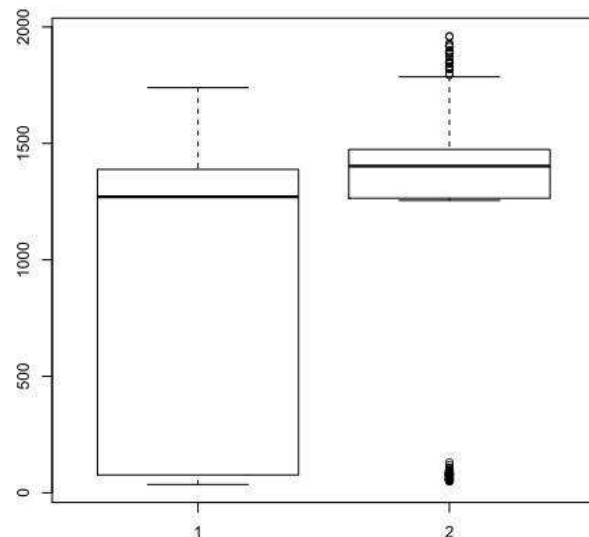


Figura 53. Representación gráfica de la diferenciación de las estrategias alimentarias (1 = Omnívoros, 2 = Hiper carnívoros) según la propuesta de codificación III para machos bajo la combinación de *landmarks* Dentario 1. Las cajas resumen esquemáticamente la distribución de individuos para cada gremio de acuerdo con el tamaño. La línea que atraviesa la caja corresponde a la mediana mientras que sus extremos corresponden a los cuarteles 25 y 75; las líneas por encima y por debajo de las cajas representan los percentiles 10 y 90.

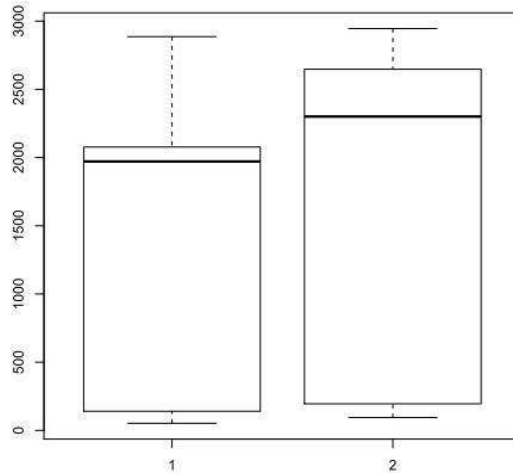


Figura 54. Representación gráfica de la diferenciación de las estrategias alimentarias (1 = Omnívoros, 2 = Hiper carnívoros) según la propuesta de codificación III para machos bajo la combinación de *landmarks* Dentario 2. Las cajas resumen esquemáticamente la distribución de individuos para cada gremio de acuerdo con el tamaño. La línea que atraviesa la caja corresponde a la mediana mientras que sus extremos corresponden a los cuarteles 25 y 75; las líneas por encima y por debajo de las cajas representan los percentiles 10 y 90.

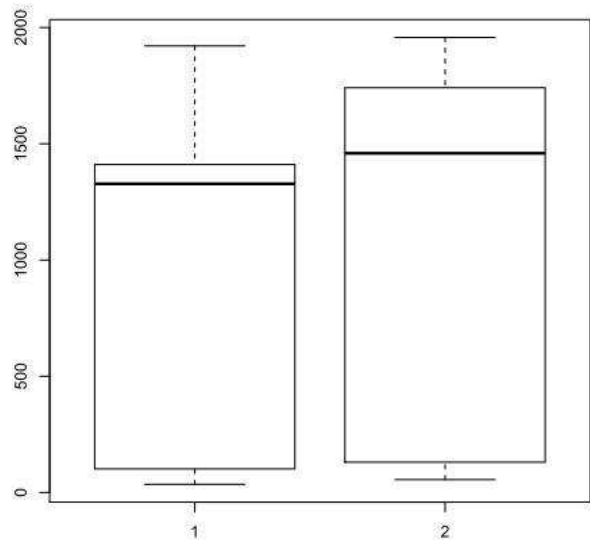


Figura 55. Representación gráfica de la diferenciación de las estrategias alimentarias (1 = Omnívoros, 2 = Carnívoros) según la propuesta de codificación II para machos bajo la combinación de *landmarks* Dentario 2. Las cajas resumen esquemáticamente la distribución de individuos para cada gremio de acuerdo con el tamaño. La línea que atraviesa la caja corresponde a la mediana mientras que sus extremos corresponden a los cuarteles 25 y 75; las líneas por encima y por debajo de las cajas representan los percentiles 10 y 90.

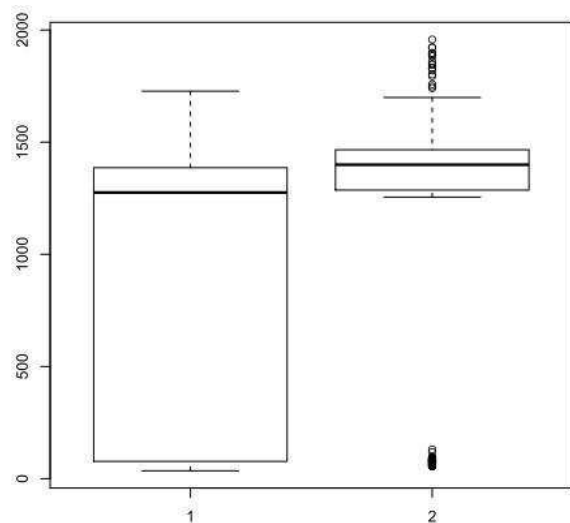


Figura 56. Representación gráfica de la diferenciación de las

estrategias alimentarias (1 = Omnívoros, 2 = Hiper carnívoros) según

la propuesta de codificación III para hembras bajo la combinación de *landmarks* Dentario 1. Las cajas resumen esquemáticamente la distribución de individuos para cada gremio de acuerdo con el tamaño. La línea que atraviesa la caja corresponde a la mediana mientras que sus extremos corresponden a los cuarteles 25 y 75; las líneas por encima y por debajo de las cajas representan los percentiles 10 y 90.

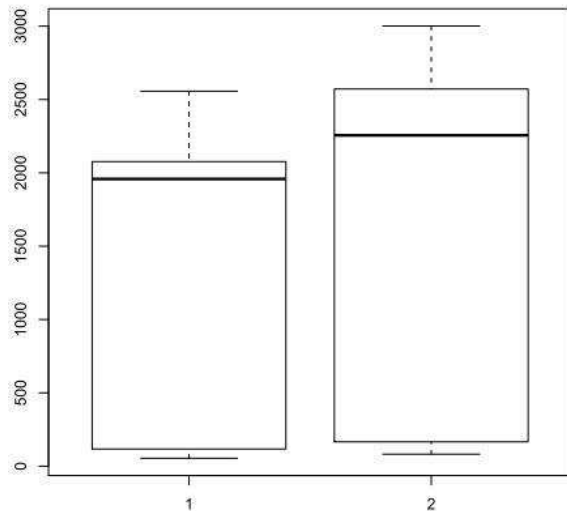


Figura 57. Representación gráfica de la diferenciación de las estrategias alimentarias (1 = Omnívoros, 2 = Hiper-carnívoros) según la propuesta de codificación III para hembras bajo la combinación de *landmarks* Dentario 2. Las cajas resumen esquemáticamente la distribución de individuos para cada gremio de acuerdo con el tamaño. La línea que atraviesa la caja corresponde a la mediana mientras que sus extremos corresponden a los cuarteles 25 y 75; las líneas por encima y por debajo de las cajas representan los percentiles 10 y 90.

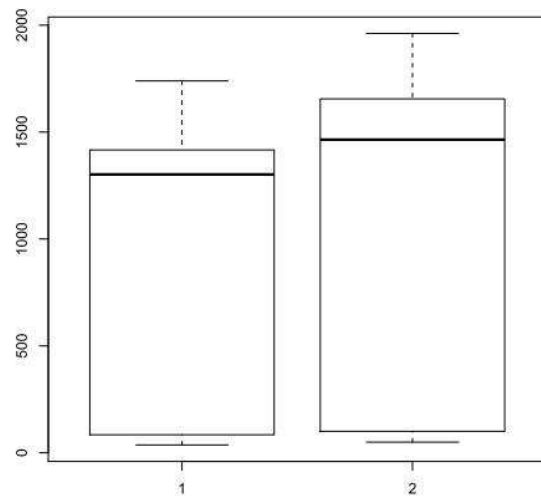


Figura 58. Representación gráfica de la diferenciación de las estrategias alimentarias (1 = Omnívoros, 2 = Carnívoros) según la propuesta de codificación II para hembras bajo la combinación de *landmarks* Dentario 2. Las cajas resumen esquemáticamente la distribución de individuos para cada gremio de acuerdo con el tamaño. La línea que atraviesa la caja corresponde a la mediana mientras que sus extremos corresponden a los cuarteles 25 y 75; las líneas por encima y por debajo de las cajas representan los percentiles 10 y 90.

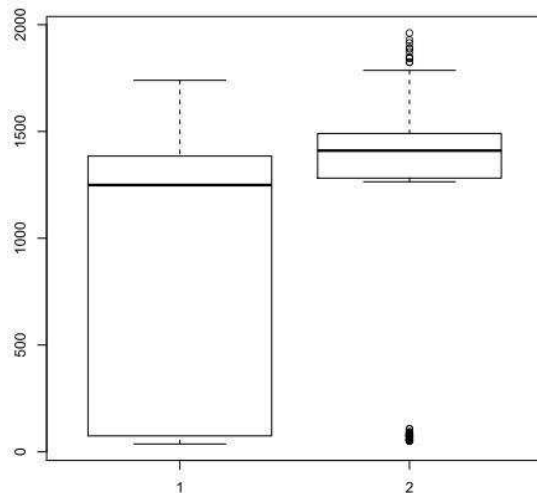


Figura 59. Consenso estricto de los dos AMPs tras el análisis de congruencia de caracteres. Los valores de soporte Bootstrap aparecen indicados en el nodo respectivo. El consenso sólo colapsa un nodo (VCH+VPA). Abreviaciones según el Anexo 5.

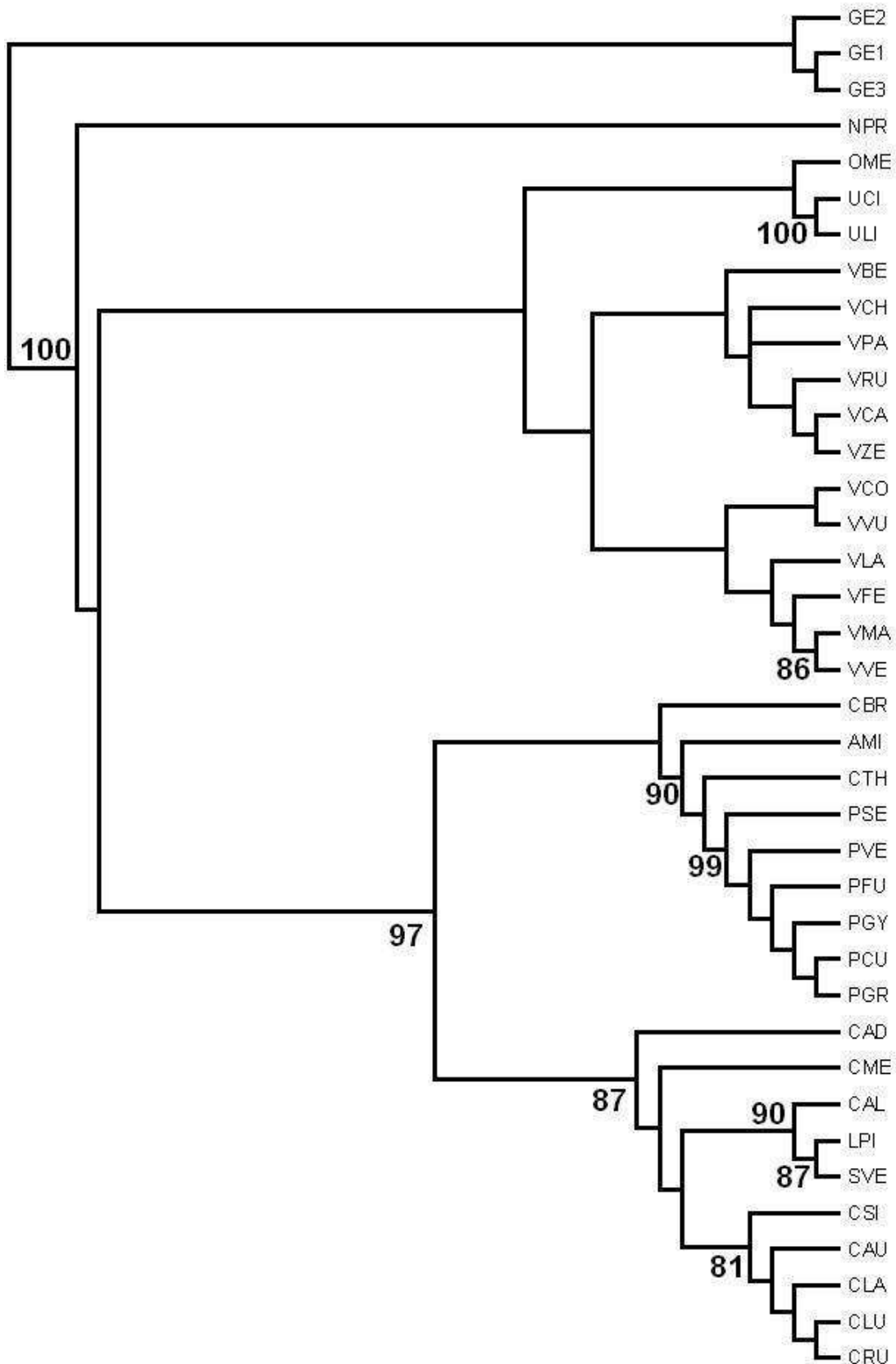


Figura 60. Histograma de la distribución posterior para el parámetro alfa bajo las dos corridas independientes del análisis Bayesiano definitivo. Obsérvese que hay más de un pico en la distribución, indicando que la heterogeneidad de tasas en estos datos es más alta de lo que contempla un único parámetro.

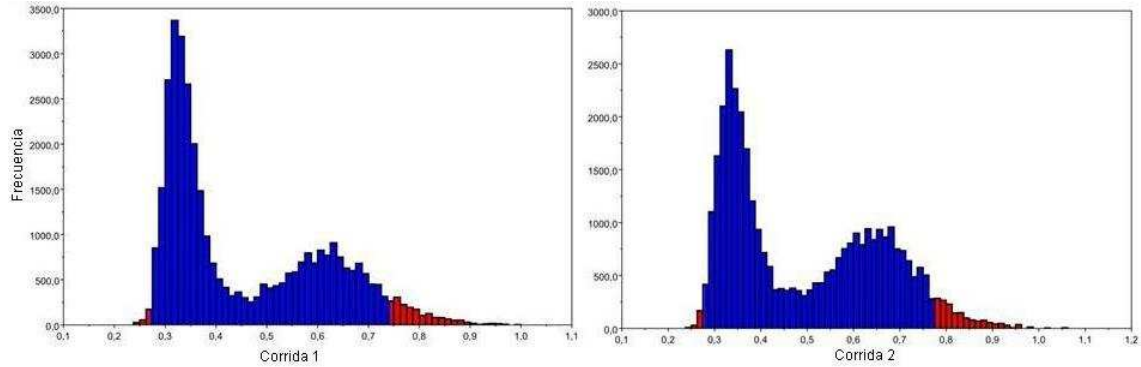


Figura 61. Histograma de la distribución posterior para la proporción de sitios invariables bajo las dos corridas independientes del análisis Bayesiano definitivo. Obsérvese que las dos distribuciones son acampanadas con picos bien definidos, aunque la de la corrida 1 presenta algunos picos mínimos en la región de alta densidad de la distribución, que pueden aumentar su variabilidad.

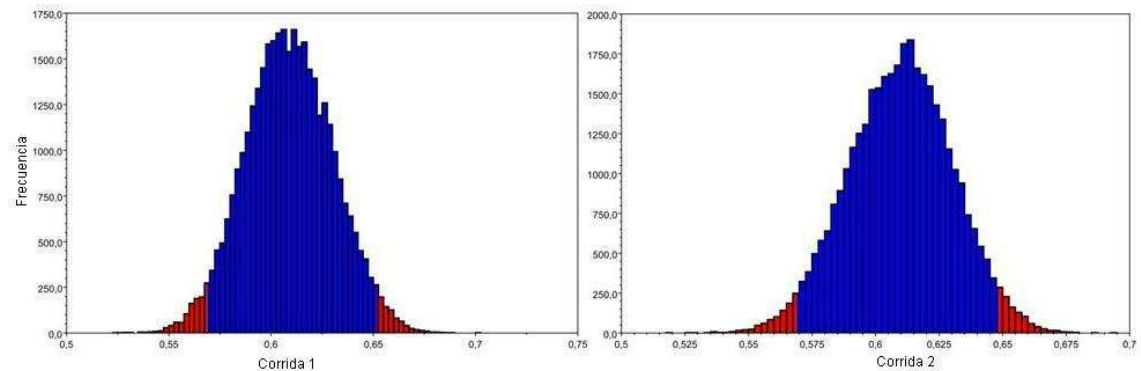


Figura 62. Histograma de la distribución posterior para la longitud de ramas bajo las dos corridas independientes del análisis Bayesiano definitivo. La corrida 1 exhibe más variabilidad, especialmente hacia la cola izquierda donde alcanza a asomarse otro pequeño pico de alta densidad. La corrida 2 muestra una cola más larga hacia la derecha.

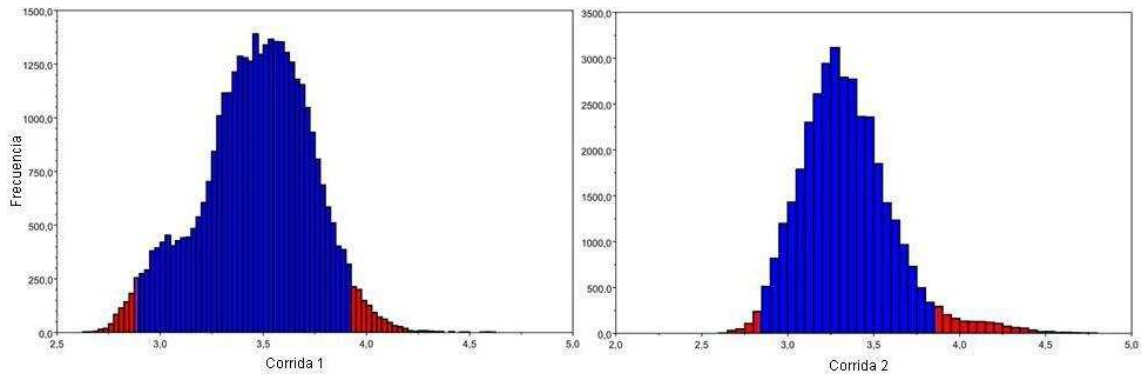


Figura 63. Trazo de los parámetros multiplicadores de tasas de cada partición a lo largo de las dos corridas independientes del análisis Bayesiano definitivo. La corrida 1 se muestra en negro y la corrida 2 se muestra en azul. Los trazos muestran que la cadena está quedando atascada por ciertos períodos de tiempo durante la estimación de este parámetro, por lo que debe dar saltos largos para moverse entre regiones de alta verosimilitud. Los parámetros multiplicadores de tasas trazados corresponden a: m1 = Partición estándar; m2 = Partición Cytb; m3 = Partición COI; m4 = Partición COII; m5 = Partición nuclear.

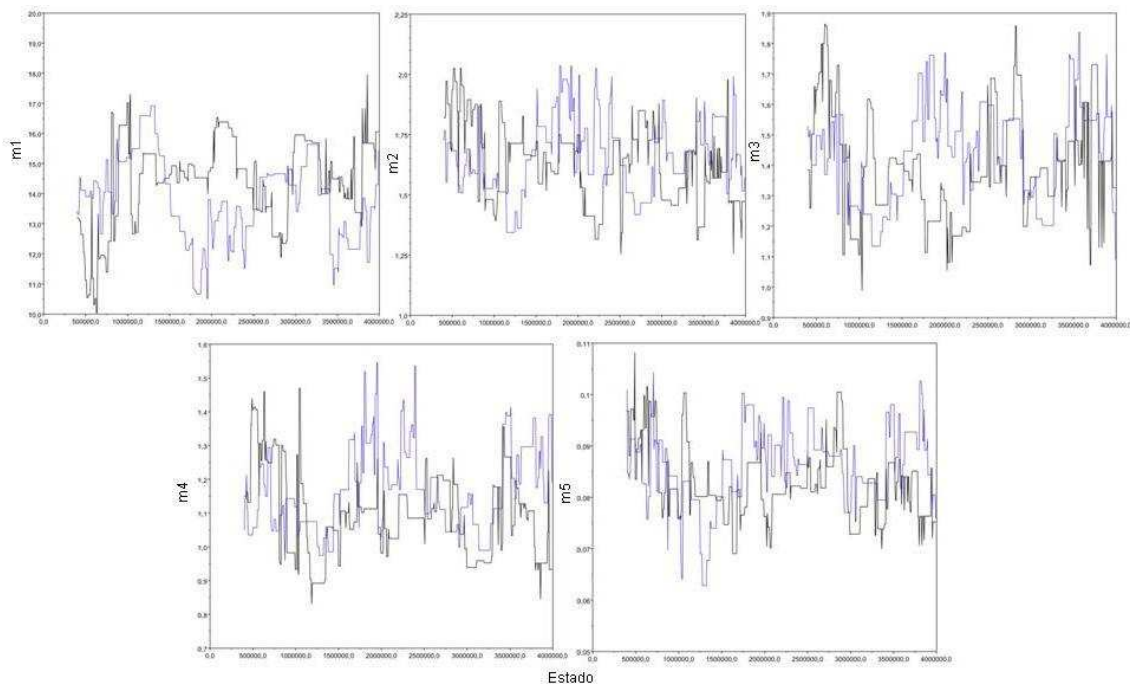


Figura 64. Trazo de la verosimilitud a lo largo de las dos corridas independientes del análisis Bayesiano definitivo. La corrida 1 se muestra en negro y la corrida 2 se muestra en azul. Los trazos muestran que ambas cadenas han alcanzado la fase estacionaria y que tienen ruido blanco.

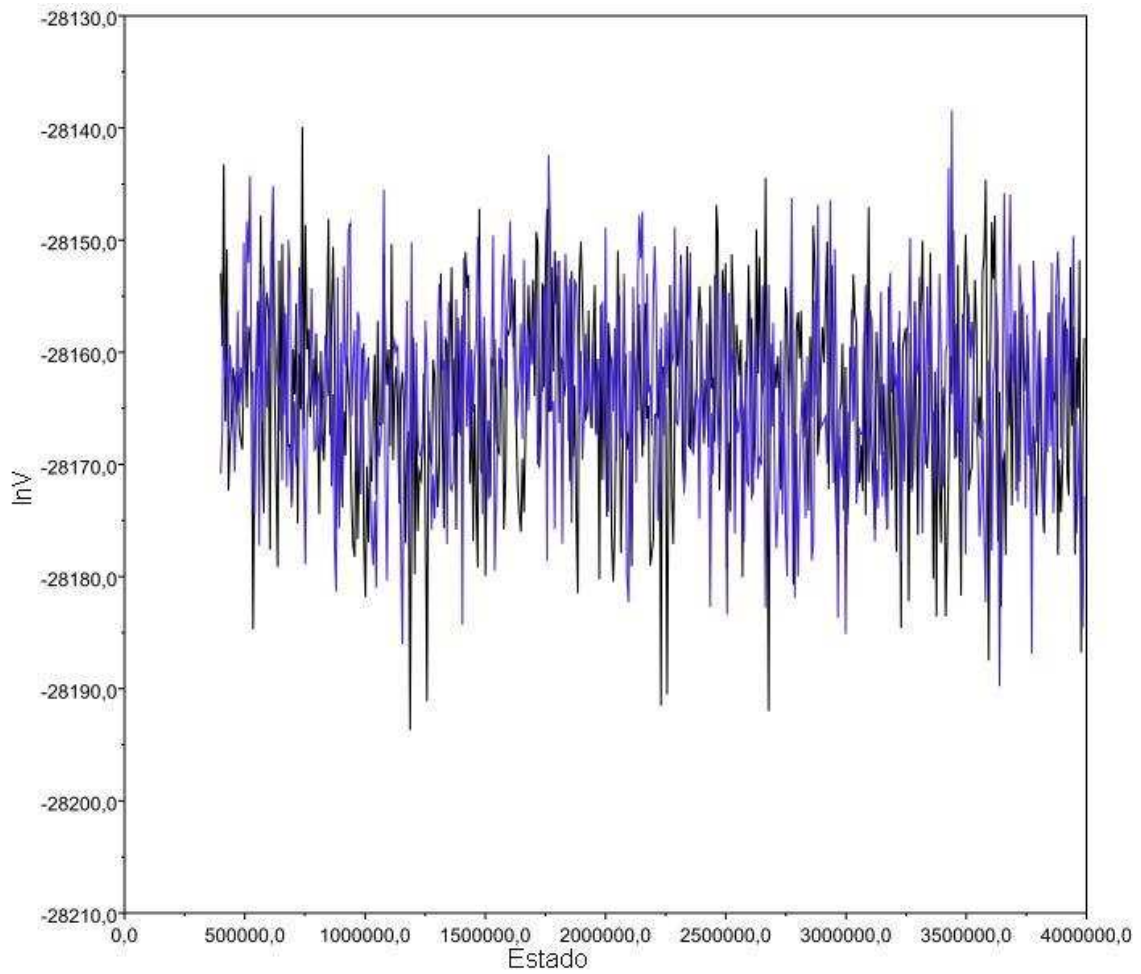


Figura 65. Desempeño de las dos corridas independientes del análisis Bayesiano definitivo en términos de la verosimilitud. A. Histograma de la distribución posterior para la verosimilitud de la primera (izquierda) y la segunda (derecha) corrida; ambas distribuciones muestran formas bien acampanadas que son muestra de una buena búsqueda de la probabilidad posterior. B. Intervalo de verosimilitud explorado por ambas corridas; es equiparable, lo cual es un buen indicador de convergencia.

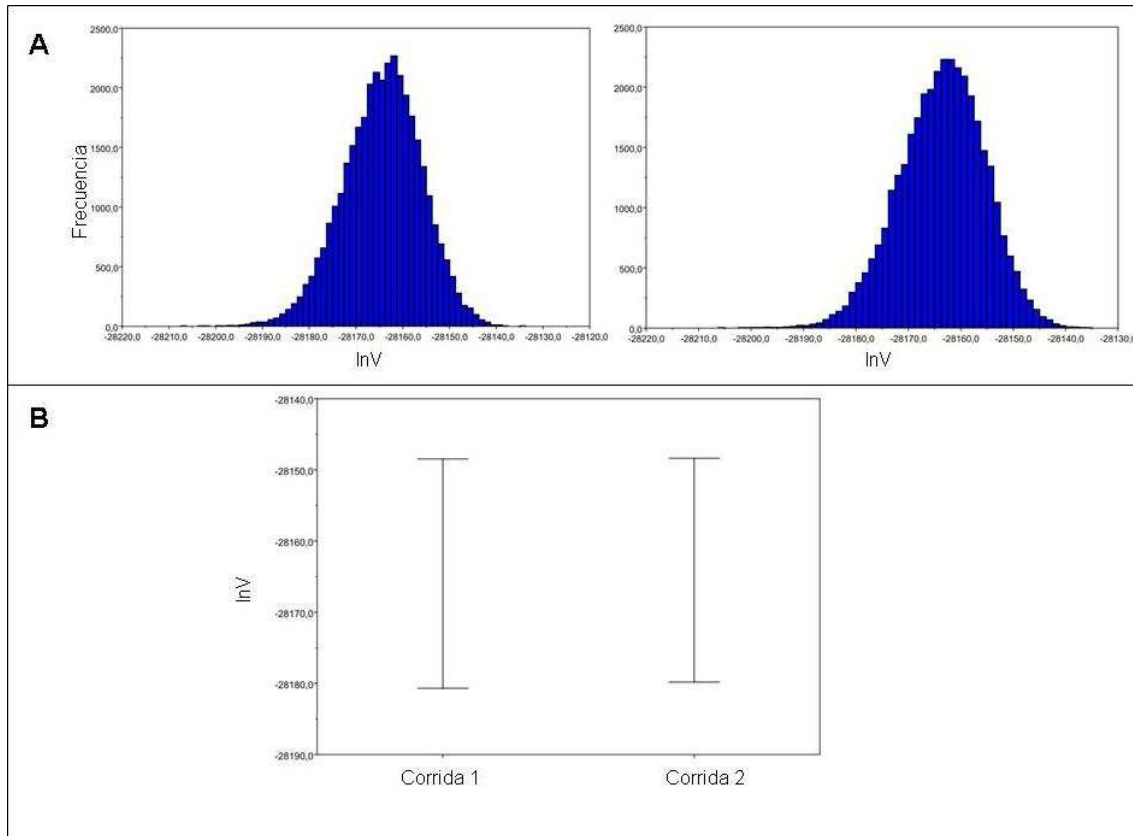


Figura 66. Consenso de la mayoría a partir de las topologías más verosímiles según el análisis Bayesiano definitivo. Los conjuntos de credibilidad del 90%, 95% y 99% albergaron dos árboles. Las probabilidades posteriores de los clados aparecen indicadas en los nodos respectivos. Abreviaciones según el Anexo 5.

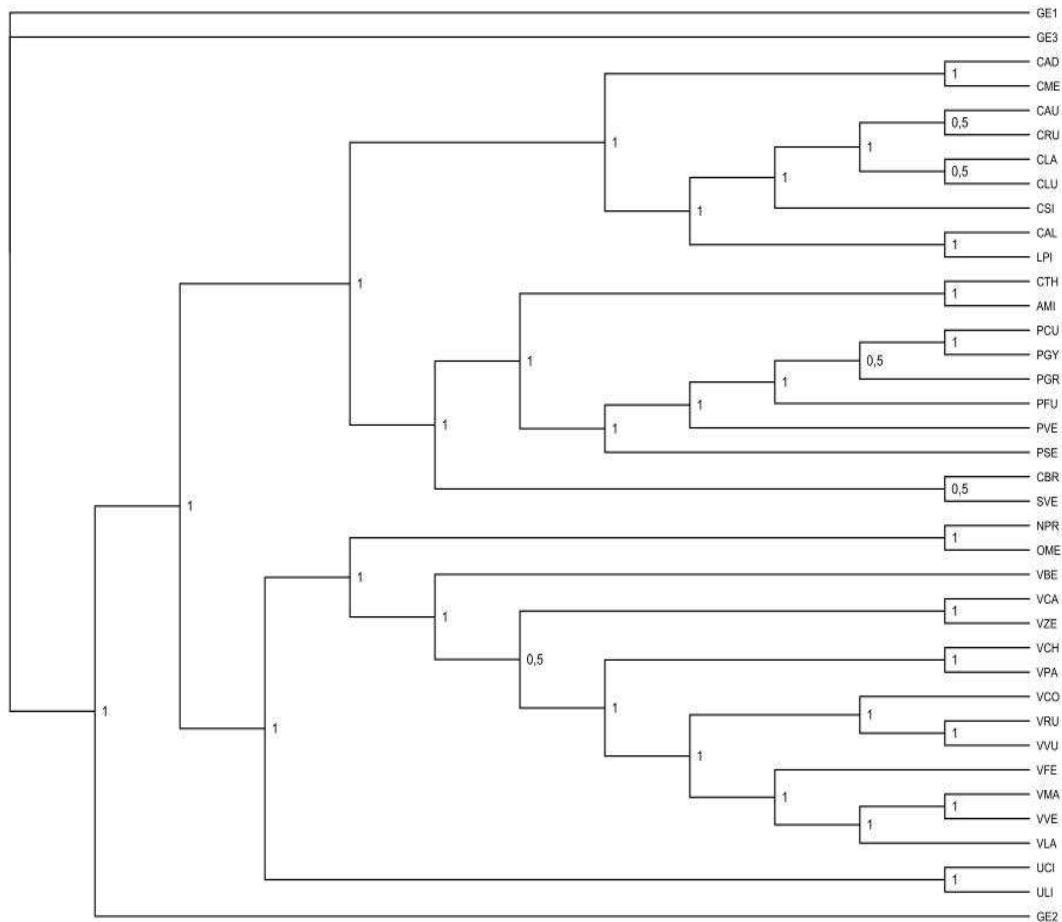


Figura 67. Burbujas que indican la frecuencia relativa de cambio en las estrategias alimentarias según la estrategia de codificación III (0 = Omnívoro, 1 = Hiper carnívoro) para la topología de Parsimonia (A) y la de Inferencia Bayesiana (B); los dos árboles más parsimoniosos mostraron las mismas tasas de cambio, por lo que se muestran en la misma gráfica. Las topologías de ambos métodos indican que el evento más frecuente es la estasis para la omnivoría (A = 64 eventos; B = 65 eventos) y que ninguna rama muestra reversiones. Las topologías difieren en la estasis de hiper carnivoría (A = 4 eventos; B = 2 eventos) y en la frecuencia de cambio de omnivoría a hiper carnivoría (A = 2 cambios; B = 3 cambios).

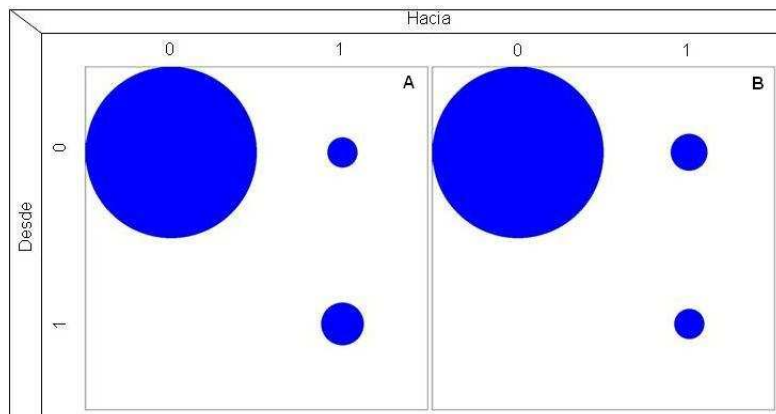


Figura 68. Burbujas que indican la frecuencia relativa de cambio en las estrategias alimentarias según la estrategia de codificación II (0 = Omnívoro, 1 = Carnívoro) para la topología de Parsimonia (A) y la de Inferencia Bayesiana (B); los dos árboles más parsimoniosos mostraron las mismas tasas de cambio, por lo que se muestran en la misma gráfica. La hipótesis de Inferencia Bayesiana presenta ambigüedad en la estimación, por lo que las burbujas indican la frecuencia mínima (oscuro) y la frecuencia máxima (claro) de eventos. Las topologías de ambos métodos indican que el evento más frecuente es la estasis para la omnivoría (A = 44 eventos; B = 41 a 44 eventos), seguida de la estasis para la carnivoría (A = 24 eventos; B = 21 a 24 eventos). Bajo Parsimonia los cambios sólo ocurren hacia la carnivoría (A = 2 cambios; B = 3 a 4 cambios), mientras que bajo Inferencia Bayesiana también ocurren reversiones (A = 0 cambios; B = 1 a 2 cambios).

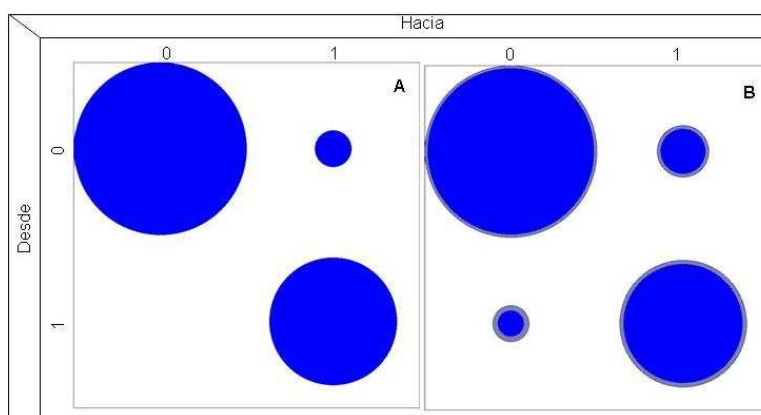


Figura 69. Burbujas que indican la frecuencia relativa de cambio en las estrategias alimentarias según la estrategia de codificación I (0 = Omnívoro, 1 = Insectívoro, 2 = Carnívoro, 3 = Hiper carnívoro) para la topología de Parsimonia (A) y la de Inferencia Bayesiana (B); los dos árboles más parsimoniosos mostraron las mismas tasas de cambio, por lo que se muestran en la misma gráfica. La hipótesis de Inferencia Bayesiana presenta ambigüedades en la estimación, por lo que las burbujas indican la frecuencia mínima (oscuro) y la frecuencia máxima (claro) de eventos. Las topologías de ambos métodos indican que el evento más frecuente es la estasis para la omnivoría, seguida de la estasis para la carnivoría; la estasis para insectivoría e hipercarnivoría es más baja. Bajo Parsimonia los cambios pueden ocurrir de omnivoría a insectivoría o carnivoría, y de carnivoría a hipercarnivoría, todos con frecuencias de cambio similares. Bajo Inferencia Bayesiana la variedad de cambios es mayor, donde algunas frecuencias son estables (omnivoría a insectivoría, carnivoría a insectivoría), algunas pueden oscilar (omnivoría a carnivoría, omnivoría a hipercarnivoría, carnivoría a hipercarnivoría) y algunas pueden o no ocurrir (carnivoría a omnivoría, hipercarnivoría a carnivoría).

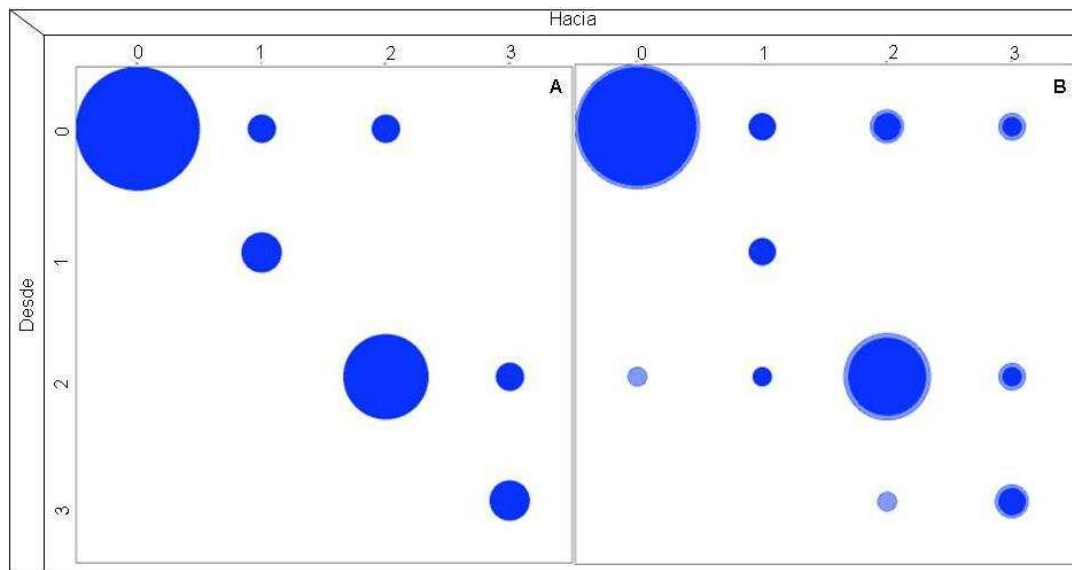


Figura 70. Burbujas que indican la frecuencia relativa de cambio en el comportamiento social según la estrategia de codificación III (0 = Solitario, 1 = Social) para la topología de Parsimonia (A) y la de Inferencia Bayesiana (B); los dos árboles más parsimoniosos mostraron las mismas tasas de cambio, por lo que se muestran en la misma gráfica. Las hipótesis de ambos métodos presentan ambigüedades en la estimación, por lo que las burbujas indican la frecuencia mínima (oscuro) y la frecuencia máxima (claro) de eventos. Las topologías de ambos métodos indican que el evento más frecuente es la estasis solitaria (A = 57 a 63 eventos; B = 58 a 64 eventos) y que las reversiones pueden o no ocurrir (A = 0 a 2 cambios; B = 0 a 2 cambios). Las topologías difieren en la estasis social (A = 4 a 10 eventos; B = 2 a 8 eventos) y en la frecuencia de cambio de solitario a social (A = 1 a 3 cambios; B = 2 a 4 cambios).

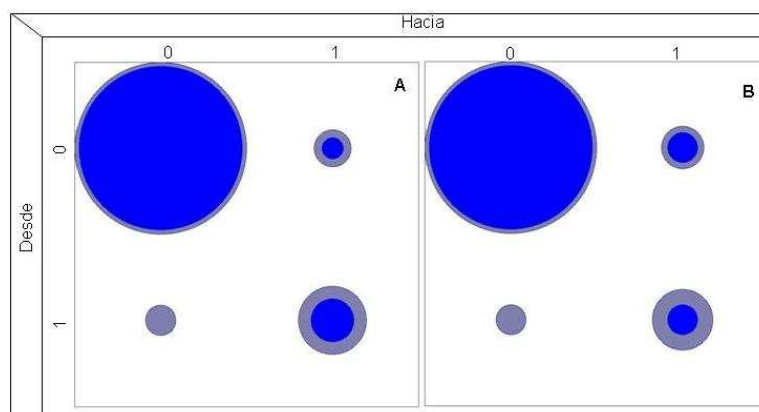


Figura 71. Burbujas que indican la frecuencia relativa de cambio en el comportamiento social según la estrategia de codificación II (0 = Solitario, 1 = Familiar) para la topología de Parsimonia (A) y la de Inferencia Bayesiana (B); los dos árboles más parsimoniosos mostraron las mismas tasas de cambio, por lo que se muestran en la misma gráfica. La hipótesis de Parsimonia presenta ambigüedades en la estimación, por lo que las burbujas indican la frecuencia mínima (oscuro) y la frecuencia máxima (claro) de eventos. Las topologías de ambos métodos indican que el evento más frecuente es la estasis solitaria (A =

40 a 43 eventos; B = 39 eventos) y que el menos frecuente son las reversiones (A = 0 a 1 cambios; B = 2 cambios). La estasis familiar presenta una frecuencia más alta (A = 22 a 25 eventos; B = 24 eventos) que la frecuencia de cambio de solitario a familiar (A = 4 a 5 cambios; B = 5 cambios).

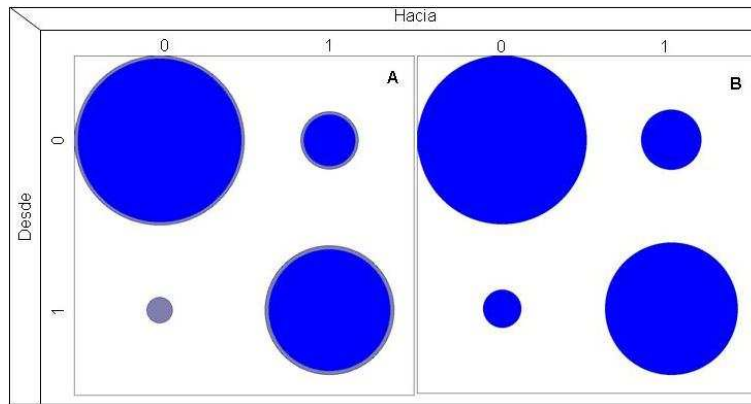


Figura 72. Burbujas que indican la frecuencia relativa de cambio en el comportamiento social según la estrategia de codificación I (0 = Solitario, 1 = Familiar, 2 = Social) para la topología de Parsimonia (A) y la de Inferencia Bayesiana (B); los dos árboles más parsimoniosos mostraron las mismas tasas de cambio, por lo que se muestran en la misma gráfica. Las hipótesis de ambos métodos presentan ambigüedades en la estimación, por lo que las burbujas indican la frecuencia mínima (oscuro) y la frecuencia máxima (claro) de eventos. Las topologías de ambos métodos indican que el evento más frecuente es la estasis solitaria, seguida de la estasis familiar; la estasis social y el cambio de estado solitario a familiar pueden presentar frecuencias similares, especialmente al tener en cuenta la ambigüedad de la estimación. Bajo Inferencia Bayesiana el cambio de solitario a social ocurre con ambigüedades, mientras que bajo Parsimonia definitivamente no ocurre. Bajo Parsimonia el cambio de familiar a solitario puede o no ocurrir, mientras que bajo Inferencia Bayesiana siempre ocurre. Los cambios de familiar a social y viceversa presentan frecuencias máximas similares bajo ambos métodos, pero sólo bajo Parsimonia el primero de ellos cuenta con un valor de frecuencia mínima.

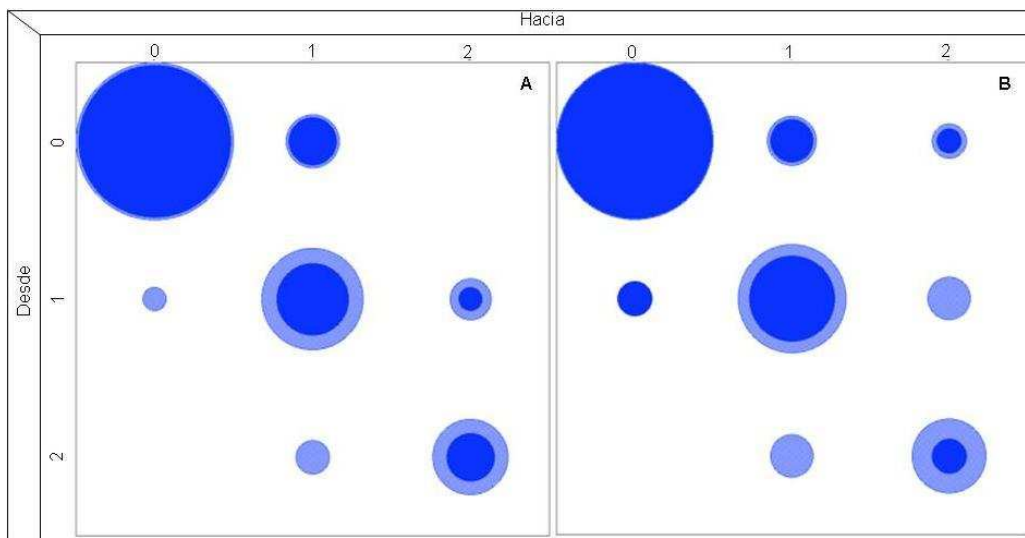


Figura 73. Reconstrucción de estados ancestrales para las estrategias alimentarias según la estrategia de codificación III para la topología de Parsimonia (A) y la de Inferencia Bayesiana (B); los colores representan los estados de carácter: Amarillo = Omnivoría; Azul = Hiper-carnivoría. Ambas topologías presentan una única reconstrucción más parsimoniosa.

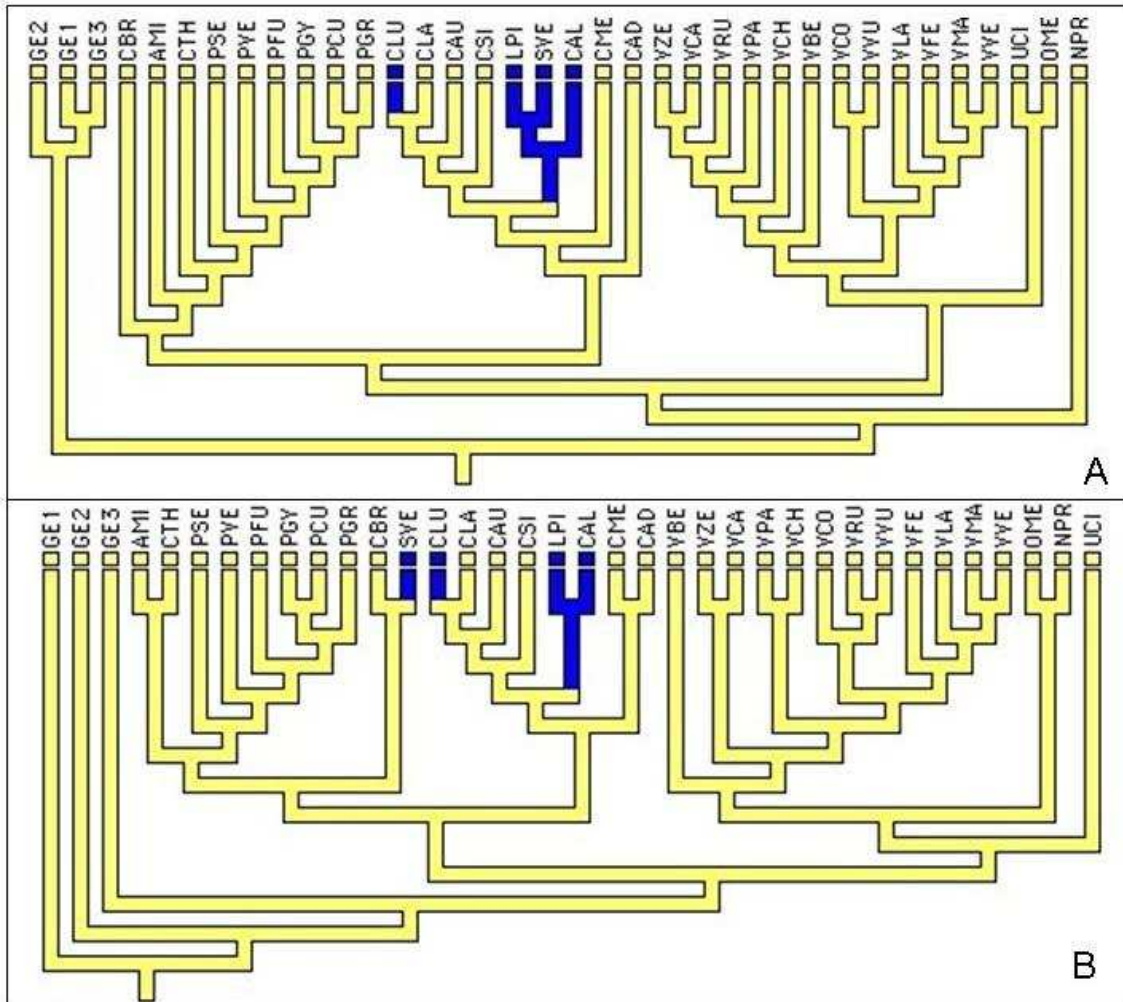


Figura 74. Reconstrucción de estados ancestrales para las estrategias alimentarias según la estrategia de codificación II para la topología de Parsimonia (A) y la de Inferencia Bayesiana (B); los colores representan los estados de carácter: Amarillo = Omnivoría; Azul = Carnivoría. La primera topología (A) presenta una única reconstrucción más parsimoniosa, mientras que la segunda (B) presenta dos (la región ambigua está representada por líneas horizontales). Los pasos disímiles entre las reconstrucciones ambiguas de esta topología (B) aparecen identificados por colores (R1 = Verde; R2 = Rojo), donde los triángulos apuntando hacia arriba sobre los nodos representan ganancias, mientras que los que apuntan hacia abajo representan pérdidas.

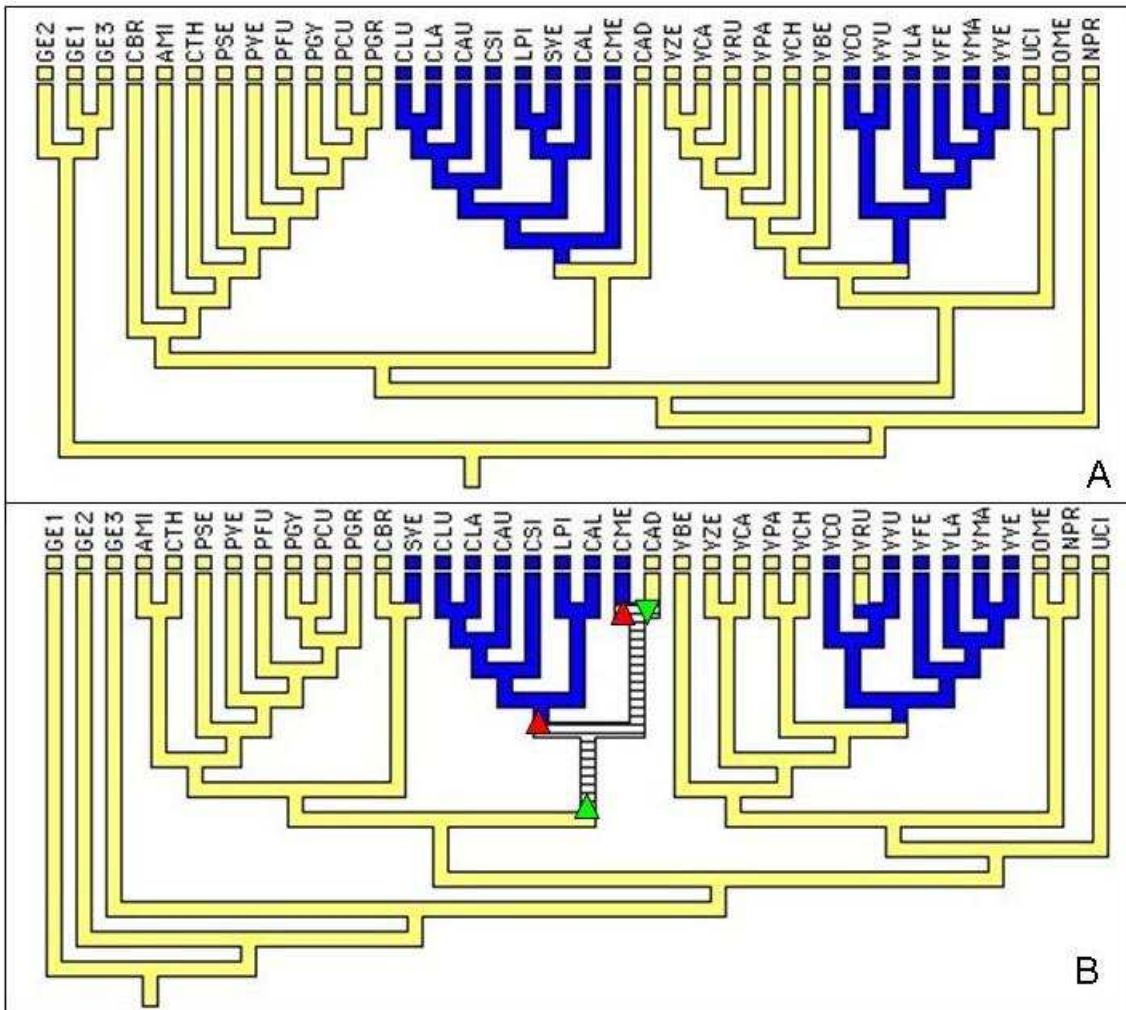


Figura 75. Reconstrucción de estados ancestrales para las estrategias alimentarias según la estrategia de codificación I para la topología de Parsimonia (A) y la de Inferencia Bayesiana (B); los colores representan los estados de carácter: Blanco = Omnivoría; Verde = Insectivoría; Azul = Carnivoría; Negro = Hiper-carnivoría. La primera topología (A) presenta una única reconstrucción más parsimoniosa, mientras que la segunda (B) presenta cuatro (la región ambigua está representada por líneas horizontales). Los pasos disímiles entre las reconstrucciones ambiguas de esta topología (B) aparecen identificados por colores (R1 = Rojo; R2 = Verde; R3 = Amarillo; R4 = Morado), donde los triángulos apuntando hacia arriba sobre los nodos y entrenudos representan ganancias, mientras que los que apuntan hacia abajo representan pérdidas.

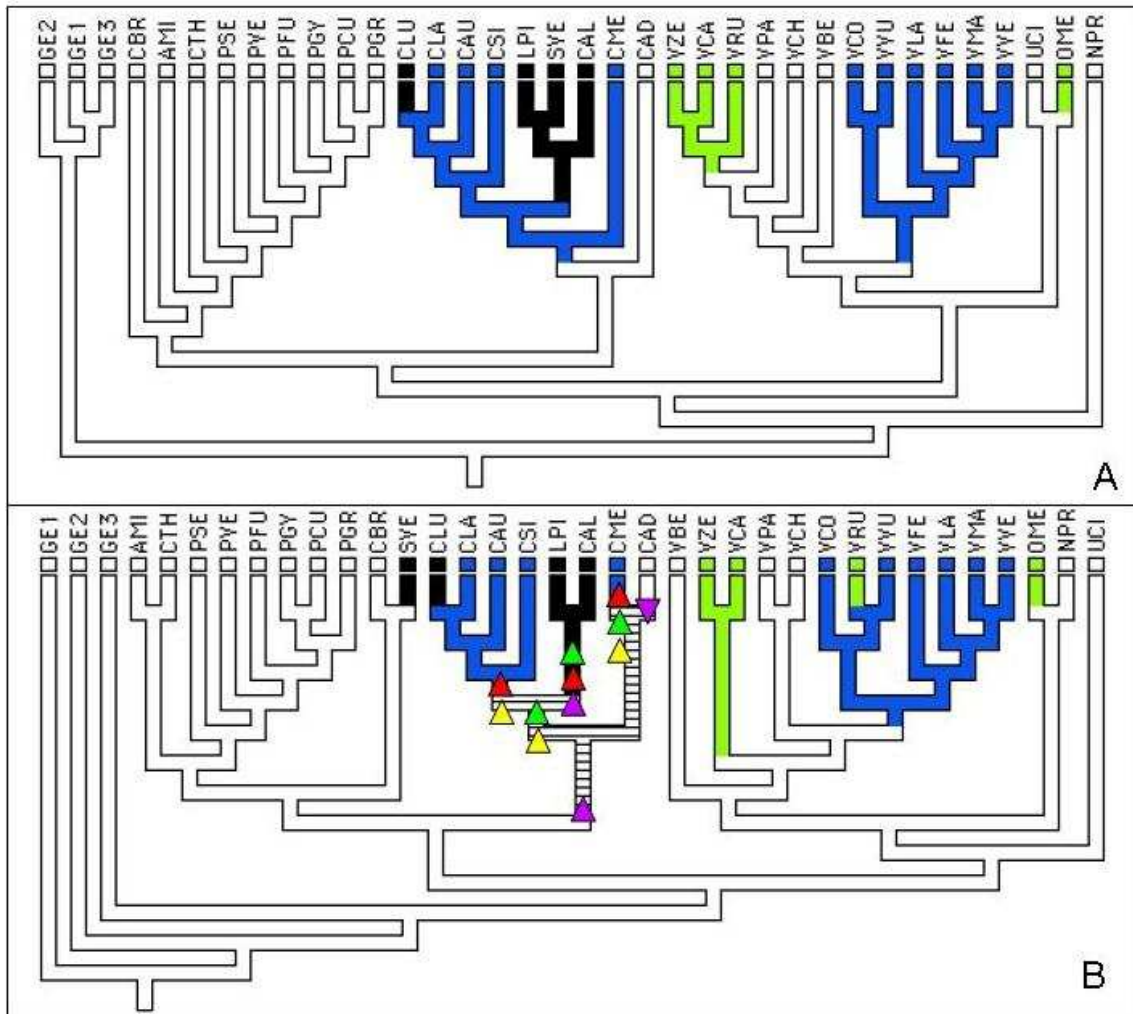


Figura 76. Reconstrucción de estados ancestrales para el comportamiento social según la estrategia de codificación III para la topología de Parsimonia (A) y la de Inferencia Bayesiana (B); los colores representan los estados de carácter: Amarillo = Solitario; Azul = Social. Ambas topologías presentan tres reconstrucciones más parsimoniosas (las regiones ambiguas están representadas por líneas horizontales). Los pasos disímiles entre las reconstrucciones ambiguas de estas topologías aparecen identificados por colores (Para A: R1 = Rojo; R2 = Morado; R3 = Café; Para B: R4 = Verde; R5 = Naranja; R6 = Gris), donde los triángulos apuntando hacia arriba sobre los nodos y entrenudos representan ganancias, mientras que los que apuntan hacia abajo representan pérdidas.

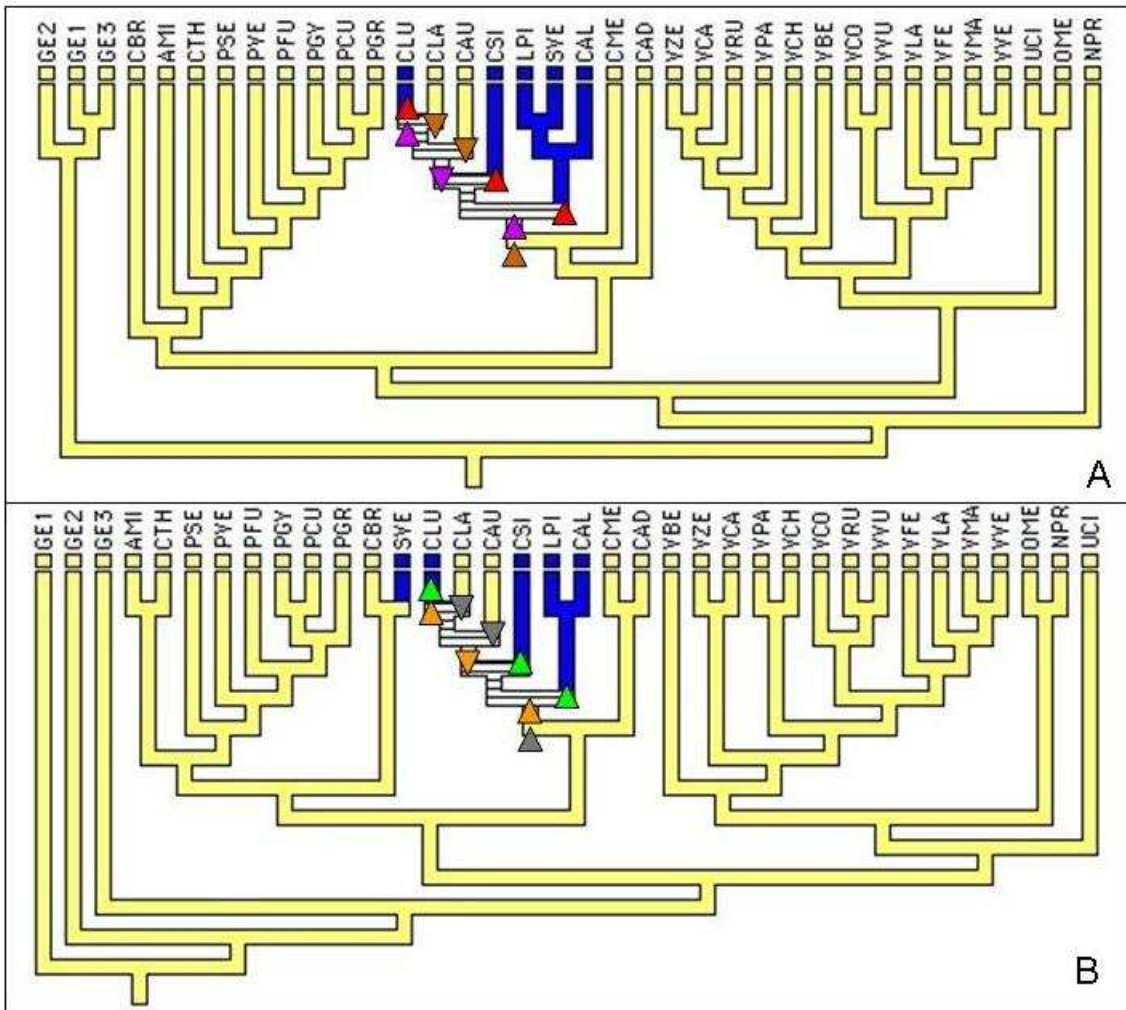


Figura 77. Reconstrucción de estados ancestrales para el comportamiento social según la estrategia de codificación II para la topología de Parsimonia (A) y la de Inferencia Bayesiana (B); los colores representan los estados de carácter: Amarillo = Solitario; Azul = Familiar. La primera topología (A) presenta dos reconstrucciones más parsimoniosas (las regiones ambiguas están representadas por líneas horizontales), mientras que la segunda (B) presenta sólo una. Los pasos disímiles entre las reconstrucciones ambiguas de la primera topología (A) aparecen identificados por colores (R1 = Rojo; R2 = Morado), donde los triángulos apuntando hacia arriba sobre los nodos y entrenudos representan ganancias, mientras que los que apuntan hacia abajo representan pérdidas.

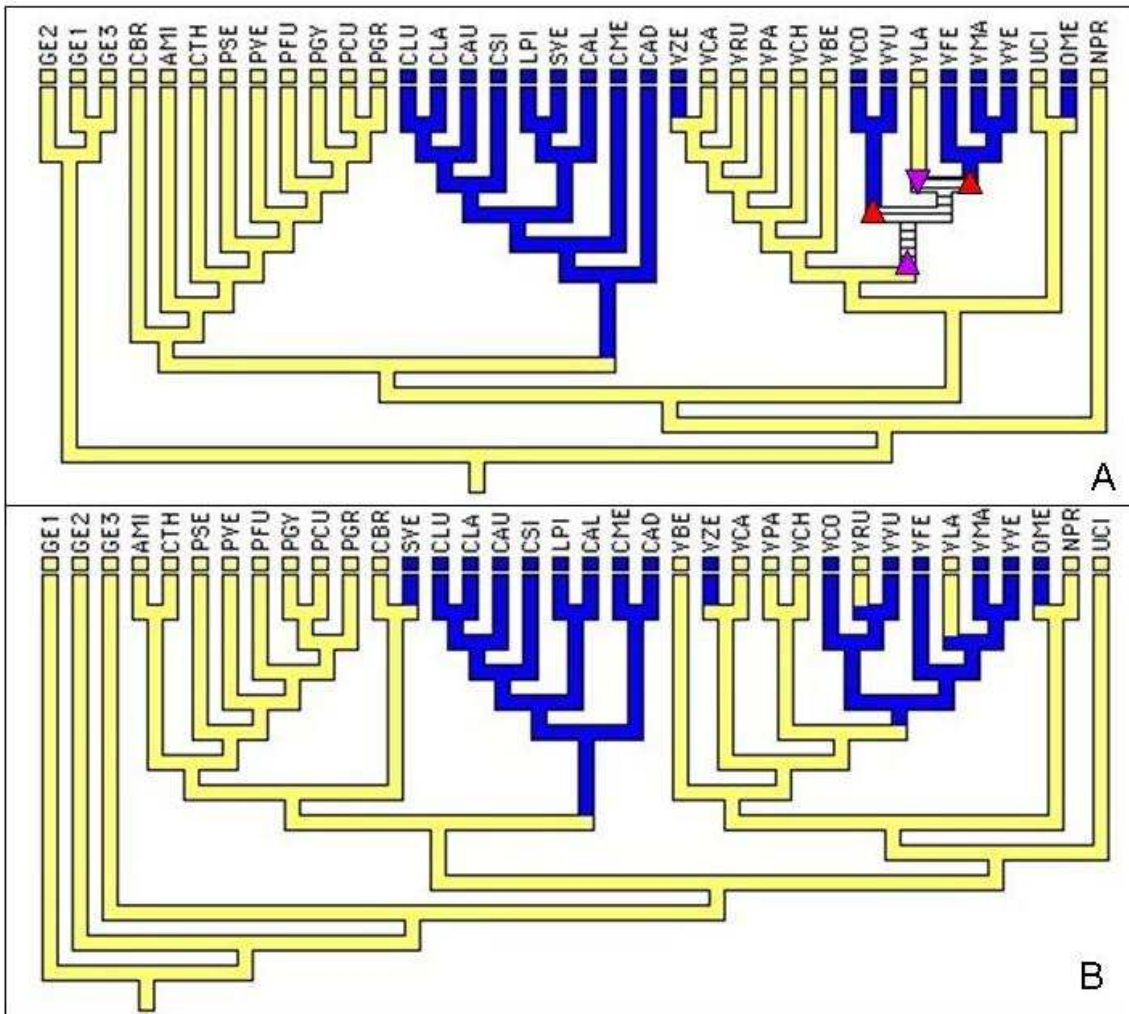


Figura 78. Reconstrucción de estados ancestrales para el comportamiento social según la estrategia de codificación I para la topología de Parsimonia (A) y la de Inferencia Bayesiana (B); los colores representan los estados de carácter: Blanco = Solitario; Rosado = Familiar; Negro = Social. La primera topología (A) presenta seis reconstrucciones más parsimoniosas, mientras que la segunda (B) presenta siete (las regiones ambiguas están representadas por líneas horizontales). Los pasos disímiles entre las reconstrucciones ambiguas de estas topologías aparecen identificados por colores (Para A: R1 = Verde oscuro; R2 = Morado; R3 = Gris claro; R4 = Azul oscuro; R5 = Amarillo; Para B: R6 = Naranja; R7 = Gris oscuro; R8 = Verde claro; R9 = Azul claro; R10 = Rojo; R11 = Café; R12 = Beige), donde los triángulos apuntando hacia arriba sobre los nodos y entrenudos representan ganancias, mientras que los que apuntan hacia abajo representan pérdidas; las seis reconstrucciones más parsimoniosas de la primera topología (A) resultan de combinar las optimizaciones especificadas en colores (Reconstrucción 1 = R1 + R4, Reconstrucción 2 = R2 + R4, Reconstrucción 3 = R3 + R4, Reconstrucción 4 = R1 + R5, Reconstrucción 5 = R2 + R5, Reconstrucción 6 = R3 + R5).

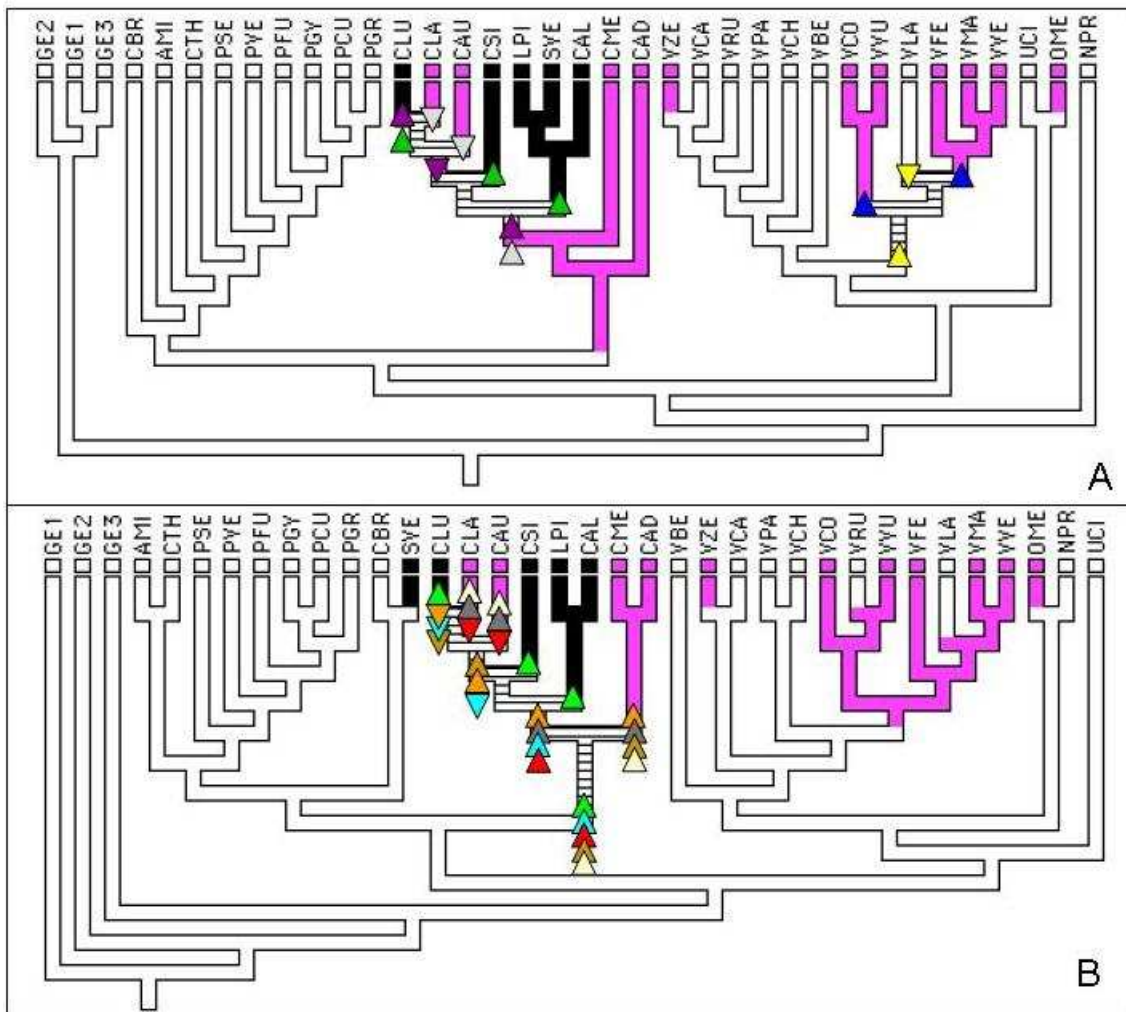


Figura 79. Evaluación de la estimación de longitud de ramas para los dos árboles más parsimoniosos (A y B) y para el consenso del análisis bayesiano (C). Izquierda: Trazo de la longitud de ramas a lo largo de la corrida estimativa del parámetro; todos los trazos muestran que las cadenas han alcanzado la fase estacionaria y que tienen ruido blanco. Derecha: Histograma de la distribución posterior para la longitud de ramas; todas las distribuciones muestran formas bien acampanadas que son muestra de una buena búsqueda de la probabilidad posterior.

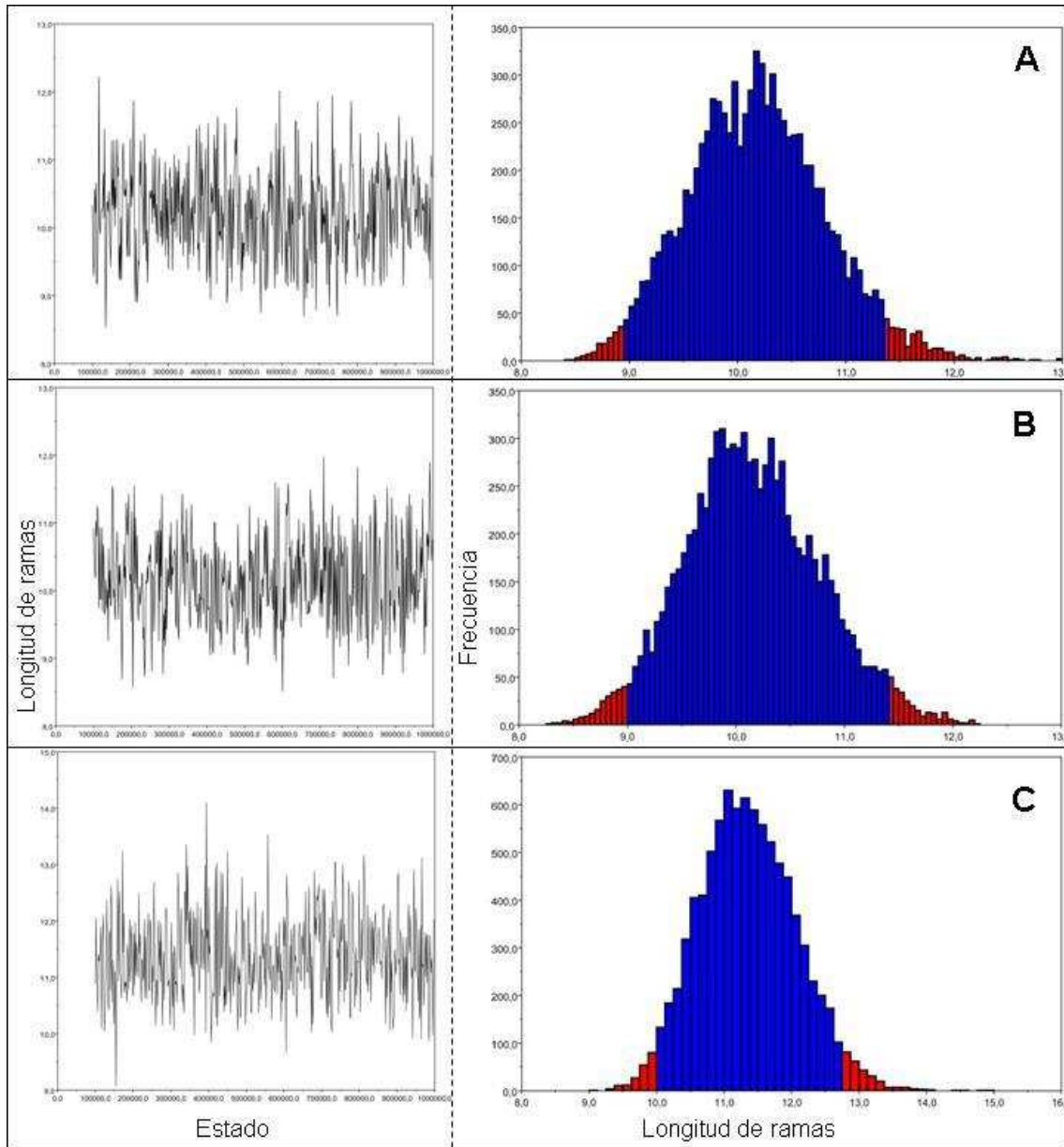


Figura 80. Consenso estricto de los dos AMPs mostrando los nodos para las reconstrucciones probabilísticas de las estrategias alimentarias y el comportamiento social. Aunque la topología que se muestra es politómica, los análisis fueron efectuados sobre los dos árboles completamente resueltos. Abreviaciones según el Anexo 5.

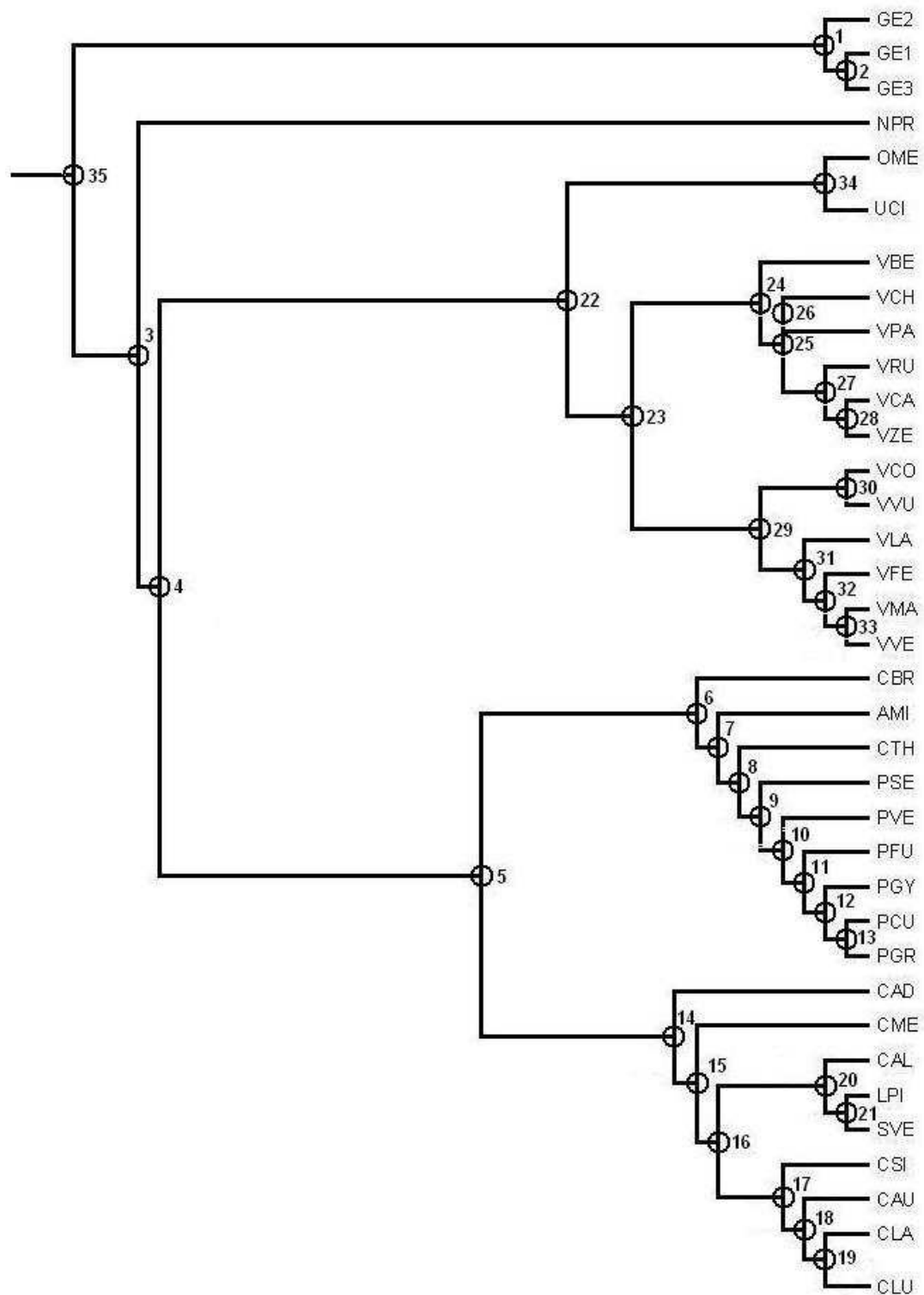
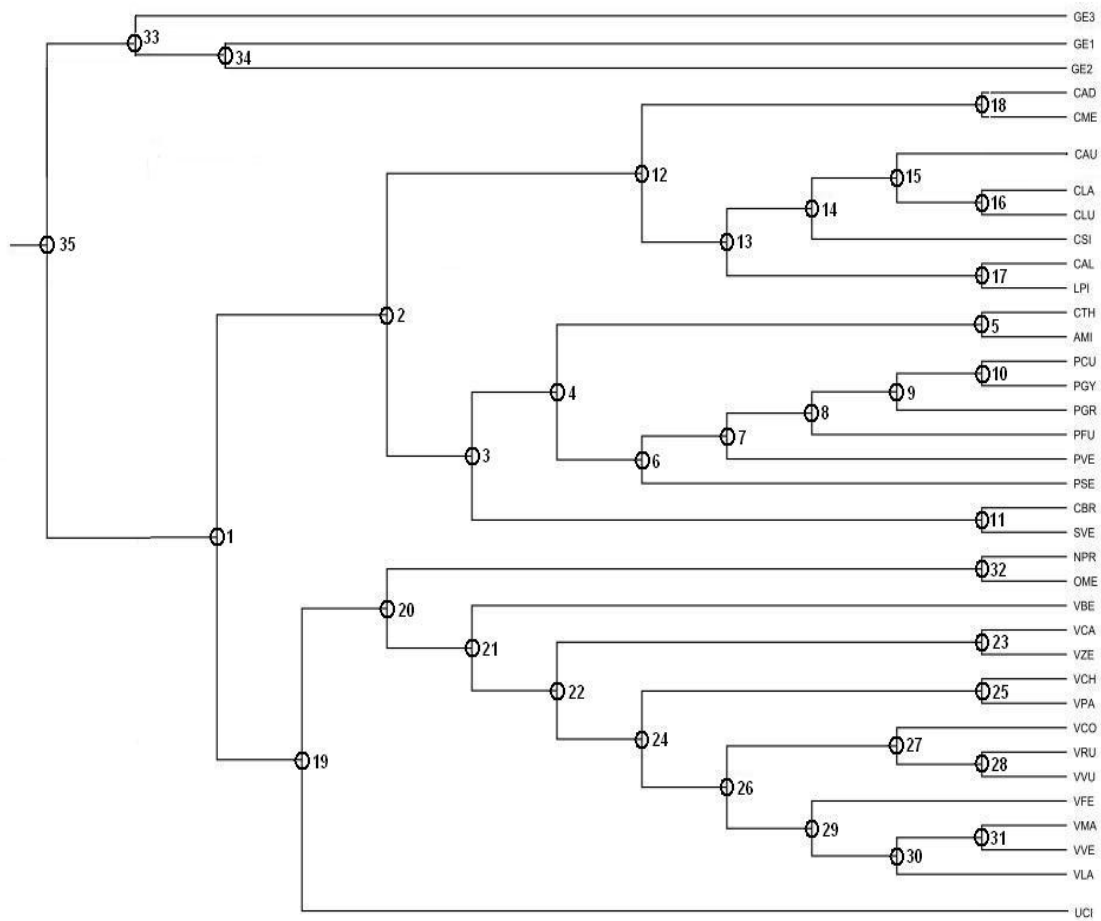


Figura 81. Consenso de la mayoría a partir de las topologías más verosímiles según el análisis Bayesiano definitivo, mostrando los nodos para las reconstrucciones probabilísticas de las estrategias alimentarias y el comportamiento social. Abreviaciones según el Anexo 5.



10. TABLAS

Tabla 1. Valoración del estadístico Kappa según los criterios de Landis & Koch (1977).

Estadístico Kappa	Fortaleza del acuerdo
<0.00	Pobre
0.00 - 0.20	Leve
0.21 - 0.40	Aceptable
0.41 - 0.60	Moderado
0.61 - 0.80	Sustancial
0.81 - 1.00	Casi perfecto

Tabla 2. Regla de decisión para los contrastes de modelos (M) mediante factores bayesianos (FB) según los criterios de Kass & Raftery (1995).

$2 \log_e (FB_{12})$	B_{12}	Evidencia contra M2
0-2	1-3	Débil
2-6	3-20	Positiva
6-10	20-150	Fuerte
>10	>150	Muy fuerte

Tabla 3. Parámetros de tasas de transición para el cambio correlacionado en dos caracteres según Pagel (1994).

Estado		Posterior			
		0,0	0,1	1,0	1,1
Previo	0,0	1- ($q_{12}+q_{13}$)	q_{12}	q_{13}	0
	0,1	q_{21}	1- ($q_{21}+q_{24}$)	0	q_{24}
	1,0	q_{31}	0	1- ($q_{21}+q_{34}$)	q_{34}
	1,1	0	q_{42}	q_{43}	1- ($q_{42}+q_{43}$)

Tabla 4. Comportamiento social y estrategias alimentarias para las tres propuestas de codificación (Cod). Abreviaturas para las especies según el Anexo 5, a excepción de AME (*Ailuropoda melanoleuca*), TOR (*Tremarctos ornatus*) y UTH (*Ursus thibetanus*). Las siglas en socialidad y dieta representan: L= Solitario, F= Familiar, S= Social, O= Omnívoro, I= Insectívoro, C= Carnívoro, H= Hipercarnívoro. Las referencias corresponden a: 1= Admasu *et al.* 2004, 2= Allen *et al.* 1999, 3= Álvarez-Castañeda & González-Quintero 2005, 4= Andersson 1984, 5= Angerbjörn *et al.* 2004, 6= Aragona & Setz 2001, 7= Asa & Cossíos 2004, 8= Asa *et al.* 2004, 9= Atkinson & Loveridge 2004, 10= Atkinson *et al.* 2002, 11= Atwood & Gese 2008, 12= Audet *et al.* 2002, 13= Ausband & Foresman 2007, 14= Baker *et al.* 2004, 15= Bandeira de Melo *et al.* 2007, 16= Bekoff *et al.* 1984, 17= Berta 1982, 18= Berta 1986, 19= Berta 1987, 20= Biben 1982, 21= Boitani 2000, 22= Bowyer 1987, 23= Cavallini 1995, 24= Chorn & Hoffmann 1978, 25= Clark 2005, 26= Clutton-Brock *et al.* 1976, 27=

Clutton-Brock & Iason 1986, 28= Cohen 1978, 29= Cossíos 2010, 30= Courchamp *et al.* 1999, 31= Courtenay & Maffei 2004, 32= Courtenay *et al.* 2006, 33= Cuzin & Lenain 2004, 34= Dalponte 1997, 35= Dalponte & Courtenay 2004, 36= Darden & Dabelsteen 2008, 37= Darden *et al.* 2008, 38= de Arruda Bueno *et al.* 2002, 39= de Mello & Zuercher 2005, 40= Deutsch 1983, 41= DeVault *et al.* 2003, 42= Dietz 1985, 43= Drygala *et al.* 2008, 44= Durbin *et al.* 2004, 45= Egoscue 1979, 46= Elgueta *et al.* 2007, 47= Elmhagen *et al.* 2000, 48= Emlen 1982, 49= Estes 1991, 50= Fox 1975, 51= Fritzell & Haroldson 1982, 52= Fuller & Cypher 2004, 53= Geffen 1994, 54= Geffen *et al.* 2004, 55= Geffen & Macdonald 1992, 56= Geffen & Macdonald 1993, 57= Gerrard *et al.* 2001, 58= Gese & Bekoff 2004, 59= Gese *et al.* 1989, 60= Gese & Ruff 1997, 61= Gese *et al.* 1996, 62= Girman *et al.* 1997, 63= Gittleman 1986b, 64= Gompper & Vanak 2006, 65= González & Rau 2004, 66= Haight *et al.* 2004, 67= Hersteinsson & Macdonald 1982, 68= Iyengar *et al.* 2005, 69= Jensen & Miller 2004, 70= Jhala & Moehlman 2004, 71= Jiménez 2007, 72= Jiménez *et al.* 1991, 73= Jiménez & McMahon 2004, 74= Jiménez & Novaro 2004, 75= Johnsingh & Jhala 2004, 76= Kamler, Ballard, Gese *et al.* 2004, 77= Kamler, Ballard, Lemons *et al.* 2004, 78= Kauhala *et al.* 2007, 79= Kauhala & Saeki 2004, 80= Kaunda & Skinner 2003, 81= Kitchen *et al.* 2006, 82= Krofel 2008, 83= Larivière 2002, 84= Leite-Pitman & Williams 2004, 85= León-Lobos & Kalin-Arroyo 1994, 86= Lindsay & Macdonald 1986, 87= List & Cypher 2004, 88= Loveridge & Macdonald 2001, 89= Loveridge & Macdonald 2003, 90= Loveridge & Nel 2004, 91= Lucherini & Luengos Vidal 2008, 92= Lucherini *et al.* 2004, 93= Macdonald 1979, 94= Macdonald & Moehlman 1982, 95= Macdonald & Reynolds 2004, 96= Mackie & Nel 1989, 97= Malcom 1986, 98= Martínez *et al.* 1993, 99= Martínez & Cadena 2000, 100= McNay *et al.* 2006, 101= Mech & Boitani 2004, 102= Medel & Jaksic 1988, 103= Mendelssohn *et al.* 1987, 104= Moehlman 1986, 105= Moehlman & Hofer 1997, 106= Moehrenschrager *et al.* 2004, 107= Moehrenschrager & Sovada 2004, 108= Møller & Birkhead 1989, 109= Nel & Maas 2004, 110= Nowak 1999, 111= Nowak & Paradiso 1983, 112= Peyton 1999, 113= Poyarkov & Ovsyanikov 2004, 114= Ralls *et al.* 2001, 115= Rau *et al.* 1995, 116= Reid & Gong 1999, 117= Riedman 1982, 118= Riegel 1977, 119= Rodden *et al.* 2004, 120= Romo 1995, 121= Sábato *et al.* 2006, 122= Sam 1999, 123= Sands & Creel 2004, 124= Schaller & Ginsberg 2004, 125= Scheinin *et al.* 2006, 126= Sheldon 1992, 127= Sidorovich *et al.* 2007, 128= Sillero-Zubiri 2004, 129= Sillero-Zubiri & Gotelli 1994, 130= Sillero-Zubiri & Gotelli 1995a, 131= Sillero-Zubiri & Gotelli 1995b, 132= Sillero-Zubiri & Macdonald 1997, 133= Sillero-Zubiri & Macdonald 1998, 134= Sillero-Zubiri & Marino 2004, 135= SSP 2007, 136= Stuart & Stuart 2004, 137= Veado 2005, 138= Vieira & Port 2007, 139= Waldman 1988, 140= Walton & Joly 2003, 141= Wang *et al.* 2004a, 142= Ward & Wurster-Hill 1990, 143= Wilson & Ruff 1999, 144= Woodroffe *et al.* 2004, 145= Wright 2006, 146= Yom-Tov *et al.* 1995, 147= Zuercher *et al.* 2004.

Especie	Rasgo	Cod			Referencias
		I	II	III	
AME	Socialidad	L	L	L	24, 110, 116
	Dieta	O	O	O	24, 110, 116
TOR	Socialidad	L	L	L	112
	Dieta	O	O	O	110, 112

UTH	Socialidad	L	L	L	40, 110
	Dieta	O	O	O	110, 122
NPR	Socialidad	L	L	L	105, 108, 126
	Dieta	O	O	O	43, 78, 79, 105, 110, 111, 126, 142
OME	Socialidad	F	F	L	25, 32, 49, 96, 97, 109, 110, 111, 126, 145
	Dieta	I	O	O	25, 55, 59, 97, 104, 105, 109, 110, 111, 126
UCI	Socialidad	L	L	L	51, 52, 105, 126
	Dieta	O	O	O	41, 51, 52, 63, 105, 110, 126
VBE	Socialidad	L	L	L	19, 50, 64, 75
	Dieta	O	O	O	64, 75, 105, 110
VCH	Socialidad	L	L	L	19, 50, 105, 136
	Dieta	O	O	O	105, 110, 126, 136
VPA	Socialidad	L	L	L	19, 50
	Dieta	O	O	O	105, 110, 128
VRU	Socialidad	L	L	L	19, 33, 50, 105
	Dieta	I	O	O	86, 105, 110, 126
VCA	Socialidad	L	L	L	19, 50, 53, 54, 105
	Dieta	I	O	O	53, 54, 55, 59, 103, 105, 110, 126
VZE	Socialidad	F	F	L	8, 83, 126
	Dieta	I	O	O	83
VCO	Socialidad	F	F	L	113
	Dieta	C	C	O	105, 110
VVU	Socialidad	F	F	L	13, 14, 23, 55, 67, 93, 94, 95, 105, 107, 117, 126
	Dieta	C	C	O	10, 16, 41, 63, 89
VLA	Socialidad	L	L	L	5, 12, 111
	Dieta	C	C	O	5, 16, 41, 47, 63, 105, 110, 111, 126, 141
VFE	Socialidad	F	F	L	124
	Dieta	C	C	O	105, 110, 124
VMA	Socialidad	F	F	L	57, 66, 87, 110, 114
	Dieta	C	C	O	105, 110, 126, 141
VVE	Socialidad	F	F	L	36, 37, 45, 76, 77, 81, 107, 110, 126
	Dieta	C	C	O	106
CBR	Socialidad	L	L	L	6, 15, 105, 110, 119, 126, 135
	Dieta	O	O	O	6, 38, 19, 42, 105, 110, 111, 119, 121, 126, 135, 137
AMI	Socialidad	L	L	L	84, 110
	Dieta	O	O	O	18, 84, 111, 126
CTH	Socialidad	L	L	L	17, 20, 105, 111
	Dieta	O	O	O	16, 17, 19, 31, 63, 99, 102, 105, 110, 111, 126, 138
PSE	Socialidad	L	L	L	7, 19, 29
	Dieta	O	O	O	7, 19, 105, 126
PVE	Socialidad	L	L	L	19, 32, 35
	Dieta	O	O	O	19, 34, 105, 110, 126
PFU	Socialidad	L	L	L	71, 73
	Dieta	O	O	O	46, 71, 72, 73
PGY	Socialidad	L	L	L	91, 92
	Dieta	O	O	O	19, 92, 102, 126, 138
PCU	Socialidad	L	L	L	74
	Dieta	O	O	O	19, 74, 85, 98, 105, 110, 120, 126
PGR	Socialidad	L	L	L	19, 65
	Dieta	O	O	O	19, 65, 98, 102, 105, 115, 126
CAD	Socialidad	F	F	L	9, 26, 32, 49, 88, 110, 111, 126
	Dieta	O	O	O	9, 10, 26, 49, 89, 105, 110, 111, 126

CME	Socialidad	F	F	L	16, 26, 30, 32, 48, 49, 90, 94, 105, 117, 126, 139, 140
	Dieta	C	C	O	16, 49, 80, 82, 90, 89, 105, 126
CAL	Socialidad	S	F	S	4, 19, 28, 44, 50, 68, 94, 105, 110, 111, 117, 126
	Dieta	H	C	H	68, 105, 110, 111, 126
LPI	Socialidad	S	F	S	4, 19, 27, 30, 48, 49, 62, 94, 104, 105, 110, 111, 117, 118, 126, 139, 144
	Dieta	H	C	H	104, 105, 110, 111, 126, 144
SVE	Socialidad	S	F	S	20, 40, 102, 39, 105, 110, 111, 118, 126, 147
	Dieta	H	C	H	102, 39, 105, 111, 126, 147
CSI	Socialidad	S	F	S	105, 110, 111, 126, 129, 130, 131, 132, 133, 134
	Dieta	C	C	O	10, 105, 126, 130, 132, 134
CAU	Socialidad	F	F	L	1, 16, 26, 30, 32, 49, 70, 94, 104, 105, 110, 117, 126, 139
	Dieta	C	C	O	1, 70, 105, 125, 146
CLA	Socialidad	F	F	L	2, 19, 22, 30, 50, 58, 60, 94, 105, 111, 117, 126, 143
	Dieta	C	C	O	3, 11, 16, 58, 60, 61, 63, 105, 111, 126, 143
CLU	Socialidad	S	F	S	4, 11, 16, 19, 21, 48, 50, 59, 69, 94, 100, 101, 105, 111, 117, 123, 126, 127, 139
	Dieta	H	C	H	21, 101, 105, 110, 111, 126

Tabla 5. Repetibilidad general, por eje y por *landmark* (LM) de las coordenadas alineadas, tanto para la vista lateral como para el dentario. La columna del dentario tiene varios valores faltantes (-) porque esta vista contó con menos *landmarks*.

Repetibilidad	Lateral (%)	Dentario (%)
General	98.22	98.35
Eje x	98.33	99.09
Eje y	98.10	97.60
LM 1	96.85	97.17
LM 2	98.96	96.54
LM 3	99.24	98.13
LM 4	97.79	98.69
LM 5	97.86	99.22
LM 6	99.31	98.55
LM 7	98.58	98.89
LM 8	98.04	99.57
LM 9	95.76	-
LM 10	98.33	-
LM 11	97.70	-
LM 12	99.42	-
LM 13	99.54	-
LM 14	97.66	-

Tabla 6. Resultados de las pruebas de aleatoriedad para la submuestra de coordenadas alineadas de cada *landmark* (LM), tanto para la vista lateral como para el dentario. En cada caso se reporta el Estadístico Estandarizado de Bartels (SBS), el cociente ranqueado de Von Neumann (RVN) y el valor de probabilidad (*p*). El único valor – *p* que falló la prueba (14x) aparece en cursiva; como puede verse, no hay ningún *landmark* cuyas dos coordenadas hayan fallado la prueba. Las columnas del dentario tienen varios valores faltantes (-) porque esta vista contó con menos *landmarks*.

LM		Lateral			Dentario		
		SBS	RVN	p	SBS	RVN	p
1	x	0.5558	2.157	0.5783	-1.5358	1.566	0.1246
	y	0.5416	2.153	0.5881	1.0804	2.306	0.2799
2	x	1.5823	2.448	0.1136	0.8862	2.251	0.3755
	y	1.4645	2.414	0.1431	-1.0736	1.696	0.283
3	x	0.7395	2.209	0.4596	0.9127	2.258	0.3614
	y	1.3674	2.387	0.1715	-0.5504	1.844	0.582
4	x	0.9487	2.268	0.3428	-0.035	1.99	0.9721
	y	0.9891	2.28	0.3226	-1.9011	1.462	0.05729
5	x	1.7952	2.508	0.07262	-0.2054	1.942	0.8372
	y	0.4638	2.131	0.6428	1.2869	2.364	0.1981
6	x	-0.82	1.768	0.4122	0.0211	2.006	0.9832
	y	-0.3019	1.915	0.7628	0.6896	2.195	0.4904
7	x	-0.8675	1.755	0.3856	-1.1901	1.663	0.234
	y	1.805	2.511	0.07107	0.7935	2.224	0.4275
8	x	-0.2156	1.939	0.8293	0.2081	2.059	0.8351
	y	0.7592	2.215	0.4477	0.6475	2.183	0.5173
9	x	1.3898	2.393	0.1646	-	-	-
	y	1.0411	2.294	0.2979	-	-	-
10	x	0.384	2.109	0.701	-	-	-
	y	0.3779	2.107	0.7055	-	-	-
11	x	1.1107	2.314	0.2667	-	-	-
	y	0.0828	2.023	0.934	-	-	-
12	x	0.6652	2.188	0.5059	-	-	-
	y	1.1884	2.336	0.2347	-	-	-
13	x	1.366	2.386	0.1719	-	-	-
	y	0.8638	2.244	0.3877	-	-	-
14	x	2.0583	2.582	0.03956	-	-	-
	y	0.8292	2.235	0.407	-	-	-

Tabla 7. Resultados de análisis clasificatorios para los grupos planteados en la propuesta de clasificación III. Todas las combinaciones de *landmarks* que dieron soporte a esta codificación en los Análisis de Deformaciones Relativas fueron evaluadas; se especifica también si las evaluaciones fueron hechas sobre machos (M), hembras (H) o ambos simultáneamente (T). Se muestra el valor de probabilidad derivado de las permutaciones sobre las distancias de Mahalanobis (p), la proporción de individuos correctamente clasificados según el Chequeo de Clasificación Cruzado (CCC) y la fortaleza del acuerdo entre las dos clasificaciones a partir del valor del estadístico Kappa. El número de *landmarks* impone restricciones mínimas sobre el tamaño muestral de cada grupo (Nmin), pero como puede verse, el número de individuos siempre estuvo muy por encima de estas exigencias (Nobs).

Combinación	Sexo	Gremio	Nmin	Nobs	p	CCC (%)	Kappa	Acuerdo
Lateral 1	T	Omnívoros	28	791	<0.0001	97	0.91	Casi perfecto
		Hipercarnívoros		139		97		
	M	Omnívoros	28	384	<0.0001	97	0.906	Casi perfecto
		Hipercarnívoros		58		98		
	H	Omnívoros	28	355	<0.0001	97	0.887	Casi perfecto
		Hipercarnívoros		66		93		

Lateral 2	T	Omnívoros	28	787	<0.0001	97	0.899	Casi perfecto
		Hipercarnívoros		139		96		
	M	Omnívoros	28	382	<0.0001	96	0.864	Casi perfecto
		Hipercarnívoros		59		96		
	H	Omnívoros	28	353	<0.0001	98	0.91	Casi perfecto
		Hipercarnívoros		65		93		
Lateral 3	T	Omnívoros	24	805	<0.0001	96	0.85	Casi perfecto
		Hipercarnívoros		138		94		
	M	Omnívoros	24	394	<0.0001	96	0.855	Casi perfecto
		Hipercarnívoros		57		98		
	H	Omnívoros	24	353	<0.0001	96	0.848	Casi perfecto
		Hipercarnívoros		66		93		
Lateral 4	T	Omnívoros	24	794	<0.0001	91	0.695	Sustancial
		Hipercarnívoros		134		88		
	M	Omnívoros	24	384	<0.0001	92	0.706	Sustancial
		Hipercarnívoros		56		89		
	H	Omnívoros	24	357	<0.0001	90	0.672	Sustancial
		Hipercarnívoros		64		89		
Dentario 1	T	Omnívoros	28	784	<0.0001	98	0.92	Casi perfecto
		Hipercarnívoros		134		96		
	M	Omnívoros	28	386	<0.0001	98	0.942	Casi perfecto
		Hipercarnívoros		57		100		
	H	Omnívoros	28	347	<0.0001	97	0.893	Casi perfecto
		Hipercarnívoros		65		93		
Dentario 2	T	Omnívoros	24	770	<0.0001	97	0.891	Casi perfecto
		Hipercarnívoros		132		97		
	M	Omnívoros	24	378	<0.0001	97	0.906	Casi perfecto
		Hipercarnívoros		57		100		
	H	Omnívoros	24	342	<0.0001	96	0.868	Casi perfecto
		Hipercarnívoros		63		96		

Tabla 8. Resultados de análisis clasificatorios para los grupos planteados en la propuesta de clasificación II. Todas las combinaciones de *landmarks* que dieron soporte a esta codificación en los Análisis de Deformaciones Relativas fueron evaluadas; se especifica también si las evaluaciones fueron hechas sobre machos (M), hembras (H) o ambos simultáneamente (T). Se muestra el valor de probabilidad derivado de las permutaciones sobre las distancias de Mahalanobis (p), la proporción de individuos correctamente clasificados según el Chequeo de Clasificación Cruzado (CCC) y la fortaleza del acuerdo entre las dos clasificaciones a partir del valor del estadístico Kappa. El número de *landmarks* impone restricciones mínimas sobre el tamaño muestral de cada grupo (Nmin), pero como puede verse, el número de individuos siempre estuvo muy por encima de estas exigencias (Nobs).

Combinación	Sexo	Gremio	Nmin	Nobs	p	CCC (%)	Kappa	Acuerdo
Lateral 4	T	Omnívoros	24	541	<0.0001	88	0.737	Sustancial
		Carnívoros		387		85		
	M	Omnívoros	24	259	<0.0001	86	0.701	Sustancial
		Carnívoros		181		83		
	H	Omnívoros	24	241	<0.0001	91	0.796	Sustancial
		Carnívoros		180		88		

Lateral 5	T	Omnívoros	16	541	<0.0001	79	0.615	Sustancial
		Carnívoros		387		83		
	M	Omnívoros	16	257	<0.0001	79	0.642	Sustancial
		Carnívoros		183		85		
	H	Omnívoros	16	245	<0.0001	78	0.573	Moderado
		Carnívoros		178		79		
Dentario 2	T	Omnívoros	24	532	<0.0001	87	0.702	Sustancial
		Carnívoros		370		82		
	M	Omnívoros	24	258	<0.0001	86	0.692	Sustancial
		Carnívoros		177		83		
	H	Omnívoros	24	235	<0.0001	89	0.693	Sustancial
		Carnívoros		170		79		

Tabla 9. Clasificación de Chequeo Cruzado para cada especie omnívora de la combinación de *landmarks* Lateral 5 con machos y hembras. Las categorías alimentarias están especificadas según la propuesta de codificación II. Abreviaciones para las especies según el Anexo 5.

Especie	Reclasificación (%)	
	<i>Omnívoro</i>	<i>Carnívoro</i>
AMI	100	0
CAD	81	19
CBR	89	11
CTH	78	22
PFU	67	33
PGR	54	46
PGY	78	22
PSE	100	0
PVE	78	22
PCU	92	8
NPR	94	6
UCI	100	0
VBE	88	12
VCH	45	55
VPA	100	0
VZE	50	50
OME	100	0
VCA	100	0
VRU	31	69

Tabla 10. Clasificación de Chequeo Cruzado para cada especie omnívora de la combinación de *landmarks* Lateral 5 con machos. Las categorías alimentarias están especificadas según la propuesta de codificación b. Abreviaciones para las especies según el Anexo 5.

Especie	Reclasificación (%)	
	<i>Omnívoro</i>	<i>Carnívoro</i>
AMI	100	0
CAD	59	41
CBR	100	0
CTH	87	13
PFU	100	0

PGR	59	41
PGY	77	23
PSE	100	0
PVE	60	40
PCU	87,5	12,5
NPR	100	0
UCI	100	0
VBE	93	7
VCH	50	50
VPA	100	0
VZE	40	60
OME	100	0
VCA	100	0
VRU	29	71

Tabla 11. Clasificación de Chequeo Cruzado para todas las especies de la combinación de *landmarks* Lateral 5 con machos. Las categorías alimentarias están especificadas según la propuesta de codificación II. Abreviaciones para las especies según el Anexo 5.

<i>Especie</i>	Reclasificación (%)	
	<i>Omnívoro</i>	<i>Carnívoro</i>
AMI	100	0
CAD	68	32
CBR	82	18
CTH	83	17
PGR	50	50
PGY	79	21
PSE	100	0
PVE	100	0
PCU	94	6
NPR	94	6
UCI	100	0
VBE	82	18
VCH	60	40
VPA	100	0
VZE	59	41
OME	100	0
VRU	35	65
VVE	8	92
VMA	37,5	62,5
VVU	7	93
VLA	4	96
CAU	47	53
CME	12,5	87,5
CLA	37,5	62,5
CSI	43	57
CLU	11	89
CAL	31	69
LPI	0	100
SVE	43	57

Tabla 12. Clasificación de Chequeo Cruzado para las especies carnívoras de la combinación de *landmarks* Dentario 2 con hembras. Las categorías alimentarias están especificadas según la propuesta de codificación II. Abreviaciones para las especies según el Anexo 5.

<i>Especie</i>	Reclasificación (%)	
	<i>Omnívoro</i>	<i>Carnívoro</i>
VVE	23	77
VMA	0	100
VVU	0	100
VLA	0	100
CAU	59	41
CME	81	19
CLA	20	80
CSI	83	17
CLU	6	94
CAL	0	100
LPI	0	100
SVE	0	100

Tabla 13. Resultados de análisis clasificatorios para los grupos planteados en la propuesta de clasificación I. Todas las combinaciones de *landmarks* que dieron soporte a esta codificación en los Análisis de Deformaciones Relativas fueron evaluadas; se especifica también si las evaluaciones fueron hechas sobre machos (M), hembras (H) o ambos simultáneamente (T). Se muestran los valores de probabilidad por pares derivados de las permutaciones sobre las distancias de Mahalanobis (p); bajo la corrección de Bonferroni las distancias pueden considerarse como significativas (con $p < 0,05$) cuando $p < 0.00833$; las siglas corresponden a: O= Omnívoros, I= Insectívoros, C= Carnívoros, H= Hipercarnívoros. También se presenta la proporción de individuos correctamente clasificados según el Chequeo de Clasificación Cruzado (CCC) y la fortaleza del acuerdo entre las dos clasificaciones a partir del valor del estadístico Kappa. El número de *landmarks* impone restricciones mínimas sobre el tamaño muestral de cada grupo (Nmin), pero como puede verse, el número de individuos siempre estuvo muy por encima de estas exigencias (Nobs).

Combinación	Sexo	Gremio	Nmin	Nobs	p			CCC (%)	Kappa	Acuerdo
					I	C	H			
Lateral 2	T	O	28	436	<0.0001	<0.0001	<0.0001	72	0.698	Sustancial
		I		98	-	<0.0001	<0.0001	80		
		C		253	-	-	<0.0001	82		
		H		139	-	-	-	92		
	M	O	28	207	<0.0001	<0.0001	<0.0001	71	0.693	Sustancial
		I		50	-	<0.0001	<0.0001	84		
		C		125	-	-	<0.0001	81		
		H		59	-	-	-	94		
	H	O	28	190	<0.0001	<0.0001	<0.0001	78	0.717	Sustancial
		I		47	-	<0.0001	<0.0001	76		
		C		116	-	-	<0.0001	81		
		H		65	-	-	-	86		

Lateral 4	T	O	24	439	<0.0001	<0.0001	<0.0001	76	0.674	Sustancial
		I		102	-	<0.0001	<0.0001	80		
		C		253	-	-	<0.0001	72		
		H		134	-	-	-	85		
	M	O	24	208	<0.0001	<0.0001	<0.0001	75	0.665	Sustancial
		I		51	-	<0.0001	<0.0001	80		
		C		125	-	-	<0.0001	74		
		H		56	-	-	-	85		
	H	O	24	191	<0.0001	<0.0001	<0.0001	82	0.736	Sustancial
		I		50	-	<0.0001	<0.0001	84		
		C		116	-	-	<0.0001	75		
		H		64	-	-	-	87		

Tabla 14. Clasificación de Chequeo Cruzado para cada especie omnívora de la combinación de *landmarks* Lateral 2 con machos y hembras. Las categorías alimentarias están especificadas según la propuesta de codificación I. Abreviaciones para las especies según el Anexo 5.

<i>Especie</i>	Reclasificación (%)			
	<i>Omnívoro</i>	<i>Insectívoro</i>	<i>Carnívoro</i>	<i>Hipercarnívoro</i>
AMI	83	0	0	17
CAD	91	0	9	0
CBR	79	0	17	4
CTH	94	0	6	0
PFU	33,33	33,33	33,33	0
PGR	52,63	13,16	34,21	0
PGY	75	0	25	0
PSE	80	20	0	0
PVE	78	11	0	11
PCU	64	5	28	3
NPR	73	27	0	0
UCI	66	34	0	0
VBE	63	34	3	0
VCH	74	19	7	0
VPA	62,5	37,5	0	0

Tabla 15. Clasificación de Chequeo Cruzado para cada especie omnívora y carnívora de la combinación de *landmarks* Lateral 4 con machos y hembras. Las categorías alimentarias están especificadas según la propuesta de codificación I. Abreviaciones para las especies según el Anexo 5.

<i>Especie</i>	Reclasificación (%)			
	<i>Omnívoro</i>	<i>Insectívoro</i>	<i>Carnívoro</i>	<i>Hipercarnívoro</i>
AMI	82	0	0	18
CAD	97	0	3	0
CBR	21	0	48	31
CTH	97	0	3	0
PFU	67	0	33	0
PGR	87	5	8	0
PGY	97	0	3	0
PSE	96	4	0	0
PVE	100	0	0	0

PCU	56	3	33	8
NPR	83	17	0	0
UCI	87	13	0	0
VBE	91	3	6	0
VCH	53	28	19	0
VPA	33	67	0	0
VVE	3	18	79	0
VCO	0	0	100	0
VFE	0	0	100	0
VMA	0	62	38	0
VVU	3	13	81	3
VLA	0	2	98	0
CAU	13	3	81	3
CME	12	0	85	3
CLA	13	3	53	31
CSI	54	0	14	32

Tabla 16. Clasificación de Chequeo Cruzado para cada especie omnívora de la combinación de *landmarks* Lateral 2 con machos. Las categorías alimentarias están especificadas según la propuesta de codificación I. Abreviaciones para las especies según el Anexo 5.

<i>Especie</i>	Reclasificación (%)			
	<i>Omnívoro</i>	<i>Insectívoro</i>	<i>Carnívoro</i>	<i>Hipercarnívoro</i>
AMI	83	0	0	17
CAD	87,5	0	12,5	0
CBR	70	0	20	10
CTH	87	0	13	0
PFU	0	100	0	0
PGR	41	11	47	0
PGY	69	0	31	0
PSE	93	7	0	0
PVE	75	25	0	0
PCU	61	6	33	0
NPR	64	36	0	0
UCI	75	25	0	0
VBE	75	17	8	0
VCH	86	7	7	0
VPA	57	43	0	0

Tabla 17. Clasificación de Chequeo Cruzado para cada especie omnívora y carnívora de la combinación de *landmarks* Lateral 4 con machos. Las categorías alimentarias están especificadas según la propuesta de codificación I. Abreviaciones para las especies según el Anexo 5.

<i>Especie</i>	Reclasificación (%)			
	<i>Omnívoro</i>	<i>Insectívoro</i>	<i>Carnívoro</i>	<i>Hipercarnívoro</i>
AMI	60	0	0	40
CAD	94	0	6	0
CBR	10	0	50	40
CTH	93	0	7	0
PFU	100	0	0	0

PGR	82	12	6	0
PGY	92	0	8	0
PSE	93	7	0	0
PVE	100	0	0	0
PCU	35	0	47	18
NPR	93	7	0	0
UCI	87,5	12,5	0	0
VBE	92	0	8	0
VCH	60	33	7	0
VPA	36	64	0	0
VVE	0	21	79	0
VFE	0	0	100	0
VMA	0	40	60	0
VVU	6,67	6,67	80	6,67
VLA	5	0	95	0
CAU	16	0	79	5
CME	6	0	94	0
CLA	12,5	6,25	43,75	37,5
CSI	56	0	11	33

Tabla 18. Clasificación de Chequeo Cruzado para cada especie omnívora e insectívora de la combinación de *landmarks* Lateral 2 con hembras. Las categorías alimentarias están especificadas según la propuesta de codificación I. Abreviaciones para las especies según el Anexo 5.

Especie	Reclasificación (%)			
	<i>Omnívoro</i>	<i>Insectívoro</i>	<i>Carnívoro</i>	<i>Hipercarnívoro</i>
AMI	75	0	25	0
CAD	95	0	5	0
CBR	80	0	20	0
CTH	94	0	0	6
PGR	62,5	0	37,5	0
PGY	79	5	16	0
PSE	90	10	0	0
PVE	100	0	0	0
PCU	73,33	13,33	13,33	0
NPR	87,5	12,5	0	0
UCI	74	26	0	0
VBE	53	47	0	0
VCH	73	20	7	0
VPA	87,5	12,5	0	0
VZE	0	100	0	0
OME	18	82	0	0
VRU	33	47	20	0

Tabla 19. Clasificación de Chequeo Cruzado para cada especie carnívora de la combinación de *landmarks* Lateral 4 con hembras. Las categorías alimentarias están especificadas según la propuesta de codificación I. Abreviaciones para las especies según el Anexo 5.

Especie	Reclasificación (%)			
	Omnívoro	Insectívoro	Carnívoro	Hipercarnívoro
VVE	0	15	85	0
VMA	14	43	43	0
VVU	0	12,5	87,5	0
VLA	0	0	100	0
CAU	5,5	11	78	5,5
CME	12,5	0	81,25	6,25
CLA	6,25	0	62,5	31,25
CSI	86	0	14	0

Tabla 20. Condiciones y resultados de los análisis de congruencia taxonómica bajo Parsimonia. Abreviaciones: ECC: Ecología, comportamiento y citogenética; N: Número de caracteres totales; S: Número de caracteres simplesiomórficos; A: Número de caracteres autapomórficos; L: Longitud de los árboles más parsimoniosos; AMPs: Número de árboles más parsimoniosos; IC: Índice de consistencia; IR: Índice de retención.

Partición	N	S	A	L	AMPs	IC	IR
Morfología	124	0	5	668	12	0.2949	0.5561
ECC	54	0	0	198	8779	0.3333	0.6517
Cytb	730	404	55	1279	1	0.3198	0.5196
COI	588	368	27	902	30	0.3082	0.5121
COII	684	402	44	937	12	0.3554	0.5152
CHRNA1	361	286	20	71	800	0.8732	0.9353
CYPIA	600	477	60	77	24	0.8961	0.9470
FES	453	362	21	99	30	0.8586	0.9300
GHR	816	707	39	97	36	0.8969	0.9531
VTN	486	408	28	62	48	0.9194	0.9621
TRSP	715	546	96	161	303	0.6460	0.8381
Total	5611	3960	395	4808	2	0.3634	0.5604

Tabla 21. Submodelos con los cuales se efectuó el análisis combinado definitivo por Inferencia Bayesiana; esta configuración se obtuvo mediante la selección jerárquica de modelos (ECC: Ecología, comportamiento y citogenética).

Tipo		Partición	Modelo
Estándar		Morfología	Mkv+G
		ECC	
Molecular	Mitocondrial	Cytb	TVM+I+G
		COI	K81uf+I+G
		COII	HKY+I+G
		CHRNA1	K81uf+I+G
	CYPIA		
	FES		
	GHR		
	Nuclear	VTN	K81uf+I+G
TRSP			

Tabla 22. Estimaciones de la probabilidad posterior de los parámetros involucrados en las dos corridas independientes del análisis bayesiano

definitivo. Particularmente se reportan la media posterior, el ESS (valores bajos se muestran en negrilla) y el intervalo de credibilidad del 95%, especificado para cada estimación mediante sus valores superior (HPD sup) e inferior (HPD inf). Las estimaciones corresponden a: lnV = Verosimilitud; LR = Longitud de ramas; kappa = Proporción de tasas transición/transversión; r = Tasas de sustitución; pi = Frecuencias de estado de carácter; alpha = Parámetro de forma gamma; pinvar = Proporción de sitios invariables; m = Multiplicadores. Los números entre llaves indican a qué set de datos corresponde la estimación: 0 = Matriz completa; 1 = Partición estándar; 2 = Partición Cytb; 3 = Partición COI; 4 = Partición COII; 5 = Partición nuclear.

Estimado	Primera corrida				Segunda corrida			
	Media	HPD sup	HPD inf	ESS	Media	HPD sup	HPD inf	ESS
lnV	-28160	-28180	-28150	300.625	-28160	-28180	-28150	743.715
LR {0}	3466	2886	3925	24.921	3343	2835	3863	18.137
kappa {4}	33774	26718	40703	293.977	33798	26897	41234	355.34
r(A<->C) {2}	0.02122	0.01538	0.02761	498.079	0.02143	0.01563	0.02849	491.787
r(A<->G) {2}	0.445	0.388	0.509	312.948	0.442	0.383	0.502	285.338
r(A<->T) {2}	0.01516	0.00874 8	0.02154	795.938	0.01512	0.00872 8	0.02161	1006.57 7
r(C<->G) {2}	0.00772 7	0.00104 4	0.01505	535.453	0.00734 9	0.00080 1	0.01424	547.964
r(C<->T) {2}	0.502	0.442	0.565	346.815	0.505	0.443	0.56	282.402
r(G<->T) {2}	0.00911 9	0.00147 1	0.01722	501.244	0.00965	0.00162 7	0.01865	442.759
r(A<->C) {3}	0.00631 3	0.00115 6	0.01197	670.299	0.00632 5	0.00111 6	0.01228	733.489
r(A<->G) {3}	0.463	0.403	0.519	250.588	0.468	0.405	0.525	342.865
r(A<->T) {3}	0.0194	0.01239	0.02678	486.232	0.01932	0.01207	0.02637	898.584
r(C<->G) {3}	0.01202	0.00411 9	0.02229	720.322	0.01214	0.00343 8	0.02128	607.047
r(C<->T) {3}	0.495	0.436	0.552	251.289	0.49	0.427	0.546	339.397
r(G<->T) {3}	0.00429 9	0.00003 5	0.01048	462.132	0.00435	0.00001 6	0.01022	632.293
r(A<->C) {5}	0.0815	0.06303	0.101	1143.78 3	0.08134	0.06236	0.09947	1237.00 1
r(A<->G) {5}	0.375	0.339	0.412	830.207	0.377	0.34	0.413	973.217
r(A<->T) {5}	0.05397	0.03849	0.07122	1035.13 9	0.05347	0.03708	0.07033	1083.41 1
r(C<->G) {5}	0.06274	0.04709	0.0798	1091.68 4	0.06257	0.04585	0.08038	983.3
r(C<->T) {5}	0.359	0.324	0.395	828.378	0.357	0.323	0.391	1026.47 8
r(G<->T) {5}	0.06784	0.05109	0.08578	1305.36 3	0.06855	0.05182	0.08614	1074.59
pi(A) {2}	0.32	0.294	0.347	680.36	0.322	0.294	0.346	660.515
pi(C) {2}	0.332	0.309	0.355	768.368	0.331	0.307	0.353	626.827
pi(G) {2}	0.105	0.0911	0.12	472.966	0.106	0.0912	0.121	476.54

$\pi(T)$ {2}	0.242	0.223	0.263	784.228	0.242	0.225	0.263	712.347
$\pi(A)$ {3}	0.305	0.277	0.334	684.078	0.304	0.277	0.333	616.978
$\pi(C)$ {3}	0.253	0.231	0.276	774.67	0.254	0.231	0.276	694.626
$\pi(G)$ {3}	0.143	0.124	0.162	510.633	0.142	0.122	0.16	597.184
$\pi(T)$ {3}	0.299	0.277	0.326	593.341	0.3	0.275	0.324	697.702
$\pi(A)$ {4}	0.354	0.325	0.381	781.059	0.354	0.326	0.383	748.444
$\pi(C)$ {4}	0.256	0.234	0.277	890.334	0.256	0.234	0.277	1008.48 1
$\pi(G)$ {4}	0.118	0.104	0.132	1003.59 6	0.118	0.104	0.132	1278.19 8
$\pi(T)$ {4}	0.271	0.25	0.294	908.885	0.271	0.249	0.294	959.077
$\pi(A)$ {5}	0.242	0.228	0.255	952.66	0.242	0.228	0.255	862.395
$\pi(C)$ {5}	0.254	0.242	0.269	1010.36 7	0.254	0.241	0.267	918.016 1071.42 1
$\pi(G)$ {5}	0.237	0.224	0.252	802.183	0.237	0.225	0.251	966.119
$\pi(T)$ {5}	0.267	0.254	0.281	933.428	0.267	0.253	0.281	966.119
α {1}	0.456	0.27	0.744	84.399	0.494	0.277	0.777	66.794
α {2}	0.988	0.731	1271	760.438	0.996	0.716	1278	789.717
α {3}	2613	1.51	3945	896.278	2653	1525	3961	1201.83 5
α {4}	1767	1157	2.51	984.802	1733	1149	2439	1243.95 2
α {5}	1925	0.329	4.16	572.265	2262	0.319	4473	308.9
π_{invar} {2}	0.502	0.458	0.546	256.074	0.504	0.459	0.547	197.301
π_{invar} {3}	0.609	0.569	0.652	70.826	0.61	0.569	0.648	125.422
π_{invar} {4}	0.557	0.514	0.599	113.902	0.553	0.512	0.595	224.154
π_{invar} {5}	0.447	0.248	0.616	532.919	0.455	0.257	0.616	508.608
m {1}	14411	11132	16408	17.142	13821	11379	16597	12.652
m {2}	1.63	1316	1895	20.426	1.66	1344	1926	17.524
m {3}	1401	1106	1731	21.879	1441	1202	1764	15.615
m {4}	1095	0.893	1315	20.011	1164	0.985	1392	19.136
m {5}	0.08274	0.07285	0.1	26.839	0.08611	0.0737	0.101	21.269

Tabla 23. Desviaciones estándar de la media para los parámetros que mostraron ESS bajos tras las dos corridas independientes del análisis Bayesiano definitivo. En negrilla se muestran los valores superiores a 0.10, indicadores de posibles problemas con la convergencia. Las estimaciones corresponden a: LR = Longitud de ramas; α = Parámetro de forma gamma; π_{invar} = Proporción de sitios invariables; m = Multiplicadores. Los números entre llaves indican a qué set de datos corresponde la estimación: 0 = Matriz completa; 1 = Partición estándar; 2 = Partición Cytb; 3 = Partición COI; 4 = Partición COII; 5 = Partición nuclear.

Estimado	Corrida 1	Corrida 2
LR {0}	0.05342	0.06351
α {1}	0.01705	0.02026
π_{invar} {3}	0.00253	0.001822
m {1}	0.349	0.39
m {2}	0.03541	0.03695
m {3}	0.03764	0.04038
m {4}	0.02823	0.02749
m {5}	0.00135	0.001624

Tabla 24. Estimaciones de la probabilidad posterior de la longitud de ramas para los dos árboles más parsimoniosos (A y B) y el consenso del análisis bayesiano (C). Particularmente se reportan la media posterior, la desviación estándar de la media, el ESS y el intervalo de credibilidad del 95%, especificado para cada estimación mediante sus valores superior (HPD sup) e inferior (HPD inf). En todos los casos el ESS es mayor a 100 y la desviación estándar inferior a 0.10.

Topología	Media	DE	ESS	HPD inf	HPD sup
A	10.182	$2.918 \cdot 10^{-2}$	465.663	8.946	11.375
B	10.153	$2.892 \cdot 10^{-2}$	455.492	9	11.426
C	11.351	$3.361 \cdot 10^{-2}$	456.99	10.015	12.767

Tabla 25. Distribución posterior de la probabilidad de cada estado de las estrategias alimentarias según la codificación III en los nodos de interés para los árboles más parsimoniosos (MP) y el consenso bayesiano (IB). Particularmente se reportan la media posterior, la desviación estándar de la media y el intervalo de credibilidad del 95%, especificado para cada estimación mediante sus valores superior (HPD sup) e inferior (HPD inf).

Árboles	Nodo	Omnivoría				Hipercarnivoría			
		Media	DE	HPD inf	HPD sup	Media	DE	HPD inf	HPD sup
MP	9	0.001649	0.00002285	0	0.006649	0.998	0.00002285	0.993	1
	10	0.97	0.0002981	0.921	1	0.03049	0.0002981	0	0.07928
	13	0.979	0.0002497	0.93	1	0.02149	0.0002497	0	0.06953
IB	4	0.952	0.0004704	0.884	1	0.04763	0.0004704	0	0.116
	6	0.968	0.0003218	0.915	1	0.03225	0.0003218	0	0.08491
	7	0.009406	0.00008085	0.000017	0.02893	0.991	0.00008085	0.971	1
	9	0.925	0.0007512	0.795	1	0.07514	0.0007512	0	0.205

Tabla 26. Condiciones de búsqueda y probabilidades marginales para los estados de las estrategias alimentarias según la codificación III en cada nodo de interés, para las topologías derivadas de Parsimonia (MP) e Inferencia Bayesiana (IB). Los análisis exploratorios que se implementaron para determinar las condiciones de búsqueda se realizaron fosilizando los nodos en omnivoría para los árboles más parsimoniosos, y en los estados favorecidos por las exploraciones de Máxima Verosimilitud para el consenso bayesiano.

Árboles	Nodo	Hiper previa	Media	Varianza	Tasa propuesta	Media armónica	
						Omnivoría	Hipercarnivoría
MP	9	<i>Gamma</i>	0-10	0-10	2	16.997310	-8.496107
	10	<i>Gamma</i>	0-10	0-10	2	-8.521084	-18.474131
	13	<i>Gamma</i>	0-10	0-10	2	-8.814302	-16.722257
IB	4	<i>Gamma</i>	0-10	0-7	2	-9.422047	-16.382850
	6	<i>Gamma</i>	0-10	0-8	2	-9.472941	-17.973300
	7	<i>Gamma</i>	0-10	0-10	2	14.554948	-10.306348
	9	<i>Gamma</i>	0-10	0-10	3	-9.580687	-15.609127

Tabla 27. Distribución posterior de la probabilidad de cada estado de las estrategias alimentarias según la codificación II en los nodos de interés para los árboles más parsimoniosos (MP) y el consenso bayesiano (IB). Particularmente se reportan la media posterior, la desviación estándar de la media y el intervalo de credibilidad del 95%, especificado para cada estimación mediante sus valores superior (HPD sup) e inferior (HPD inf).

Árboles	Nodo	Omnivoría				Carnivoría			
		Media	DE	HPD inf	HPD sup	Media	DE	HPD inf	HPD sup
MP	2	0.963	0.0005616	0.847	1	0.03654	0.0005616	0	0.153
	4	0.0005177	0.00001362	0	0.002386	0.999	0.00001362	0.998	1
	7	0.975	0.0004572	0.917	1	0.02547	0.0004572	0	0.08319
	8	0.003935	0.00004526	0.000001	0.0142	0.996	0.00004526	0.986	1
IB	1	0.347	0.001466	0.29	1	0.653	0.001466	0	0.71
	2	0.108	0.002027	0.008055	1	0.892	0.002027	0	0.992
	9	0.797	0.0005911	0.682	1	0.203	0.0005911	0	0.318
	12	0.793	0.0004728	0.773	1	0.207	0.0004728	0	0.227
	13	0.613	0.0008715	0.578	1	0.387	0.0008715	0	0.422
	14	0.101	0.002053	0.002303	1	0.899	0.002053	0	0.998

Tabla 28. Condiciones de búsqueda y probabilidades marginales para los estados de las estrategias alimentarias según la codificación II en cada nodo de interés, para las topologías derivadas de Parsimonia (MP) e Inferencia Bayesiana (IB). Los análisis exploratorios que se implementaron para determinar las condiciones de búsqueda se realizaron fosilizando los nodos en los estados favorecidos por las exploraciones de Máxima Verosimilitud mediante contraste de modelos.

Árboles	Nodo	Hiper previa	Media	Varianza	Tasa propuesta	Media armónica	
						Omnivoría	Carnivoría
MP	2	Gamma	0-10	0-10	2	-10.273817	-16.520174
	4	Gamma	0-10	0-10	2	-15.822540	-10.015470
	7	Gamma	0-10	0-10	2	-10.206745	-16.160133
	8	Gamma	0-10	0-10	2	-14.190073	-10.121818
IB	1	Exponencial	0-30	-	4	-19.782675	-17.639631
	2	Gamma	0-10	0-10	4	-20.529723	-18.880821
	9	Gamma	0-10	0-7	3	-18.017591	-20.746830
	12	Gamma	0-10	0-7	3	-17.807221	-22.620069
	13	Gamma	0-10	0-10	4	-19.813270	-19.218271
	14	Exponencial	0-20	-	4	-19.207510	-17.927166

Tabla 29. Distribución posterior de la probabilidad de cada estado del comportamiento social según la codificación III en los nodos de interés para los árboles más parsimoniosos (MP) y el consenso bayesiano (IB). Particularmente se reportan la media posterior, la desviación estándar de la media y el intervalo de credibilidad del 95%, especificado para cada estimación mediante sus valores superior (HPD sup) e inferior (HPD inf).

Árboles	Nodo	Solitario				Social			
		Media	DE	HPD inf	HPD sup	Media	DE	HPD inf	HPD sup
MP	9	0.003495	0.00004216	0.000001	0.01262	0.97	0.00004216	0.987	1
	10	0.833	0.001717	0.482	1	0.167	0.001717	0	0.518
	11	0.924	0.0007375	0.808	1	0.07567	0.0007375	0	0.192
	12	0.997	0.00004452	0.987	1	0.002889	0.00004452	0	0.01311
	13	0.977	0.0002554	0.93	1	0.02262	0.0002554	0	0.06997
IB	3	0.993	0.0001959	0.971	1	0.007238	0.0001959	0	0.02896
	4	0.951	0.0004835	0.884	1	0.04881	0.0004835	0	0.116
	5	0.858	0.001373	0.647	1	0.142	0.001373	0	0.353
	6	0.755	0.002373	0.299	1	0.245	0.002373	0	0.701
	9	0.918	0.0008259	0.772	1	0.08186	0.0008259	0	0.228

Tabla 30. Condiciones de búsqueda y probabilidades marginales para los estados del comportamiento social según la codificación III en cada nodo de interés, para las topologías derivadas de Parsimonia (MP) e Inferencia Bayesiana (IB). Los análisis exploratorios que se implementaron para determinar las condiciones de búsqueda se realizaron fosilizando los nodos en los estados favorecidos por las exploraciones de Máxima Verosimilitud mediante MRCA.

Árboles	Nodo	Hiper previa	Media	Varianza	Tasa propuesta	Media armónica	
						Solitario	Social
MP	9	Exponencial	0-30	-	2	-17.149727	-10.900245
	10	Gamma	0-8	0-7	2	-11.455584	-16.781463
	11	Gamma	0-10	0-8	2	-11.749731	-17.118554
	12	Gamma	0-10	0-10	2	-10.967484	-18.626168
	13	Gamma	0-10	0-8	2	-11.367602	-18.671538
IB	3	Exponencial	0-30	-	3	-12.398180	-17.744394
	4	Exponencial	0-30	-	3	-12.914947	-17.614345
	5	Exponencial	0-30	-	3	-14.633738	-16.835965
	6	Gamma	0-10	0-10	3	-13.303343	-18.330276
	9	Exponencial	0-30	-	3	-12.587101	-17.386146

Tabla 31. Distribución posterior de la probabilidad de cada estado del comportamiento social según la codificación II en los nodos de interés para los árboles más parsimoniosos (MP) y el consenso bayesiano (IB). Particularmente se reportan la media posterior, la desviación estándar de la media y el intervalo de credibilidad del 95%, especificado para cada estimación mediante sus valores superior (HPD sup) e inferior (HPD inf).

Árboles	Nodo	Solitario				Familiar			
		Media	DE	HPD inf	HPD sup	Media	DE	HPD inf	HPD sup
MP	1	0.973	0.0007545	0.956	1	0.02719	0.0007545	0	0.04433
	3	0.437	0.003048	0.194	1	0.563	0.003048	0	0.806
	4	0.303	0.003793	0.001286	1	0.697	0.003793	0	0.999
	5	0.404	0.003189	0.08384	1	0.596	0.003189	0	0.916
	6	0.898	0.00104	0.74	1	0.102	0.00104	0	0.26
	7	0.005162	0.000851	0.000015	0.01442	0.995	0.000851	0.986	1
	9	0.01978	0.0008036	0.00001	0.07536	0.98	0.0008036	0.925	1
IB	8	0.799	0.001013	0.626	1	0.201	0.001013	0	0.374

9	0.773	0.001116	0.571	1	0.227	0.001116	0	0.429
10	0.547	0.001752	0.427	1	0.453	0.001752	0	0.573
11	0.339	0.002567	0.157	1	0.661	0.002567	0	0.843
12	0.817	0.0008634	0.761	1	0.183	0.0008634	0	0.239
13	0.659	0.001331	0.571	1	0.341	0.001331	0	0.429
14	0.258	0.002939	0.01004	1	0.742	0.002939	0	0.99
15	0.245	0.002958	0.01504	1	0.755	0.002958	0	0.985
16	0.325	0.002631	0.129	1	0.675	0.002631	0	0.871

Tabla 32. Condiciones de búsqueda y probabilidades marginales para los estados del comportamiento social según la codificación II en cada nodo de interés, para las topologías derivadas de Parsimonia (MP) e Inferencia Bayesiana (IB). Los análisis exploratorios que se implementaron para determinar las condiciones de búsqueda se realizaron fosilizando los nodos en los estados favorecidos por las exploraciones de Máxima Verosimilitud mediante contraste de modelos.

Árboles	Nodo	Hiper previa	Media	Varianza	Tasa propuesta	Media armónica	
						Solitario	Familiar
MP	1	Gamma	0-10	0-10	4	-18.199853	-23.147512
	3	Gamma	0-10	0-10	4	-18.205796	-20.443235
	4	Exponencial	0-30	-	7	-18.676655	-17.910685
	5	Exponencial	0-30	-	5	-18.761854	-17.745649
	6	Exponencial	0-30	-	4	-17.516693	-20.823790
	7	Gamma	0-10	0-8	3	-20.823790	-17.903963
IB	2	Exponencial	0-20	-	7	-24.347507	-20.249644
	8	Exponencial	0-30	-	7	-20.651168	-22.542468
	9	Exponencial	0-30	-	7	-20.609638	-22.474309
	10	Exponencial	0-30	-	7	-20.613511	-22.002166
	11	Exponencial	0-30	-	8	-20.895442	-21.919265
	12	Exponencial	0-30	-	7	-20.574145	-23.103774
	13	Exponencial	0-30	-	8	-21.379206	-20.891450
	14	Exponencial	0-30	-	7	-21.375396	-20.867449
	15	Exponencial	0-30	-	6	-21.774932	-20.732507
16	Exponencial	0-30	-	7	-21.826298	-20.606690	

Tabla 33. Condiciones de búsqueda y probabilidades marginales para los modelos (M) dependientes (D) e independientes (I) de las estrategias alimentarias y el comportamiento social según las codificaciones (Cod) III y II, bajo las topologías derivadas de Parsimonia (MP) e Inferencia Bayesiana (IB).

Cod.	Árbol	M	Hiper previa	Media	Varianza	Tasa propuesta	Media armónica
III	MP	D	Exponencial	0-30	-	3	-15.787529
		I	Exponencial	0-30	-	2	-18.301332
	IB	D	Exponencial	0-1	-	2	-18.822577
		I	Exponencial	0-30	-	2	-20.677599
II	MP	D	Exponencial	0-30	-	3	-24.410354
		I	Gamma	0-10	0-10	2	-27.356327
	IB	D	Gamma	0-8	0-6	3	-32.938232
		I	Gamma	0-10	0-10	2	-35.475020

Tabla 34. Valores de los parámetros de distribución *gamma* utilizados para configurar el modelo de datos estándar en cada carácter sobre las topologías de interés.

Carácter	Árbol	<i>alpha</i>	<i>beta</i>
Dieta	MP	5.519	0.534
	IB	2.189	0.013
Socialidad	MP	3.934	0.206
	IB	5.517	0.015

Tabla 35. Substituciones esperadas entre los estados de carácter de las estrategias alimentarias para los árboles más parsimoniosos (MP) y el consenso bayesiano (IB). En la diagonal (negrilla) se muestra el tiempo invertido esperado de cada estado de carácter.

Estado	Hacia				
Desde	MP	<i>Omnivoría</i>	<i>Insectivoría</i>	<i>Carnivoría</i>	<i>Hipercarnivoría</i>
	<i>Omnivoría</i>	0.575507	2.276850	3.418300	0.690950
	<i>Insectivoría</i>	0.581700	0.074414	0.172700	0.059450
	<i>Carnivoría</i>	1.693850	0.215100	0.264702	1.809450
	<i>Hipercarnivoría</i>	0.379500	0.048200	0.257300	0.085377
	IB	<i>Omnivoría</i>	<i>Insectivoría</i>	<i>Carnivoría</i>	<i>Hipercarnivoría</i>
	<i>Omnivoría</i>	0.578284	3.014900	6.095100	2.575600
	<i>Insectivoría</i>	1.814900	0.082888	0.737900	0.290500
	<i>Carnivoría</i>	5.847000	1.582400	0.262191	2.067500
	<i>Hipercarnivoría</i>	1.589200	0.290100	0.748400	0.076637

Tabla 36. Substituciones esperadas entre los estados de carácter del comportamiento social para los árboles más parsimoniosos (MP) y el consenso bayesiano (IB). En la diagonal (negrilla) se muestra el tiempo invertido esperado de cada estado de carácter.

Estado	Hacia			
Desde	MP	<i>Solitario</i>	<i>Familiar</i>	<i>Social</i>
	<i>Solitario</i>	0.573474	6.457050	1.442450
	<i>Familiar</i>	5.621950	0.292697	2.121700
	<i>Social</i>	1.309750	1.638700	0.133830
	IB	<i>Solitario</i>	<i>Familiar</i>	<i>Social</i>
	<i>Solitario</i>	0.610419	9.018500	3.569000
	<i>Familiar</i>	7.963900	0.252803	2.133300
	<i>Social</i>	2.782200	2.519100	0.136778

Tabla 37. Probabilidad marginal de los estados de carácter para las estrategias alimentarias y el comportamiento social, sobre los nodos de los árboles más parsimoniosos (MP, Figura 80) y el consenso bayesiano (IB, Figura 81). Los nodos son constantes en sus respectivas topologías a excepción del 26 en Parsimonia (este es el nodo que causa la politomía en el consenso), por eso aparecen sus dos alternativas: 26a (incluye a *Vulpes pallida* y excluye a *Vulpes chama*) y 26b (incluye a *Vulpes chama* y excluye a *Vulpes pallida*).

Árbol	Nodo	Dieta				Socialidad		
		Omnivoría	Insectivoría	Carnivoría	Hipercarnivoría	Solitario	Familiar	Social
MP	1	0.999867	0.000008	0.000118	0.000007	0.998405	0.001499	0.000096
	2	0.999614	0.000022	0.000342	0.000022	0.997789	0.002022	0.000190
	3	0.999645	0.000018	0.000321	0.000015	0.967417	0.032197	0.000386
	4	0.998348	0.000083	0.001540	0.000029	0.619459	0.379620	0.000921
	5	0.996284	0.000034	0.003638	0.000044	0.505817	0.493132	0.001051
	6	0.999517	0.000017	0.000447	0.000019	0.991434	0.008288	0.000279
	7	0.999800	0.000011	0.000177	0.000011	0.999049	0.000870	0.000082
	8	0.999842	0.000009	0.000140	0.000009	0.999183	0.000746	0.000070
	9	0.999887	0.000006	0.000100	0.000006	0.999261	0.000676	0.000063
	10	0.999914	0.000005	0.000076	0.000005	0.999423	0.000528	0.000050
	11	0.999907	0.000005	0.000083	0.000005	0.999380	0.000567	0.000053
	12	0.999783	0.000012	0.000192	0.000012	0.998727	0.001163	0.000109
	13	0.999727	0.000016	0.000242	0.000016	0.998428	0.001437	0.000135
	14	0.902765	0.000103	0.096546	0.000585	0.050919	0.942543	0.006538
	15	0.042660	0.000101	0.955252	0.001987	0.069745	0.825122	0.105134
	16	0.018263	0.000200	0.968610	0.012927	0.036808	0.038734	0.924458
	17	0.001821	0.000020	0.997878	0.000281	0.045098	0.053521	0.901381
	18	0.001603	0.000018	0.997983	0.000397	0.041510	0.881408	0.077082
	19	0.003028	0.000033	0.980657	0.016282	0.014156	0.954928	0.030916
	20	0.027444	0.000301	0.025184	0.947071	0.036051	0.006505	0.957444
	21	0.001058	0.000012	0.000181	0.998749	0.006686	0.001112	0.992201
	22	0.984931	0.001735	0.013190	0.000144	0.656659	0.342262	0.001079
	23	0.822437	0.002241	0.174779	0.000543	0.745490	0.252310	0.002199
	24	0.992146	0.000282	0.007441	0.000132	0.982999	0.016191	0.000810
	25	0.998570	0.000850	0.000545	0.000035	0.997932	0.001905	0.000163
	26a	0.919768	0.079253	0.000921	0.000059	0.999615	0.000356	0.000028
	26b	0.978227	0.017787	0.003746	0.000240	0.991397	0.008083	0.000520
	27	0.015187	0.983868	0.000888	0.000057	0.983983	0.015543	0.000474
	28	0.001478	0.998252	0.000254	0.000016	0.873581	0.125570	0.000849
	29	0.009171	0.000048	0.990734	0.000047	0.196234	0.802902	0.000864
	30	0.001324	0.000015	0.998647	0.000015	0.014961	0.984855	0.000185
	31	0.000669	0.000007	0.999316	0.000007	0.207511	0.791928	0.000561
	32	0.000479	0.000005	0.999511	0.000005	0.027063	0.972758	0.000180
	33	0.003040	0.000033	0.996894	0.000033	0.018580	0.981129	0.000290
	34	0.944217	0.047375	0.008131	0.000277	0.792028	0.207157	0.000814
35	0.995762	0.000511	0.003232	0.000495	0.961306	0.035462	0.003232	
IB	1	0.947215	0.002515	0.047456	0.002815	0.951117	0.039463	0.009420
	2	0.929381	0.002710	0.064243	0.003666	0.943025	0.041404	0.015572
	3	0.908499	0.004477	0.081551	0.005473	0.983883	0.010676	0.005442
	4	0.915761	0.004761	0.074390	0.005089	0.996063	0.003481	0.000456
	5	0.914696	0.004840	0.075624	0.004840	0.994923	0.004641	0.000436
	6	0.924302	0.004295	0.067108	0.004295	0.996434	0.003260	0.000306
	7	0.891818	0.006138	0.095906	0.006138	0.989473	0.009623	0.000904
	8	0.899671	0.005692	0.088945	0.005692	0.993108	0.006300	0.000592
	9	0.895031	0.005956	0.093058	0.005956	0.991268	0.007983	0.000750
	10	0.925485	0.004228	0.066059	0.004228	0.995602	0.004020	0.000378
	11	0.923601	0.004207	0.065730	0.006463	0.990254	0.005034	0.004712
	12	0.740687	0.006524	0.236376	0.016413	0.246011	0.533319	0.220670
	13	0.675561	0.006632	0.295537	0.022269	0.040267	0.079708	0.880025
	14	0.015130	0.000166	0.984464	0.000240	0.002216	0.001099	0.996685

15	0.683913	0.007505	0.299488	0.009093	0.177656	0.753534	0.068811
16	0.628765	0.006900	0.351566	0.012769	0.054472	0.931046	0.014482
17	0.765218	0.008397	0.151222	0.075163	0.048084	0.008002	0.943914
18	0.642767	0.005099	0.345642	0.006492	0.013848	0.983324	0.002827
19	0.930259	0.004069	0.062003	0.003670	0.967680	0.029013	0.003308
20	0.940514	0.004470	0.052185	0.002831	0.961609	0.036621	0.001771
21	0.931706	0.008004	0.057998	0.002292	0.990665	0.008926	0.000409
22	0.918820	0.006932	0.072171	0.002077	0.974693	0.024856	0.000450
23	0.698196	0.182152	0.114201	0.005450	0.980764	0.018842	0.000394
24	0.747677	0.006456	0.244004	0.001863	0.948353	0.051394	0.000253
25	0.964400	0.001186	0.033247	0.001167	0.997659	0.002275	0.000066
26	0.639088	0.004112	0.352883	0.003918	0.207875	0.791307	0.000818
27	0.262599	0.003469	0.731050	0.002882	0.016081	0.983766	0.000153
28	0.674598	0.010748	0.307251	0.007403	0.195522	0.803167	0.001312
29	0.209817	0.002331	0.785549	0.002303	0.297099	0.702384	0.000517
30	0.041023	0.000450	0.958077	0.000450	0.550925	0.448991	0.000084
31	0.151869	0.001667	0.844798	0.001667	0.160731	0.839132	0.000137
32	0.873715	0.013141	0.106485	0.006659	0.825078	0.171163	0.003759
33	0.948582	0.002835	0.045695	0.002889	0.994734	0.004786	0.000479
34	0.922918	0.004373	0.068335	0.004373	0.998310	0.001545	0.000145
35	0.821336	0.019630	0.137874	0.021160	0.905032	0.075641	0.019327

Tabla 38. Resultados de la asociación entre estados de carácter de las estrategias alimentarias y el comportamiento social para los árboles más parsimoniosos (MP) y el consenso bayesiano (IB), según los estadísticos D (D) y MIC (M); En cada caso se muestra el valor del estadístico (Arriba) y la probabilidad predictiva de que una asociación tan extrema como la observada pueda aparecer simplemente por azar (Abajo, cursiva).

Árbol	Estadístico	Dieta	Socialidad		
			<i>Solitario</i>	<i>Familiar</i>	<i>Social</i>
MP	M	<i>Omnívoro</i>	0.182317 <i>0.000000</i>	- <i>0.051875</i> <i>0.050000</i>	- <i>0.015703</i> <i>0.100000</i>
		<i>Insectívoro</i>	0.009578 <i>0.050000</i>	0.005115 <i>0.100000</i>	- <i>0.000124</i> <i>0.050000</i>
		<i>Carnívoro</i>	- <i>0.044680</i> <i>0.000000</i>	0.157315 <i>0.000000</i>	0.015476 <i>0.050000</i>
		<i>Hipercarnívoro</i>	- <i>0.005833</i> <i>0.000000</i>	- <i>0.003881</i> <i>0.150000</i>	0.143362 <i>0.000000</i>
	D	<i>Omnívoro</i>	0.151004 <i>0.000000</i>	- <i>0.086683</i> <i>0.050000</i>	- <i>0.064325</i> <i>0.050000</i>
		<i>Insectívoro</i>	0.007290 <i>0.100000</i>	0.001648 <i>0.150000</i>	- <i>0.008938</i> <i>0.050000</i>
		<i>Carnívoro</i>	- <i>0.113554</i> <i>0.000000</i>	0.103887 <i>0.000000</i>	0.009666 <i>0.050000</i>
		<i>Hipercarnívoro</i>	- <i>0.044744</i> <i>0.000000</i>	- <i>0.018854</i> <i>0.150000</i>	0.063597 <i>0.000000</i>

IB	M	<i>Omnívoro</i>	0.143208 0.000000	- 0.044699 0.000000	- 0.020662 0.000000
		<i>Insectívoro</i>	0.001607 0.800000	0.012377 0.200000	- 0.000124 0.200000
		<i>Carnívoro</i>	- 0.048585 0.000000	0.120549 0.000000	0.020437 0.000000
		<i>Hipercarnívoro</i>	- 0.010948 0.100000	- 0.002096 0.000000	- 0.078919 0.000000
	D	<i>Omnívoro</i>	0.122741 0.000000	- 0.078105 0.000000	- 0.044641 0.000000
		<i>Insectívoro</i>	- 0.000303 0.100000	0.007974 0.200000	- 0.007672 0.200000
		<i>Carnívoro</i>	- 0.094411 0.000000	0.080276 0.000000	0.014133 0.000000
		<i>Hipercarnívoro</i>	- 0.028032 0.000000	- 0.010147 0.100000	- 0.038178 0.000000

11. BIBLIOGRAFÍA

- Abascal, F., Zardoya, R. & Telford, M.J.**, 2010. TranslatorX: multiple alignment of nucleotide sequences guided by amino acid translations. *Nucleic Acids Research*, 38(suppl 2), pág.W7.
- Adkins, C.A. & Stott, P.**, 1998. Home ranges, movements and habitat associations of red foxes *Vulpes vulpes* in suburban Toronto, Ontario, Canada. *Journal of Zoology*, 244(3), pág.335–346.
- Admasu, E., Thirgood, S, Bekele, A. & Laurenson, M.K.**, 2004. Spatial ecology of golden jackal in farmland in the Ethiopian Highlands. *African Journal of Ecology*, 42, págs.144-152.
- Almeida Jácomo, A.T., Silveira, L. & Diniz-Filho, J.A.F.**, 2004. Niche separation between the maned wolf (*Chrysocyon brachyurus*), the crab-eating fox (*Dusicyon thous*) and the hoary fox (*Dusicyon vetulus*) in central Brazil. *Journal of Zoology*, 262(1), pág.99–106.
- Álvarez-Castañeda, S.T. & González-Quintero, P.**, 2005. Winter-spring food habits of an island population of Coyote *Canis latrans* in Baja California, México. *Journal of arid environments*, 60(3), pág.397–404.
- Allen, J.J., Bekoff, M. & Crabtree, R.L.**, 1999. An observational study of coyote (*Canis latrans*) scent-marking and territoriality in Yellowstone National Park. *Ethology*, 105, págs.289-302.
- 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.
- Andersson, K.**, 2005. Were there pack-hunting canids in the Tertiary, and how can we know? *Paleobiology*, 31(1), págs.56-72.
- Andersson, M.**, 1984. The evolution of eusociality. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 15, págs.165-189.
- Andrews, P.J. & Evans, E.M.**, 1983. Small mammal bone accumulations produced by mammalian carnivores. *Paleobiology*, 9(3), págs.289-348.
- Angerbjörn, A., Hersteinsson, P. & Tannerfeldt, M.**, 2004. Artic fox (*Alopex lagopus*). En C. Sillero-Zubiri, M. Hoffmann, & D. W. Macdonald, eds. *Canids: foxes, wolves, jackals and dogs. Status survey and conservation action plan*. Gland, Switzerland & Cambridge, UK: IUCN/SSC Canid Specialist Group, págs 117-123.
- Aragona, M. & Setz, E.Z.F.**, 2001. Diet of the maned wolf, *Chrysocyon brachyurus* (Mammalia: Canidae), during wet and dry seasons at Ibitipoca State Park, Brazil. *Journal of Zoology*, 254(1), pág.131–136.
- de Arruda Bueno, A., da Silva Belentani, S.C. & Motta-Junior, J.C.**, 2002. Feeding ecology of the maned wolf, *Chrysocyon brachyurus* (Illiger, 1815) (Mammalia: Canidae), in the eco-logical station of Itirapina, Sao Paulo State, Brazil. *Biota Neotropica*, 2(2), págs.1-9.
- Asa, C.S.**, 1997. Hormonal and experiential factors in the expression of social and parental behaviors in canids. En N. G. Solomon & J. A. French, eds. *Cooperative breeding in mammals*. Cambridge: Cambridge University Press, págs 129-149.
- Asa, C.S., Bauman, J.E., Coonan, T.J. & Gray, M.M.**, 2007. Evidence for induced estrus or ovulation in a canid, the island fox (*Urocyon littoralis*). *Journal of mammalogy*, 88(2), pág.436–440.

- Asa, C.S. & Cossíos, E.D.**, 2004. Sechuran fox (*Pseudalopex sechurae*). En C. Sillero-Zubiri, M. Hoffmann, & D. W. Macdonald, eds. *Canids: foxes, wolves, jackals and dogs. Status survey and conservation action plan*. Gland, Switzerland & Cambridge, UK: IUCN/SSC Canid Specialist Group, págs 69-72.
- Asa, C.S. & Valdespino, C.**, 1998. Canid reproductive biology: an integration of proximate mechanisms and ultimate causes. *American Zoologist*, 38(1), pág.251.
- Asa, C.S., Valdespino, C. & Cuzin, F.**, 2004. Fennec fox (*Vulpes zerda*). En C. Sillero-Zubiri, M. Hoffmann, & D. W. Macdonald, eds. *Canids: foxes, wolves, jackals and dogs. Status survey and conservation action plan*. Gland, Switzerland & Cambridge, UK: IUCN/SSC Canid Specialist Group, págs 205-209.
- Asikainen, J., Mustonen, A.M., Nieminen, P., Pasanen, S., Araja-Matilainen, H. & Hyvärinen H.**, 2002. Reproduction of the raccoon dog (*Nyctereutes procyonoides*) after feeding or food deprivation in winter. *Journal of animal physiology and animal nutrition*, 86(11-12), pág.367–375.
- Atkinson, R.P.D. & Loveridge, A.J.**, 2004. Side-striped jackal (*Canis adustus*). En C. Sillero-Zubiri, M. Hoffmann, & D. W. Macdonald, eds. *Canids: foxes, wolves, jackals and dogs. Status survey and conservation action plan*. Gland, Switzerland & Cambridge, UK: IUCN/SSC Canid Specialist Group, págs 152-156.
- Atkinson, R.P.D., Macdonald, D.W. & Kamizola, R.**, 2002. Dietary opportunism in side-striped jackals *Canis adustus* Sundevall. *Journal of Zoology*, 257(1), pág.129–139.
- Atwood, T.C. & Gese, Eric M.**, 2008. Coyotes and recolonizing wolves: social rank mediates risk-conditional behaviour at ungulate carcasses. *Animal Behaviour*, 75(3), págs.753-762.
- Audet, A.M., Robbins, C.B. & Larivière, S.**, 2002. *Alopex lagopus*. *Mammalian species*, 713, pág.1–10.
- Ausband, D.E. & Foresman, K.R.**, 2007. Swift fox reintroductions on the Blackfeet Indian Reservation, Montana, USA. *Biological conservation*, 136(3), pág.423–430.
- Avil, L.**, 1999. Cooperation and non - linear dynamics: An ecological perspective on the evolution of sociality. *Evolutionary Ecology Research*, 1, págs.459 - 477.
- Baker, P.J., Funk, S.M., Bruford, M.V. & Harris, S.**, 2004. Polygynandry in a red fox population: implications for the evolution of group living in canids? *Behavioral Ecology*, 15(5), págs.766-778.
- Bandeira de Melo, L.F., Lima Sábató, M.A., Vaz Magni, E.M., Young, R.J. & Coelho, C.M.**, 2007. Secret lives of maned wolves (*Chrysocyon brachyurus* Illiger 1815): as revealed by GPS tracking collars. *Journal of Zoology*, 271(1), pág.27–36.
- Bardeleben, C., Moore, R.L. & Wayne, R.K.**, 2005a. A molecular phylogeny of the Canidae based on six nuclear loci. *Molecular phylogenetics and evolution*, 37(3), pág.815–831.
- Bardeleben, C., Moore, R.L. & Wayne, R.K.**, 2005b. Isolation and molecular evolution of the selenocysteine tRNA (Cf TRSP) and RNase P RNA (Cf RPPH1) genes in the dog family, Canidae. *Molecular Biology and Evolution*, 22(2), págs.347-359.
- Bekoff, M.**, 1977a. *Canis latrans*. *Mammalian Species*, 79, págs.1-9.
- Bekoff, M.**, 1977b. Mammalian dispersal and the ontogeny of individual behavioral phenotypes. *American Naturalist*, 111(980), pág.715–732.

- Bekoff, M., Daniels, T.J. & Gittleman, J.L.**, 1984. Life history patterns and the comparative social ecology of carnivores. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 15, págs.191–232.
- Berger, J., Dulamtseren, S., Cain, S., Enkkhbileg, D., Lichtman, P., Namshir, Z., Wingard, G. & Reading, R.**, 2001. Back-casting sociality in extinct species: new perspectives using mass death assemblages and sex ratios. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 268(1463), págs.131-139.
- Bernardo, J.M.**, 2003. Bayesian statistics. En R. Viertl, ed. *Encyclopedia of Life Support Systems (EOLSS)*. Oxford, UK: UNESCO.
- Berta, A.**, 1982. *Cerdocyon thous*. *Mammalian Species*, 186, págs.1-4.
- Berta, A.**, 1986. *Atelocynus microtis*. *Mammalian Species*, 256, págs.1-3.
- Berta, A.**, 1987. Origin, diversification, and zoogeography of the Soth American Canidae. En B. D. Patterson & R. M. Timm, eds. *Studies in Neotropical mammalogy: essays in honor of Philip Hershkovitz*. Chicago, USA: Fieldiana: Zoology, n. Ser, págs 455-471.
- Biben, M.**, 1982. Ontogeny of social behaviour related to feeding in the crab-eating fox (*Cerdocyon thous*) and the bush dog (*Speothos venaticus*). *Journal of Zoology*, 196, págs.217-216.
- Bininda-Emonds, O.R.P., Gittleman, J.L. & 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.
- Blanco, J.C. & Cortés, Y.**, 2007. Dispersal patterns, social structure and mortality of wolves living in agricultural habitats in Spain. *Journal of Zoology*, 273(1), pág.114–124.
- Boitani, L.**, 2000. Action plan for the conservation of the wolves (*Canis lupus*) in Europe. *Nature and Environment, Council of Europe Publishing*, 113, pág.1–86.
- Bollback, J.P.**, 2006. SIMMAP: Stochastic character mapping of discrete traits on phylogenies. *BMC Bioinformatics*, 7, pág.88.
- Bonds, M.H., Keenan, D.D., Leidner, A.J. & Rohani, P.**, 2005. Higher disease prevalence can induce greater sociality: a game theoretic coevolutionary model. *Evolution*, 59(9), pág.1859–1866.
- Borsch, T., Hilu, K.W., Quandt, D., Wile, V., Nenhuis, C. & Barthlott, W.**, 2003. Noncoding plastid trnT-trnF sequences reveal a well resolved phylogeny of basal angiosperms. , 16, págs.558-576.
- Bowyer, R.T.**, 1987. Coyote group size relative to predation on mule deer. *Mammalia*, 51, págs.515-526.
- Brady, C.A.**, 1978. Reproduction, growth and parental care in Crab-eating foxes. *International zoo yearbook*, 18(1), pág.130–134.
- Brand, D.J. & Cullen, L.**, 1967. Breeding the Cape Hunting dog *Lycaon pictus* at Pretoria Zoo. *International Zoo Yearbook*, (7), págs.124-126.
- Cade, C.E.**, 1967. Notes on breeding the Cape Hunting dog *Lycaon pictus* at Nairobi Zoo. *International Zoo Yearbook*, 7, págs.122-123.
- Calendini, F. & Martin, J.-F.**, 2005. *PaupUP: A free graphical frontend for Paup*Dos software*, v. 1.0.3.1.

- Carmichael, L.E., Szor, G., Berteaux, D., Giroux, M.A., Cameron, C. & Strobeck, C.,** 2007. Free love in the far north: plural breeding and polyandry of arctic foxes (*Alopex lagopus*) on Bylot Island, Nunavut. *Canadian journal of zoology*, 85(3), pág.338–343.
- Caro, T.M. & Stoner, C.J.,** 2003. The potential for interespecific competition among African carnivores. *Biological conservation*, 110(1), pág.67–75.
- Carranza, J.,** 1996. Sexual selection for male body mass and the evolution of litter size in mammals. *American Naturalist*, 148(1), pág.81–100.
- Carreño-Serra, A.,** 2006. La estadística frecuentista y la estadística inferencial. El teorema de Bayes. En A. Carreño-Serra & R. Crespo-Montero, eds. *Métodos estadísticos para enfermería nefrológica*. España: Sociedad Española de Enfermería Nefrológica, págs 99-106.
- Caumul, R. & Polly, P.D.,** 2005. Phylogenetic and environmental components of morphological variation: skull, mandible and molar shape in marmots (Marmota, Rodentia). *Evolution*, 59, págs.2460-2472.
- Cavallini, P.,** 1995. Variation in the body size of the red fox. *Annales Zoologici Fennici*, 32, págs.421-427.
- Chamberlain, M.J. & Leopold, B.D.,** 2002. Movements and space use of Gray foxes (*Urocyon cinereoargenteus*) following mate loss. *American Midland Naturalist*, 147(2), págs.409-412.
- Cheida, C.C., Nokano-Oliveira, E., Fusco-Costa, R., Rocha-Mendes, F., & Quadros J.,** 2006. Ordem Carnivora. En N. R. Reis, A. L. Peracchi, W. A. Pedro, I. P. Lima, eds. *Mamíferos do Brasil*. Londrina: Universidade Estadual de Londrina, págs 231-276.
- Chestin, I. & Yudin, V.,** 1999. Status and management of the Asiatic black bear in Russia. En C. Servheen, S. Herrero, & B. Peyton, eds. *Bears: status survey and conservation action plan*. Cambridge, UK: IUCN/SSC Bear Specialist Group, IUCN/SSC Polar Bear Specialist Group, págs 211-213.
- Chorn, J. & Hoffmann, R.S.,** 1978. *Ailuropoda melanoleuca*. *Mammalian Species*, 110, págs.1-6.
- Clark, H.O.,** 2005. *Otocyon megalotis*. *Mammalian Species*, 766, págs.1-5.
- Clutton-Brock, J., Corbet, G.B. & Hills, M.,** 1976. A review of the family Canidae, with a classification by numerical methods. *Bulletin of the British Museum (Natural History), Zoology*, 29(3), págs.119-199.
- Clutton-Brock, T.H.,** 1989. Mammalian mating systems. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 236(1285), págs.339-372.
- Clutton-Brock, T.H. & Iason, G.R.,** 1986. Sex ratio variation in mammals. *The Quarterly Review of Biology*, 61(3), pág.339–374.
- Coelho, C.M., de Melo, L.F.B., Sábato, M.A.L., Rizel, D.N. & Young, R.J.,** 2007. A note on the use of GPS collars to monitor wild maned wolves *Chrysocyon brachyurus* (Illiger 1815)(Mammalia, Canidae). *Applied Animal Behaviour Science*, 105(1-3), pág.259–264.
- Cohen, J.A.,** 1978. *Cuon alpinus*. *Mammalian Species*, (100), págs.1-3.
- Cornejo Farfán, A. & Jimenez Milón, P.,** 2001. Dieta del zorro andino *Pseudalopex culpaeus* (Canidae:) en el matorral desértico del sur del Perú. *Rev. Ecol. Lat. Am.*, 8(1), págs.1-9.

- Cossíos, E.D.**, 2010. *Lycalopex sechurae* (Carnivora: Canidae). *Mammalian Species*, 42(848) (1), pág.1–6.
- Courchamp, F., Grenfell, B. & Clutton-Brock, T.**, 1999. Population dynamics of obligate cooperators. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 266, págs.557-563.
- Courtenay, O., Macdonald, D.W., Gillingham, S., Almeida, G. & Dias, S.**, 2006. First observations on South America's largely insectivorous canid: the hoary fox (*Pseudalopex vetulus*). *Journal of Zoology*, 268(1), pág.45–54.
- Courtenay, O. & Maffei, L.**, 2004. Crab-eating fox (*Cerdocyon thous*). En C. Sillero-Zubiri, M. Hoffmann, & D. W. Macdonald, eds. *Canids: foxes, wolves, jackals and dogs. Status survey and conservation action plan*. Gland, Switzerland & Cambridge, UK: IUCN/SSC Canid Specialist Group, págs 32-38.
- Creel, S., Creel, N.M. & Monfort, S.L.**, 1998. Birth order, estrogens and sex-ratio adaptation in African wild dogs (*Lycaon pictus*). *Animal reproduction science*, 53(1-4), pág.315–320.
- Crompton, A.W. & Parker, P.**, 1978. Evolution of the mammalian masticatory apparatus. *American Scientist*, 66, págs.192-201.
- Cuzin, F. & Lenain, D.M.**, 2004. Rüppell's fox (*Vulpes rueppelli*). En C. Sillero-Zubiri, M. Hoffmann, & D. W. Macdonald, eds. *Canids: foxes, wolves, jackals and dogs. Status survey and conservation action plan*. Gland, Switzerland & Cambridge, UK: IUCN/SSC Canid Specialist Group, págs 201-205.
- Dalponete, J.C.**, 1997. Diet of the hoary fox, *Lycalopex vetulus*, in Mato Grosso, Brazil. *Mammalia*, 61, págs.537-546.
- Dalponete, J.C.**, 2009. *Lycalopex vetulus* (Carnivora: Canidae). *Mammalian Species*, 847, pág.1–7.
- Dalponete, J. & Courtenay, O.**, 2004. Hoary fox (*Pseudalopex vetulus*). En C. Sillero-Zubiri, M. Hoffmann, & D. W. Macdonald, eds. *Canids: foxes, wolves, jackals and dogs. Status survey and conservation action plan*. Gland, Switzerland & Cambridge, UK: IUCN/SSC Canid Specialist Group, págs 72-76.
- Darden, S.K. & Dabelsteen, T.**, 2008. Acoustic territorial signalling in a small, socially monogamous canid. *Animal Behaviour*, 75(3), pág.905–912.
- Darden, S.K., Steffensen, L.K. & Dabelsteen, T.**, 2008. Information transfer among widely spaced individuals: latrines as a basis for communication networks in the swift fox? *Animal Behaviour*, 75(2), pág.425–432.
- Dathe, H.**, 1966. Breeding the corsac fox *Vulpes corsac* at East Berlin Zoo. *International Zoo Yearbook*, 6, págs.166-167.
- Dekker, D.**, 1968. Breeding the Cape Hunting dog *Lycaon pictus* at Amsterdam Zoo. *International Zoo Yearbook*, (8), págs.27-30.
- Delisle, I. & Strobeck, C.**, 2005. A phylogeny of the Caniforma (order Carnivora) based on 12 complete protein-coding mitochondrial genes. *Molecular phylogenetics and evolution*, 37(1), págs.192-201.
- Del Moral Sachetti, J.F., Zenteno Cárdenas, R. & Lameda Camacaro, F.I.**, 2009. Análisis biostático de las tensiones actuantes en el dentario del oso andino (*Tremarctos ornatus*) durante la mordedura. *Acta Zool. Mex*, 25(3), pág.551–567.

- Deutsch, L.A.**, 1983. An encounter between bush dog (*Speothos venaticus*) and paca (*Agouti paca*). *Journal of Mammalogy*, 64, págs.532-533.
- DeVault, T.L., Rhodes Jr, O.E. & Shivik, J.A.**, 2003. Scavenging by vertebrates: behavioral, ecological, and evolutionary perspectives on an important energy transfer pathway in terrestrial ecosystems. *Oikos*, 102(2), págs.225–234.
- Dietz, J.M.**, 1985. *Chrysocyon brachyurus*. *Mammalian Species*, 234, págs.1-4.
- Drygala, F., Stier, N., Zoller, H., Boegelsack, K., Mix, H.M. & Roth, M.**, 2008. Habitat use of the raccoon dog (*Nyctereutes procyonoides*) in north-eastern Germany. *Mammalian Biology-Zeitschrift fur Saugetierkunde*, 73(5), págs.371–378.
- Dujardin, J.P.**, 2000. *MOMEw*, Bolivia: INLASA. Available at: www.mpl.ird.fr/morphometrics/ [Accedido Septiembre 8, 2008].
- Dujardin, J.P.**, 2002a. *BAC*, France: Institut de Recherches pour le Développement. Available at: www.mpl.ird.fr/morphometrics/ [Accedido Marzo 13, 2008].
- Dujardin, J.P.**, 2002b. *PAD*, France: Institut de Recherches pour le Développement. Available at: <http://www.mpl.ird.fr/morphometrics/clic/index.html> [Accedido Septiembre 26, 2010].
- Dujardin, J.P.**, 2002c. *TET*, France: Institut de Recherches pour le Développement. Available at: www.mpl.ird.fr/morphometrics/ [Accedido Marzo 13, 2008].
- Dujardin, J.P.**, 2003a. *MOG*, France: Institut de Recherches pour le Développement. Available at: www.mpl.ird.fr/morphometrics/ [Accedido Marzo 13, 2008].
- Dujardin, J.P.**, 2003b. *VAR*, France: Institut de Recherches pour le Développement. Available at: www.mpl.ird.fr/morphometrics/ [Accedido Agosto 5, 2008].
- Dupler, D.**, 2003. Coyote M. Bortman, P. Brimblecombe, M. A. Cunningham, W. P. Cunningham, W. Freedman, eds. *Environmental Encyclopedia*, 1, págs.930.
- Durbin, L.S., Venkataraman, A., Hedges, S. & Duckworth, W.**, 2004. Dhole (*Cuon alpinus*). En C. Sillero-Zubiri, M. Hoffmann, & D. W. Macdonald, eds. *Canids: foxes, wolves, jackals and dogs. Status survey and conservation action plan*. Gland, Switzerland & Cambridge, UK: IUCN/SSC Canid Specialist Group, págs 210-219.
- Eernisse, D.J. & Kluge, A.G.**, 1993. Taxonomic congruence versus total evidence, and amniote phylogeny inferred from fossils, molecules, and morphology. *Molecular Biology and Evolution*, 10(6), págs.1170-1195.
- Egoscue, H.J.**, 1962. Ecology and life history of the kit fox in Tooele County, Utah. *Ecology*, 43(3), págs.481–497.
- Egoscue, H.J.**, 1979. *Vulpes velox*. *Mammalian Species*, 122, págs.1-5.
- Eide, N.E., Jepsen, J.U. & Prestrud, P.**, 2004. Spatial organization of reproductive Arctic foxes *Alopex lagopus*: responses to changes in spatial and temporal availability of prey. *Journal of Animal Ecology*, 73(6), págs.1056–1068.
- Elgueta, E.I., Valenzuela, J. & Rau, J.R.**, 2007. New insights into the prey spectrum of Darwin's fox (*Pseudalopex fulvipes* Martin, 1837) on Chiloé Island, Chile. *Mammalian Biology-Zeitschrift fur Saugetierkunde*, 72(3), págs.179-185.
- Elmhagen, B., Tannerfeldt, M., Verucci, P. & Angerbjörn, A.**, 2000. The arctic fox (*Alopex lagopus*): an opportunistic specialist. *Journal of Zoology*, 251(2), págs.139–149.

- Emlen, S.T.**, 1982. The evolution of helping. II. The role of behavioral conflict. *The American Naturalist*, 119(1), pág.40–53.
- Estes, R.D.**, 1991. *The behavior guide to African mammals: including hoofed mammals, carnivores and primates*, Berkley and Los Angeles, California, USA: University of California Press.
- Fanshawe, J.H. & Fitzgibbon, C.D.**, 1993. Factors influencing the hunting success of an African wild dog pack. *Animal Behaviour*, 45, págs.479-490.
- Farias, I.P., Ortí, G. & Meyer, A.**, 2000. Total evidence: molecules, morphology, and the phylogenetics of cichlid fishes. *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution*, 288(1), pág.76–92.
- Feeney, S.**, 1999. *Comparative osteology, myology, and locomotor specializations of the fore and hind limbs of the North American foxes Vulpes vulpes and Urocyon cinereoargenteus*. PhD. Amherst, USA: University of Massachusetts.
- Felsenstein, J.**, 2005. *PHYLIP (Phylogeny Inference Package)*, Seattle: Department of Genome Sciences, University of Washington.
- Finarelli, J.A.**, 2007. Mechanisms behind Active Trends in Body Size Evolution of the Canidae (Carnivora: Mammalia). *The American Naturalist*, 170(6), págs.876-885.
- Finarelli, J.A. & Flynn, J.J.**, 2007. The evolution of encephalization in caniform carnivorans. *Evolution*, 61(7), pág.1758–1772.
- Fox, M.W.**, 1975. Evolution of social behaviour in canids. En M. W. Fox, ed. *The wild canids*. New York, USA: Van Nostrand Reinhold Company, págs 429-460.
- Fritzell, E.K. & Haroldson, K.J.**, 1982. *Urocyon cinereoargenteus*. *Mammalian Species*, 189, págs.1-8.
- Frommolt, K., Goltsman, M.E. & Macdonald, D.W.**, 2003. Barking foxes, *Alopex lagopus*: field experiments in individual recognition in a territorial mammal. *Animal Behaviour*, 65, págs.509-518.
- Fuller, T.K. & Cypher, B.L.**, 2004. Gray fox (*Urocyon cinereoargenteus*). En C. Sillero-Zubiri, M. Hoffmann, & D. W. Macdonald, eds. *Canids: foxes, wolves, jackals and dogs. Status survey and conservation action plan*. Gland, Switzerland & Cambridge, UK: IUCN/SSC Canid Specialist Group, págs 92-97.
- Fulton, T.L. & Strobeck, C.**, 2006. Molecular phylogeny of the Arctoidea (Carnivora): effect of missing data on supertree and supermatrix analyses of multiple gene data sets. *Molecular phylogenetics and evolution*, 41(1), págs.165-181.
- Gamer, M., Lemon, J. & Fellows, I.**, 2009. *irr: Various Coefficients of Interrater Reliability and Agreement*, Available at: <http://CRAN.R-project.org/package=irr> [Accedido Septiembre 27, 2010].
- García, V.B. & Kittlein, M.J.**, 2005. Diet, habitat use, and relative abundance of pampas fox (*Pseudalopex gymnocercus*) in northern Patagonia, Argentina. *Mammalian Biology-Zeitschrift für Säugetierkunde*, 70(4), pág.218–226.
- Garrott, R.A. & Eberhardt, L.E.**, 1987. Artic fox. En M. Novak, J. A. Baker, M. E. Obbard, B. Malloch, eds. *Wild furbearer management and conservation in North America, Ontario*. Ontario, Canada: Ministry of Natural Resources, págs 395-406.
- Gaviria, A. & Frances, P.** eds., 2003. *Mundo animal 3ª ed.*, Bogotá, Colombia: Casa Editorial El Tiempo.

- Geffen, E.**, 1994. *Vulpes cana*. *Mammalian Species*, 462, págs.1-4.
- Geffen, E., Gompper, M.E., Gittleman, J.L., Luh, H. K., Macdonald, D.W. & Wayne, R.K.**, 1996. Size, life-history traits, and social organization in the Canidae: a reevaluation. *American Naturalist*, 147(1), págs.140–160.
- Geffen, E., Hefner, R., Macdonald, D.W. & Ucko, M.**, 1993. Biotope and distribution of the Blanford's fox. *Oryx*, 27, págs.104-108.
- Geffen, E., Hefner, R. & Wright, P.**, 2004. Blanford's fox (*Vulpes cana*). En C. Sillero-Zubiri, M. Hoffmann, & D. W. Macdonald, eds. *Canids: foxes, wolves, jackals and dogs. Status survey and conservation action plan*. Gland, Switzerland & Cambridge, UK: IUCN/SSC Canid Specialist Group, págs 194-198.
- Geffen, E. & Macdonald, D.W.**, 1992. Small size and monogamy: spatial organization of the Blanford's fox, *Vulpes cana*. *Animal Behaviour*, (44), págs.1123-1130.
- Geffen, E. & Macdonald, D.W.**, 1993. Activity and time tabling in the movement patterns of Blanford's foxes, *Vulpes cana*, in Israel. *Journal of Mammalogy*, 74, págs.455-463.
- Geffen, E., Mercure, A., Girman, D.J., Macdonald, D.W. & 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.
- Gerrard, R., Stine, P., Church, R. & Gilph, M.**, 2001. Habitat evaluation using GIS: A case study applied to the San Joaquin Kit Fox. *Landscape and Urban Planning*, 52(4), págs.239–255.
- Gese, E. M & Bekoff, M.**, 2004. Coyote (*Canis latrans*). En C. Sillero-Zubiri, M. Hoffmann, & D. W. Macdonald, eds. *Canids: foxes, wolves, jackals and dogs. Status survey and conservation action plan*. Gland, Switzerland & Cambridge, UK: IUCN/SSC Canid Specialist Group, págs 81-87.
- Gese, E. M, Rongstad, O.J. & Mytton, W.R.**, 1989. Population dynamics of coyotes in southeastern Colorado. *Journal of Wildlife Management*, 53, págs.174-181.
- Gese, E. M & Ruff, R.L.**, 1997. Scent-marking by coyotes, *Canis latrans*: the influence of social and ecological factors. *Animal Behaviour*, 54, págs.1155-1166.
- Gese, E. M, Ruff, R.L. & Crabtree, R.L.**, 1996. Social and nutritional factors influencing the dispersal of resident coyotes. *Animal Behaviour*, 52(5), págs.1025–1043.
- Geyer, C.J.**, 1991. Markov chain Monte Carlo maximum likelihood. En E. M. Keramidas, ed. *Computing Science and Statistics: Proceedings of the 23rd Symposium on the Interface*. Fairfax Station: Interface Foundation, págs 156-163.
- Girman, D.J., Mills, M.G.L., Geffen, E. & Wayne, R.K.**, 1997. A molecular genetic analysis of social structure, dispersal, and interpack relationships of the African wild dog (*Lycaon pictus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 40, págs.187-198.
- Girman, D.J., Vila, C., Geffen, E., Creel, S., Mills, M.G.L., McNutt, J.W., Ginsberg, J., Kat, P.W., Mamiya, K.H. & Wayne, R.K.**, 2001. Patterns of population subdivision, gene flow and genetic variability in the African wild dog (*Lycaon pictus*). *Molecular Ecology*, 10(7), págs.1703–1723.
- Gittleman, J.L.**, 1986a. Carnivore brain size, behavioral ecology, and phylogeny. *Journal of Mammalogy*, 67(1), págs.23-36.
- Gittleman, J.L.**, 1986b. Carnivore life history patterns: allometric, phylogenetic, and ecological associations. *American Naturalist*, 127(6), págs.744–771.

- Gittleman, J.L.**, 1991. Carnivore olfactory bulb size: allometry phylogeny and ecology. *Journal of Zoology*, 225, págs.253-272.
- Gittleman, J.L.**, 1994. Female brain size and parental care in carnivores. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 91(12), pág.5495.
- Glennner, H., Hansen, A.J., Sørensen, M.V., Ronquist, F., Huelsenbeck, J.P. & Willerslev, E.**, 2004. Bayesian Inference of the Metazoan Phylogeny:: A Combined Molecular and Morphological Approach. *Current Biology*, 14(18), pág.1644–1649.
- Gompper, M.E. & Vanak, A.T.**, 2006. *Vulpes bengalensis*. *Mammalian Species*, 795, pág.1–5.
- Gonyea, W. & Ashworth, R.**, 1975. The form and function of retractile claws in the Felidae and other representative carnivorans. *Journal of morphology*, 145(2), pág.229–238.
- González, R. & Rau, J.**, 2004. Chilla (*Pseudalopex griseus*). En C. Sillero-Zubiri, M. Hoffmann, & D. W. Macdonald, eds. *Canids: foxes, wolves, jackals and dogs. Status survey and conservation action plan*. Gland, Switzerland & Cambridge, UK: IUCN/SSC Canid Specialist Group, págs 56-63.
- Grandcolas, P., Deleporte, P., Desutter-Grandcolas, L. & Dauteron, C.**, 2001. Phylogenetics and Ecology: As Many Characters as Possible Should Be Included in the Cladistic Analysis. *Cladistics*, 17(1), pág.104–110.
- Haight, R.G., Cypher, B., Kelly, P.A. Phillips, S., Ralls, K. & Possingham, H.P.**, 2004. Optimizing reserve expansion for disjunct populations of San Joaquin kit fox. *Biological Conservation*, 117(1), pág.61–72.
- Hammer, Ø., Harper, D.A.T. & Ryan, P.D.**, 2001. PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis. *Paleontologia Electronica*, 4(1), pág.9.
- Harrison, D.J., Harrison, J.A. & O'Donoghue, M.**, 1991. Predispersal movements of coyote (*Canis latrans*) pups in eastern main. *Journal of Mammalogy*, 72, págs.758-763.
- Hasegawa, M., Kishino, H. & Yano, T.**, 1985. Dating the human-ape split by a molecular clock of mitochondrial DNA. *Journal of Molecular Evolution*, 22, págs.160-174.
- Hasegawa, M., Yano, T. & Kishino, H.**, 1984. A new molecular clock of mitochondrial DNA and the evolution of Hominoids. *Proc. Japan Acad. Ser. B*, 60, págs.95-98.
- Hastings, W.K.**, 1970. Monte Carlo sampling methods using Markov chains and their applications. *Biometrika*, 57, págs.97-109.
- Hayssen, V., van Tienhoven, A. & van Tienhoven, A.**, 1993. *Asdell's patterns of mammalian reproduction: A compendium of species-specific data*, Ithaca and London: Cornell University Press.
- Hazumi, T.**, 1999. Status and management of the Asiatic black bear in Japan. En C. Servheen, S. Herrero, & B. Peyton, eds. *Bears: status survey and conservation action plan*. Cambridge, UK: IUCN/SSC Bear Specialist Group, IUCN/SSC Polar Bear Specialist Group, págs 207-211.
- Hernández, L., Parmenter, R.R., Dewitt, J.W., Lightfoot, D.C. & Laundré, J.W.**, 2002. Coyote diets in the Chihuahuan Desert, more evidence for optimal foraging. *Journal of Arid Environments*, 51, págs.613-624.
- Hersteinsson, P. & Macdonald, D.W.**, 1982. Some comparisons between red and Artic foxes, *Vulpes vulpes* and *Alopex lagopus*, as revealed radio tracking. *Symposium of the Zoological Society of London*, 49, págs.259-289.

- Hickman, C.P., Roberts, L.S. & Larson, A.**, 2002. *Animal Diversity* 3rd ed., New York: McGraw Hill.
- Holder, M. & Lewis, P.O.**, 2003. Phylogeny estimation: traditional and Bayesian approaches. *Nature reviews genetics*, 4(4), pág.275–284.
- Holliday, J.A. & Steppan, S.J.**, 2004. Evolution of hypercarnivory: the effect of specialization on morphological and taxonomic diversity. *Paleobiology*, 30(1), págs.108-128.
- Huelsenbeck, J.P. & Ronquist, F.**, 2001. MRBAYES: Bayesian inference of phylogeny. *Bioinformatics*, 17, págs.754-755.
- Iyengar, A., Babu, V.N., Hedges, S., Venkataraman, A.B., Maclean, N. & Morin, P.A.**, 2005. Phylogeography, genetic structure, and diversity in the dhole (*Cuon alpinus*). *Molecular Ecology*, 14(8), pág.2281–2297.
- Jantschke, F.**, 1973. On the breeding and rearing of Bush dogs *Speothos venaticus* at Frankfurt Zoo. *International Zoo Yearbook*, 13, págs.141-143.
- Jenner, R.A., Dhubhghaill, C.N., Ferla, M.P. & Wills, M.A.**, 2009. Eumalacostracan phylogeny and total evidence: limitations of the usual suspects. *BMC Evolutionary Biology*, 9(1), pág.21.
- Jensen, A.L. & Miller, D.H.**, 2004. Modeling emigration of wolves from a wilderness area into adjacent agricultural regions. *Ecological modelling*, 175(2), pág.115–120.
- Jhala, Y.V. & Moehlman, P.D.**, 2004. Golden jackal (*Canis aureus*). En C. Sillero-Zubiri, M. Hoffmann, & D. W. Macdonald, eds. *Canids: foxes, wolves, jackals and dogs. Status survey and conservation action plan*. Gland, Switzerland & Cambridge, UK: IUCN/SSC Canid Specialist Group, págs 156-161.
- Jiménez, J.E.**, 2007. Ecology of a coastal population of the critically endangered Darwin's fox (*Pseudalopex fulvipes*) on Chiloé Island, southern Chile. *Journal of Zoology*, 271(1), pág.63–77.
- Jiménez, J.E., Marquet, P.A. Medel, R.G. & Jaksic, F.M.**, 1991. Comparative ecology of Darwin's fox (*Pseudalopex fulvipes*) in mainland and island settings of southern Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*, 63, págs.177-186.
- Jiménez, J.E. & McMahon, E.**, 2004. Darwin's fox (*Pseudalopex fulvipes*). En C. Sillero-Zubiri, M. Hoffmann, & D. W. Macdonald, eds. *Canids: foxes, wolves, jackals and dogs. Status survey and conservation action plan*. Gland, Switzerland & Cambridge, UK: IUCN/SSC Canid Specialist Group, págs 50-55.
- Jiménez, J.E. & Novaro, A.J.**, 2004. Culpeo (*Pseudalopex culpaeus*). En C. Sillero-Zubiri, M. Hoffmann, & D. W. Macdonald, eds. *Canids: foxes, wolves, jackals and dogs. Status survey and conservation action plan*. Gland, Switzerland & Cambridge, UK: IUCN/SSC Canid Specialist Group, págs 44-49.
- Jhansingh, A.J.T. & Jhala, Y.V.**, 2004. Indian fox (*Vulpes bengalensis*). En C. Sillero-Zubiri, M. Hoffmann, & D. W. Macdonald, eds. *Canids: foxes, wolves, jackals and dogs. Status survey and conservation action plan*. Gland, Switzerland & Cambridge, UK: IUCN/SSC Canid Specialist Group, págs 219-222.
- Johnson, D.H.**, 1999. The insignificance of statistical significance testing. *The journal of wildlife management*, 63(3), pág.763–772.
- Kamler, J.F., Ballard, W.B., Gese, E. M, Harrison, R.L., Karki, S. & Mote, K.**, 2004. Adult male emigration and a female-based social organization in swift foxes, *Vulpes velox*. *Animal behaviour*, 67(4), pág.699–702.

- Kamler, J.F., Ballard, W.B., Lemons, P.R. & Mote, K.**, 2004. Variation in mating system and group structure in two populations of swift foxes, *Vulpes velox*. *Animal behaviour*, 68(1), pág.83–88.
- Kardong, K.W.**, 1999. *Vertebrados. Anatomía comparada, función, evolución*, España: McGraw Hill/Interamericana de España, S. A. U.
- Kass, R.E. & Raftery, A.E.**, 1995. Bayes Factors. *Journal of the American Statistical Association*, 90(430), págs.773-795.
- Kauhala, K., Holmala, K. & Schregel, J.**, 2007. Seasonal activity patterns and movements of the raccoon dog, a vector of diseases and parasites, in southern Finland. *Mammalian Biology-Zeitschrift fur Säugetierkunde*, 72(6), pág.342–353.
- Kauhala, K. & Saeki, M.**, 2004. Raccoon dog (*Nyctereutes procyonoides*). En C. Sillero-Zubiri, M. Hoffmann, & D. W. Macdonald, eds. *Canids: foxes, wolves, jackals and dogs. Status survey and conservation action plan*. Gland, Switzerland & Cambridge, UK: IUCN/SSC Canid Specialist Group, págs 136-142.
- Kaunda, S.K.K. & Skinner, J.D.**, 2003. Black-backed jackal diet at Mokolodi Nature Reserve, Botswana. *African Journal of Ecology*, 41, págs.39-46.
- Kelly, B.T., Beyer, A. & Phillips, K.**, 2004. Red wolf (*Canis rufus*). En C. Sillero-Zubiri, M. Hoffmann, & D. W. Macdonald, eds. *Canids: foxes, wolves, jackals and dogs. Status survey and conservation action plan*. Gland, Switzerland & Cambridge, UK: IUCN/SSC Canid Specialist Group, págs 87-92.
- Kilgore, D.L.**, 1969. An ecological study of the swift fox (*Vulpes velox*) in the Oklahoma Panhandle. *American Midland Naturalist*, 81(2), pág.512–534.
- Kitchen, A.M., Gese, E.M., Waits, L.P., Karski, S.M. & Schauster, E.R.**, 2005. Genetic and spatial structure within a swift fox population. *Journal of Animal Ecology*, 74(6), págs.1173-1181.
- Kitchen, A. M., Gese, E.M., Waits, L.P., Karski, S.M. & Schauster, E.R.**, 2006. Multiple breeding strategies in the swift fox, *Vulpes velox*. *Animal behaviour*, 71(5), pág.1029–1038.
- Kleiman, D.**, 1968. Reproduction in the Canidae. *International Zoo Yearbook*, 8, págs.3-8.
- Kleiman, D.G.**, 1977. Monogamy in mammals. *The Quarterly Review of Biology*, 52(1), pág.39–69.
- Kohlmann, S.G., Schmidt, G.A. & Garcelon, D.K.**, 2005. A population viability analysis for the Island Fox on Santa Catalina Island, California. *Ecological modelling*, 183(1), pág.77–94.
- Komers, P.E. & Brotherton, N.M.**, 1997. Female space use is the best predictor of monogamy in mammals. *Proceedings: Biological Sciences*, 264(1386), págs.1261-1270.
- Kowalski, K.**, 1981. *Mamíferos (Manual de Teriología)*, España: H. Blume ediciones.
- Kreeger, T.J.**, 2003. The internal wolf: Physiology, pathology, and pharmacology. En L. D. Mech & L. Boitani, eds. *Wolves: behavior, ecology, and conservation*. Chicago and London: The University of Chicago Press, págs 192-217.
- Krofel, M.**, 2008. Opportunistic hunting behaviour of black-backed jackals in Namibia. *African Journal of Ecology*, 46, págs.220-222.

- Landis, R. & Koch, G.G., 1977. The measurement of observer agreement for categorical data. *Biometrics*, 33(1), págs.159-174.
- Larivière, S., 2001. *Ursus americanus*. *Mammalian Species*, 647, págs.1–11.
- Larivière, S., 2002. *Vulpes zerda*. *Mammalian species*, 714, págs.1–5.
- Larivière, S. & Pasitschniak-Arts, M., 1996. *Vulpes vulpes*. *Mammalian Species*, 537, págs.1-11.
- Larivière, S. & Seddon, P.J., 2001. *Vulpes rueppelli*. *Mammalian Species*, 678, págs.1–5.
- Larkin, M.A., Blackshields, G., Brown, N.P., Cheena, R., McGettigan, P.A., McWilliam, H., Valentin, F., Wallace, I.M., Wilm, A., Lopez, R., Thompson, J.D., Gibson, T.J. & Higgins, D.G., 2007. Clustal W and Clustal x version 2.0. *Bioinformatics*, 23, págs.2947-2948.
- Lawton, J.H., 1999. Are there general laws in ecology? *Oikos*, 84(2), págs.177-192.
- Ledje, C. & Arnason, U., 1996. Phylogenetic analyses of complete cytochrome b genes of the order carnivora with particular emphasis on the caniforma. *J. Mol. Evol.*, 42(2), págs.135-144.
- Leite-Pitman, M.R.P. & Williams, R.S.R., 2004. Short-eared dog *Atelocynus microtis*. En C. Sillero-Zubiri, M. Hoffmann, & D. W. Macdonald, eds. *Canids: foxes, wolves, jackals and dogs. Status survey and conservation action plan*. Gland, Switzerland & Cambridge, UK: IUCN/SSC Canid Specialist Group, págs 26-31.
- León-Lobos, P.M. & Kalin-Arroyo, M.T., 1994. Germinación de semillas de *Litraea caustica* (Mol.) H. et A. (Anacardiaceae) dispersadas por *Pseudalopex spp.* (Canidae) en el bosque esclófilo de Chile central. *Revista Chilena de Historia Natural*, 67, págs.59-64.
- Lewis, P.O., 1998. Maximum likelihood as an alternative to parsimony for inferring phylogeny using nucleotide sequence data. En D. E. Soltis, P. S. Soltis, & J. J. Doyle, eds. *Molecular Systematics of Plants II*. Boston: Kluwer, págs 132-163.
- Lewis, P.O., 2001a. A likelihood approach to estimating phylogeny from discrete morphological character data. *Systematic Biology*, 50(6), págs.913-925.
- Lewis, P.O., 2001b. Phylogenetic systematics turns over a new leaf. *Trends in Ecology & Evolution*, 16(1), págs.30–37.
- Lindblad-Toh, K., Wade, C.M., Mikkelsen, T.S., Karlsson, E.K., Jaffe, D.B., Kamal, M., Clamp, M., Chang, J.L., Kulbokas, E.J., Zody, M.C., Mauceli, E., Xie, X., Breen, M., Wayne, R.K., Ostrander, E.A., Ponting, C.P., Galibert, F., Smith, D.R., deJong, P.J., Kirkness, E., Alvarez, P., Biagi, T., Brockman, W., Butler, J., Chin, C-W., Cook, A., Cuff, J., Daly, M.J., DeCaprio, D., Gnerre, S., Grabherr, M., Kellis, M., Kleber, M., Bardeleben, C., Goodstadt, L., Heger, A., Hitte, C., Kim, L., Koepfli, K-P., Parker, H.G., Pollinger, J.P., Searle, S.M.J., Sutter, N.B., Thomas, R., Webber, C., Baldwin, J., Abebe, A., Abouelleil, A., Aftuck, L., Ait-zahra, M., Aldredge, T., Allen, N., An, P., Anderson, S., Antoine, C., Arachchi, H., Aslam, A., Ayotte, L., Bachantsang, P., Barry, A., Bayul, T., Benamara, M., Berlin, A., Bessette, D., Blitshteyn, B., Bloom, T., Blye, J., Boguslavskiy, L., Bonnet, C., Boukhgalter, B., Brown, A., Cahill, P., Calixte, N., Camarata, J., Cheshatsang, Y., Chu, J., Citroen, M., Collymore, A., Cooke, P., Dawoe, T., Daza, R., Decktor, K., DeGray, S., Dhargay, N., Dooley, K., Dooley, K., Dorje, P., Dorjee, K., Dorris, L., Duffey, N., Dupes, A., Egbiremolen, O., Elong, R., Falk, J., Farina, A., Faro, S., Ferguson, D., Ferreira, P., Fisher, S., FitzGerald, M., Foley, K., Foley, C., Franke, A., Friedrich, D., Gage, D., Garber, M., Gearin, G., Giannoukos, G., Goode, T., Goyette, A., Graham, J., Grandbois, E., Gyaltsen, K., Hafez, N., Hagopian, D., Hagos, B., Hall, J., Healy, C., Hegarty, R.,

Honan, T., Horn, A., Houde, N., Hughes, L., Hunnicutt, L., Husby, M., Jester, B., Jones, C., Kamat, A., Kanga, B., Kells, C., Khazanovich, D., Kieu, A.C., Kisner, P., Kumar, M., Lance, K., Landers, T., Lara, M., Lee, W., Leger, J-P., Lennon, N., Leuper, L., LeVine, S., Liu, J., Liu, X., Lokyitsang, Y., Lokyitsang, T., Lui, A., Macdonald, J., Major, J., Marabella, R., Maru, K., Matthews, C., McDonough, S., Mehta, T., Meldrim, J., Melnikov, A., Meneus, L., Mihalev, A., Mihova, T., Miller, K., Mittelman, R., Mlenga, V., Mulrain, L., Munson, G., Navidi, A., Naylor, J., Nguyen, T., Nguyen, N., Nguyen, C., Nguyen, T., Nicol, R., Norbu, N., Norbu, C., Novod, N., Nyima, T., Olandt, P., O'Neill, B., O'Neill, K., Osman, S., Oyono, L., Patti, C., Perrin, D., Phunkhang, P., Pierre, F., Priest, M., Rachupka, A., Raghuraman, S., Rameau, R., Ray, V., Raymond, C., Rege, F., Rise, C., Rogers, J., Rogov, P., Sahalie, J., Settippalli, S., Sharpe, T., Shea, T., Sheehan, M., Sherpa, N., Shi, J., Shih, D., Sloan, J., Smith, C., Sparrow, T., Stalker, J., Stange-Thomann, N., Stavropoulos, S., Stone, C., Stone, S., Sykes, S., Tchuinga, P., Tenzing, P., Tesfaye, S., Thoulutsang, D., Thoulutsang, Y., Topham, K., Topping, I., Tsamla, T., Vassiliev, H., Venkataraman, V., Vo, A., Wangchuk, T., Wangdi, T., Weiland, M., Wilkinson, J., Wilson, A., Yadav, S., Yang, S., Yang, X., Young, G., Yu, Q., Zainoun, J., Zembek, L., Zimmer, A., Lander, E.S., 2005. Genome sequence, comparative analysis and haplotype structure of the domestic dog. *Nature*, 438(7069), págs.803-819.

Lindsay, I.M. & Macdonald, D.W., 1986. Behaviour and ecology of the Rüppell's fox, *Vulpes rueppelli*, in Oman. *Mammalia*, 50, págs.461-474.

List, R. & Cypher, B.L., 2004. Kit fox (*Vulpes macrotis*). En C. Sillero-Zubiri, M. Hoffmann, & D. W. Macdonald, eds. *Canids: foxes, wolves, jackals and dogs. Status survey and conservation action plan*. Gland, Switzerland & Cambridge, UK: IUCN/SSC Canid Specialist Group, págs 105-109.

Liu, F.G.R. & Miyamoto, M.M., 1999. Phylogenetic assessment of molecular and morphological data for eutherian mammals. *Systematic biology*, 48(1), págs.54-64.

Lorch, P.D. & Eadie, J.M.A., 1999. Power of the concentrated changes test for correlated evolution. *Systematic Biology*, 48(1), págs.170-191.

Loveridge, A.J. & Macdonald, D.W., 2001. Seasonality in spatial organization and dispersal of sympatric jackals (*Canis mesomelas* and *C. adustus*): implications for rabies management. *Journal of Zoology*, 253(01), pág.101–111.

Loveridge, A.J. & Macdonald, D.W., 2003. Niche separation in sympatric jackals (*Canis mesomelas* and *Canis adustus*). *Journal of Zoology*, 259(02), pág.143–153.

Loveridge, A.J. & Nel, J.A.J., 2004. Black-backed jackal (*Canis mesomelas*). En C. Sillero-Zubiri, M. Hoffmann, & D. W. Macdonald, eds. *Canids: foxes, wolves, jackals and dogs. Status survey and conservation action plan*. Gland, Switzerland & Cambridge, UK: IUCN/SSC Canid Specialist Group, págs 161-166.

Lucherini, M. & Luengos Vidal, E.M., 2008. *Lycalopex gymnocercus* (Carnivora: Canidae). *Mammalian Species*, 820, pág.1–9.

Lucherini, M., Pessino, M. & Farias, A.A., 2004. Pampas fox (*Pseudalopex gymnocercus*). En C. Sillero-Zubiri, M. Hoffmann, & D. W. Macdonald, eds. *Canids: foxes, wolves, jackals and dogs. Status survey and conservation action plan*. Gland, Switzerland & Cambridge, UK: IUCN/SSC Canid Specialist Group, págs 63-68.

Lutzoni, F. & Pagel, M., 1997. Accelerated evolution as a consequence of transitions to mutualism. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 9, págs.11422-11427.

Lutzoni, F., Pagel, M. & Reeb, V., 2001. Major fungal lineages are derived from lichen symbiotic ancestors. *Nature*, 411(6840), pág.937–940.

- Lyras, G.A. & 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), págs.505–522.
- Macdonald, D.W.**, 1979. «Helpers» in fox society. *Nature London*, 282, págs.69-71.
- Macdonald, D.W.**, 1983. The ecology of carnivore social behaviour. *Nature*, 301, págs.379-384.
- Macdonald, D.W.**, 1996. Social behaviour of captive bush dogs (*Speothos venaticus*). *Journal of Zoology*, 239, págs.525-543.
- Macdonald, D.W., Creel, S. & Mills, M.G.L.**, 2004. Canid society. En D. W. Macdonald & C. Sillero-Zubiri, eds. *The biology and conservation of wild canids*. Oxford: Oxford University Press, págs 85-106.
- Macdonald, D.W. & Moehlman, P.D.**, 1982. Cooperation, altruism, and restraint in the reproduction of carnivores. En P. P. G. Bateson & P. Klopfer, eds. *Perspectives in Ethology*. New York: Plenum Press, págs 433-467.
- Macdonald, D.W. & Reynolds, J.**, 2004. Red fox (*Vulpes vulpes*). En C. Sillero-Zubiri, M. Hoffmann, & D. W. Macdonald, eds. *Canids: foxes, wolves, jackals and dogs. Status survey and conservation action plan*. Gland, Switzerland & Cambridge, UK: IUCN/SSC Canid Specialist Group, págs 129-136.
- Mackie, A.J. & Nel, J.A.J.**, 1989. Habitat selection, home range use, and group size of bat-eared foxes in the Orange Free State. *South African Journal of Wildlife Research*, 19, págs.135-139.
- Maddison, D.R. & Maddison, W.P.**, 2005. *MacClade 4: Analysis of phylogeny and character evolution*, Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates.
- Maddison, W.P.**, 1990. A method for testing the correlated evolution of two binary characters: Are gains or losses concentrated on certain branches of a phylogenetic tree? *Evolution*, 44(3), págs.539-557.
- Maier, R.**, 2001. *Comportamiento animal: Un enfoque evolutivo y ecológico*, Madrid: McGraw Hill Interamericana.
- Malcom, J.R.**, 1986. Socio-ecology of bat-eared foxes (*Otocyon megalotis*). *Journal of Zoology*, 208, págs.457-467.
- Martínez Abraín, A., Conesa, D. & Oro, D.**, 2008. Herramientas estadísticas para resolver contrastes de hipótesis con contenido biológico: su uso en ecología del siglo XXI. *Acta Zoológica Mexicana (n.s.)*, 24(2), págs.201-220.
- Martínez, D.R. Rau, J.R., Murúa, R.E. & Tillería, M.S.**, 1993. Depredación selectiva de roedores por zorros chillas (*Pseudalopex griseus*) en la pluviselva valdiviana, Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*, 66, págs.419-426.
- Martínez, Y. & Cadena, A.**, 2000. Caracterización, evaluación y uso de hábitats del Zorro perruno (*Cerdocyon thous*) en los Llanos Orientales de Colombia. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 24, págs.383-391.
- Masters, J.C., Boniotto, M., Crovella, S., Roos, C., Pozzi, L. & Delpero, M.**, 2007. Phylogenetic relationships among the Lorisoidea as indicated by craniodental morphology and mitochondrial sequence data. *American Journal of Primatology*, 69(1), págs.6-15.
- McGrew, J.C.**, 1979. *Vulpes macrotis*. *Mammalian Species*, 123, págs.1-6.

- McNay, M.E., Stephenson, T.R. & Dale, B.W.**, 2006. Diagnosing pregnancy, in utero litter size, and fetal growth with ultrasound in wild, free-ranging wolves. *Journal of Mammalogy*, 87(1), págs.85–92.
- McNutt, J.W.**, 1996. Sex-biased dispersal in African wild dogs, *Lycaon pictus*. *Animal Behaviour*, 52, págs.1067-1077.
- Mech, L.D.**, 1974. *Canis lupus*. *Mammalian Species*, 37, págs.1-6.
- Mech, L.D. & Boitani, L.**, 2004. Grey wolf (*Canis lupus*). En C. Sillero-Zubiri, M. Hoffmann, & D. W. Macdonald, eds. *Canids: foxes, wolves, jackals and dogs. Status survey and conservation action plan*. Gland, Switzerland & Cambridge, UK: IUCN/SSC Canid Specialist Group, págs 124-129.
- Medel, R.G. & Jaksic, F.M.**, 1988. Ecología de los cánidos suramericanos: una revisión. *Revista Chilena de Historia Natural*, 61, págs.67-79.
- de Mello, B. & Zuercher, G.L.**, 2005. *Speothos venaticus*. *Mammalian Species*, 783, págs.1-6.
- Mendelssohn, H., Yom-Tov, Y., Ilany, G. & Meninger, D.**, 1987. On the occurrence of Blanford's fox, *Vulpes cana* Blanford, 1877, in Israel and Sinai. *Mammalia*, 51, págs.459-462.
- Mercure, A., Ralls, K., Koepfli, K.P. & Wayne, R.K.**, 1993. Genetic subdivisions among small canids: Mitochondrial DNA differentiation of swift, kit and arctic foxes. *Evolution*, 47(5), págs.1313-1328.
- Metropolis, N., Rosenbluth, A.W., Rosenbluth, M.N., Teller, A.H. & Teller, E.**, 1953. Equations of state calculations by fast computing machines. *J. Chem. Phys.*, 21, págs.1087-1091.
- Minambiente, M.M.A.**, 2001. Programa Nacional para la conservación del oso andino, *Tremarctos ornatus*. Colombia, 28 P.
- Moehlan, P.D.**, 1986. Ecology of cooperation in canids. En D. I. Rubenstein & R. W. Wrangam, eds. *Ecological aspects of social evolution*. Princeton, NJ, USA: Princeton University Press, págs 64-86.
- Moehlan, P.D. & Hofer, H.**, 1997. Cooperative breeding, reproductive suppression, and body mass in canids. En N. G. Solomon & J. A. French, eds. *Cooperative breeding in mammals*. Cambridge: Cambridge University Press, págs 76-127.
- Moehrensclager, A., Cypher, B.L., Ralls, K., List, R. & Sovada, M.**, 2004. Swift and kit foxes. Comparative ecology and conservation priorities of swift and kit foxes. En D. W. Macdonald & C. Sillero-Zubiri, eds. *The biology and conservation of wild canids*. Oxford: Oxford University Press, págs 323-335.
- Moehrensclager, A. & Sovada, M.**, 2004. Swift fox (*Vulpes velox*). En C. Sillero-Zubiri, M. Hoffmann, & D. W. Macdonald, eds. *Canids: foxes, wolves, jackals and dogs. Status survey and conservation action plan*. Gland, Switzerland & Cambridge, UK: IUCN/SSC Canid Specialist Group, págs 109-116.
- Møller, A.P. & Birkhead, T.R.**, 1989. Copulation behavior in mammals: Evidence that sperm competition is widespread. *Biological Journal of the Linnean Society*, 38, págs.119-131.
- Moore, C.M. & Collins, P.W.**, 1995. *Urocyon littoralis*. *Mammalian Species*, 489, págs.1-7.
- Morris, D. & Jarvis, C.**, 1959. Mammalian gestation periods. *International Zoo Yearbook*, 1(1), págs.157-160.

- Muñoz-Durán, J.**, 2002. Correlates of speciation and extinction rates in the Carnivora. *Evolutionary Ecology Research*, 4, págs.963-991.
- Muñoz-Durán, J.**, 2011. Data set incongruence and insights from the fossil record: the canid phylogeny (Sometido).
- Muñoz-Durán, J.**, 2009. El proceso evolutivo evoluciona: del genoma al socioma y vuelta. *Acta Biológica Colombiana*, 14(4S), págs.199-216.
- Muñoz-Durán, J.**, 2010. Sociabilidad en carnívoros: Una paradoja evolutiva. En E. Zerda, ed. *Bases biológicas del comportamiento animal y humano*. Bogotá, Colombia: Universidad Nacional de Colombia, Dirección Académica, Facultad de Ciencias, pág 381.
- Naaktgeboren, C.**, 1968. Some aspects of parturition in wild and domestic Canidae. *International Zoo Yearbook*, 8(1), pág.8–13.
- Nel, J.A.J. & Maas, B.**, 2004. Bat-eared fox (*Otocyon megalotis*). En C. Sillero-Zubiri, M. Hoffmann, & D. W. Macdonald, eds. *Canids: foxes, wolves, jackals and dogs. Status survey and conservation action plan*. Gland, Switzerland & Cambridge, UK: IUCN/SSC Canid Specialist Group, págs 183-189.
- Nixon, K.C.**, 1999. *WinClada*, Ithaca, NY, USA.
- Noguchi, K. Wallace Hui, W.L., Gel, Y.R., Gastwirth, J.L., Miao, W.**, 2009. *lawstat: An R package for biostatistics, public policy, and law*, Available at: <http://CRAN.R-Project.org/package=lawstat> [Accedido Septiembre 29, 2009].
- Novaro, A.J.**, 1997. *Pseudalopex culpaeus*. *Mammalian Species*, 558, págs.1-8.
- Nowak, R.M.**, 1999. *Walker's mammals of the world* 6th ed., Baltimore, Maryland, USA: Johns Hopkins University Press.
- Nowak, R.M. & Paradiso, J.L.**, 1983. *Walker's mammals of the world* 4th ed., Baltimore, Maryland, USA: Johns Hopkins University Press.
- Nylander, J., Ronquist, F., Huelsenbeck, J. & Nieves-Aldrey, J.**, 2004. Bayesian Phylogenetic Analysis of Combined Data. *Systematic Biology*, 53(1), págs.47-67.
- Page, R.D.M.**, 1996. TREEVIEW: An application to display phylogenetic trees on personal computers. *Computer Applications in the Biosciences*, 12, págs.357-358.
- Pagel, M.**, 1994. Detecting correlated evolution on phylogenies: a general method for the comparative analysis of discrete characters. *Proceedings: Biological Sciences*, 255(1342), pág.37–45.
- Pagel, M.**, 1997. Inferring evolutionary processes from phylogenies. *Zoologica Scripta*, 26(4), pág.331–348.
- Pagel, M.**, 1999. The maximum likelihood approach to reconstructing ancestral character states of discrete characters on phylogenies. *Systematic Biology*, 48(3), pág.612–622.
- Pagel, M. & Meade, A.**, 2007. *BayesTraits*, Reading, UK: University of Reading. Available at: www.evolution.rdg.ac.uk.
- Pages, M., Calvignac, S., Klein, C., Paris, M., Hughes, S. & Hanni, C.**, 2008. Combined analysis of fourteen nuclear genes refines the Ursidae. *Molecular phylogenetics and evolution*, 47(1), págs.73-83.
- Paradiso, J.L. & Nowak, R.M.**, 1972. *Canis rufus*. *Mammalian Species*, 22, págs.1-4.

- Pasitschniak-Arts, M.**, 1993. *Ursus arctos*. *Mammalian Species*, 439, págs.1-10.
- Patterson, C.**, 1982. Morphological characters and homology. En K. A. Joysey & A. E. Friday, eds. *Problems of phylogenetic reconstruction*. London & New York: Academic Press, págs 21-74.
- Pelton, M.R., Coley, A.B., Eason, T.H., Doan Martinez, D.L., Pederson, J.A., van Manem, F.T., Weaver, K.M.**, 1999. American black bear conservation action plan (*Ursus americanus*). En C. Servheen, S. Herrero, & B. Peyton, eds. *Bears: status survey and conservation action plan*. Cambridge, UK: IUCN/SSC Bear Specialist Group, IUCN/SSC Polar Bear Specialist Group, págs 144-156.
- Peyton, B.**, 1999. Spectacled Bear conservation action plan (*Tremarctos ornatus*). En C. Servheen, S. Herrero, & B. Peyton, eds. *Bears: status survey and conservation action plan*. Cambridge, UK: IUCN/SSC Bear Specialist Group, IUCN/SSC Polar Bear Specialist Group, págs 157-198.
- de Pinna, M.C.C.**, 1991. Concepts and tests of homology in the cladistic paradigm. *Cladistics*, 7, págs.367-394.
- Poche, R.M., Evans, S.J., Sultana, P., Haque, M.E., Sterner, R. & Siddique, M.A.**, 1987. Notes on the golden jackal (*Canis aureus*) in Bangladesh. *Mammalia*, 51, págs.259-270.
- Polly, P.D.**, 2008. Adaptive zones and the pinniped ankle: a 3D quantitative analysis of the carnivoran tarsal evolution. En E. Sargis & M. Dagosto, eds. *Mammalian evolutionary morphology: a tribute to Frederick S. Szalay*. Dordrecht, The Netherlands: Springer, págs 167-196.
- Polly, P.D.**, 2010. Tiptoeing through the tropics: geographic variation in carnivoran locomotor ecomorphology in relation to environment. En A. Goswami & A. Friscia, eds. *Carnivoran evolution: New views on phylogeny, form, and function*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Porton, I., Kleiman, D.G. & Rodden, M.**, 1987. Aseasonality of bush dog reproduction and the influence of social factors on the estrous cycle. *Journal of Mammalogy*, 68, págs.867-871.
- Posada, D. & Crandall, K.A.**, 1998. Modeltest: testing the model of DNA substitution. *Bioinformatics*, 14(9), págs.817-818.
- Poyarkov, A. & Ovsyanikov, N.**, 2004. Corsac (*Vulpes corsac*). En C. Sillero-Zubiri, M. Hoffmann, & D. W. Macdonald, eds. *Canids: foxes, wolves, jackals and dogs. Status survey and conservation action plan*. Gland, Switzerland & Cambridge, UK: IUCN/SSC Canid Specialist Group, págs 142-148.
- Prevosti, F.J. & Lamas, L.**, 2006. Variation of cranial and dental measurements and dental correlations in the pampean fox (*Dusicyon gymnocercus*). *Journal of Zoology*, 270(4), pág.636–649.
- de Queiroz, A. & Wimberger, P.H.**, 1993. The usefulness of behavior for phylogeny estimation: levels of homoplasy in behavioral and morphological characters. *Evolution*, 47(1), págs.46-60.
- R Development Core Team**, 2009. *R: A Language and Environment for Statistical Computing*, Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. Available at: <http://www.R-project.org> [Accedido Septiembre 9, 2009].
- Radinsky, L.B.**, 1981. Evolution of skull shape in carnivores 2. Additional modern carnivores. *Biological Journal of the Linnean Society*, 16(4), pág.337–355.

- Radinsky, L.B.**, 1982. Evolution of skull shape in carnivores 3. The origin and early radiation of the modern carnivore families. *Paleobiology*, 8(3), págs.177-195.
- Ralls, K., Pilgrim, K.L., White, P.J., Paxinos, E.E., Schwartz, M.K. & Fleischer, R.C.**, 2001. Kinship, social relationships, and den sharing in kit foxes. *Journal of Mammalogy*, 82(3), pág.858–866.
- Rambaut, A.**, 2006. *FigTree*, Available at: <http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree/>.
- Rambaut, A. & Drummond, A.J.**, 2007. *Tracer*, Available at: <http://beast.bio.ed.ac.uk/Tracer>.
- Rau, J.R., Martínez D.R., Low, J.R. & Tillería, M.S.**, 1995. Depredación por zorros chillas (*Pseudalopex griseus*) sobre micromamíferos cursoriales, escansoriales y arborícolas en un área silvestre protegida del sur de Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*, (68), págs.333-340.
- Reid, D.G. & Gong, J.**, 1999. Giant Panda conservation action plan (*Ailuropoda melanoleuca*). En C. Servheen, S. Herrero, & B. Peyton, eds. *Bears: status survey and conservation action plan*. Cambridge, UK: IUCN/SSC Bear Specialist Group, IUCN/SSC Polar Bear Specialist Group, págs 241-254.
- Riedman, M.L.**, 1982. The evolution of alloparental care and adoption in mammals and birds. *Quarterly Review of Biology*, pág.405–435.
- Riegel, M.G.**, 1977. Monogamous Mammals: Variations on a Scheme. *Science News*, 112(5), pág.76–78.
- Ríos-Uzeda, B., Gómez, H. & Wallace, R.B.**, 2006. Habitat preferences of the Andean bear (*Tremarctos ornatus*) in the Bolivian Andes. *Journal of Zoology*, 268(3), pág.271–278.
- Rodden, M., Rodrigues, F. & Bestelmeyer, S.**, 2004. Maned wolf (*Chrysocyon brachyurus*). En C. Sillero-Zubiri, M. Hoffmann, & D. W. Macdonald, eds. *Canids: foxes, wolves, jackals and dogs. Status survey and conservation action plan*. Gland, Switzerland & Cambridge, UK: IUCN/SSC Canid Specialist Group, págs 38-43.
- Roeben, P.**, 1975. Studbooks for the maned wolf, bush dog and spectacled bear. *International Zoo Yearbook*, 15(1), pág.287–300.
- Roemer, G.W., Coonan, T.J., Munson, L., Wayne, R.K.**, 2004. Island fox (*Urocyon littoralis*). En C. Sillero-Zubiri, M. Hoffmann, & D. W. Macdonald, eds. *Canids: foxes, wolves, jackals and dogs. Status survey and conservation action plan*. Gland, Switzerland & Cambridge, UK: IUCN/SSC Canid Specialist Group, págs 97-105.
- Roemer, G.W., Smith, D.A., Garcelon, D.K. & Wayne, R.K.**, 2001. The behavioural ecology of the island fox (*Urocyon littoralis*). *Journal of Zoology*, 255(1), pág.1–14.
- Rohlf, F.J.**, 2006. *tpsDig, 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.**, 2007. *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.**, 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>.
- Romo, M.C.**, 1995. Foods habits of the Andean fox (*Pseudalopex culpaeus*) and notes on the mountain cat (*Felis colocolo*) and puma (*Felis concolor*) in the Río Abiseo National Park, Perú. *Mammalia*, 59, págs.335-343.

- Ronquist, F.**, 2004. Bayesian inference of character evolution. *Trends in Ecology & Evolution*, 19(9), págs.475-481.
- Ronquist, F. & Huelsenbeck, J.P.**, 2003. MRBAYES 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinformatics*, 19, págs.1572-1574.
- Roy, M.S., Geffen, E., Smith, D. & Wayne, R.K.**, 1996. Molecular genetics of pre-1940 red wolves. *Conservation Biology*, 10(5), págs.1413-1424.
- Sábato, M.A.L., de Mello, L.F.B., Magni, E.M.V., Young, R.J. & Coelho, C.M.**, 2006. A note on the effect of the full moon on the activity of wild maned wolves, *Chrysocyon brachyurus*. *Behavioural processes*, 73(2), pág.228–230.
- Sam, D.D.**, 1999. Status and management of the Asiatic black bear and sun bear in Vietnam. En C. Servheen, S. Herrero, & B. Peyton, eds. *Bears: status survey and conservation action plan*. Cambridge, UK: IUCN/SSC Bear Specialist Group, IUCN/SSC Polar Bear Specialist Group, págs 207-211.
- Sands, J. & Creel, S.**, 2004. Social dominance, aggression and faecal glucocorticoid levels in a wild population of wolves, *Canis lupus*. *Animal behaviour*, 67(3), pág.387–396.
- Schaller, G.B. & Ginsberg, J.R.**, 2004. Tibetan fox (*Vulpes ferrilata*). En C. Sillero-Zubiri, M. Hoffmann, & D. W. Macdonald, eds. *Canids: foxes, wolves, jackals and dogs. Status survey and conservation action plan*. Gland, Switzerland & Cambridge, UK: IUCN/SSC Canid Specialist Group, págs 148-151.
- Scheinin, S., Yom-Tov, Y., Motro, U. & Geffen, E.**, 2006. Behavioural responses of red foxes to an increase in the presence of golden jackals: a field experiment. *Animal behaviour*, 71(3), pág.577–584.
- Schmidt, P.A. & Mech, L.D.**, 1997. Wolf pack size and food acquisition. *American Naturalist*, 150(4), pág.513–517.
- Schoniger, M. & von Haeseler, A.**, 1994. A stochastic model and the evolution of autocorrelated DNA sequences. *Molecular phylogenetics and evolution*, 3, págs.240-247.
- Schultz, T.R. & Churchill, G.A.**, 1999. The role of subjectivity in reconstructing ancestral character states: A Bayesian approach to unknown rates, states, and transformation asymmetries. *Systematic biology*, 48(3), págs.651-664.
- Sheldon, J.W.**, 1992. *Wild dogs: the natural history of the non-domestic Canidae*, Chicago, IL, USA: Academic Press.
- Sidorovich, V.E., Sidorovich, A.A. & Izotova, I.V.**, 2006. Variations in the diet and population density of the red fox *Vulpes vulpes* in the mixed woodlands of northern Belarus. *Mammalian Biology-Zeitschrift fur Saugetierkunde*, 71(2), pág.74–89.
- Sidorovich, V.E., Stolyarov, V.P., Vorobei, N.N., Ivanova, N.V. & Jędrzejewska, B.**, 2007. Litter size, sex ratio, and age structure of gray wolves, *Canis lupus*, in relation to population fluctuations in northern Belarus. *Canadian journal of zoology*, 85(2), pág.295–300.
- da Silveira, E.K.P.**, 1968. Notes on the care and breeding of the Maned wolf *Chrysocyon brachyurus* at Brasilia Zoo. *International Zoo Yearbook*, 8, págs.21-23.
- Sillero-Zubiri, C.**, 2004. Pale fox (*Vulpes pallida*). En C. Sillero-Zubiri, M. Hoffmann, & D. W. Macdonald, eds. *Canids: foxes, wolves, jackals and dogs. Status survey and conservation action plan*. Gland, Switzerland & Cambridge, UK: IUCN/SSC Canid Specialist Group, págs 199-200.

- Sillero-Zubiri, C. & Gotelli, D.**, 1994. *Canis simensis*. *Mammalian Species*, 485, págs.1-6.
- Sillero-Zubiri, C. & Gotelli, D.**, 1995a. Diet and feeding behavior of Ethiopian wolves (*Canis simensis*). *Journal of Mammalogy*, 76, págs.531-541.
- Sillero-Zubiri, C. & Gotelli, D.**, 1995b. Spatial organization in the Ethiopian wolf *Canis simensis*: large packs and small stable home ranges. *Journal of Zoology*, 237, págs.65-81.
- Sillero-Zubiri, C., Gotelli, D. & Macdonald, D.W.**, 1996. Male philopatry, extra pack copulations and inbreeding avoidance in Ethiopian wolves. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 38, págs.331-340.
- Sillero-Zubiri, C. & Macdonald, D.W.** eds., 1997. *The Ethiopian wolf: status survey and conservation action plan*, Gland, Switzerland & Cambridge, UK: IUCN/SSC Canid Specialist Group.
- Sillero-Zubiri, C. & Macdonald, D.W.**, 1998. Scent-marking and territorial behaviour of Ethiopian wolves *Canis simensis*. *Journal of Zoology*, 245(3), págs.351–361.
- Sillero-Zubiri, C. & Macdonald, D.W.**, 2004. Introduction. En C. Sillero-Zubiri, M. Hoffmann, & D. W. Macdonald, eds. *Canids: foxes, wolves, jackals and dogs. Status survey and conservation action plan*. Gland, Switzerland & Cambridge, UK: IUCN/SSC Canid Specialist Group, págs 2-7.
- Sillero-Zubiri, C. & Marino, J.**, 2004. Ethiopian wolf (*Canis simensis*). En C. Sillero-Zubiri, M. Hoffmann, & D. W. Macdonald, eds. *Canids: foxes, wolves, jackals and dogs. Status survey and conservation action plan*. Gland, Switzerland & Cambridge, UK: IUCN/SSC Canid Specialist Group, págs 167-174.
- Simmons, M.P. & Ochoterena, H.**, 2000. Gaps as characters in sequence-based phylogenetic analyses. *Systematic Biology*, 49(2), págs.369-381.
- Slater, G.J., Dumont, E.R. & Van Valkenburgh, B.**, 2009. Implications of predatory specialization for cranial form and function in canids. *Journal of Zoology*, 278(3), págs.181–188.
- Small, W.E.**, 1962. Nature ramblings: Gray fox. *The Science News-Letter*, 82(6), págs.96.
- Smith, C.C. & Reichman, O.J.**, 1984. The evolution of food caching by birds and mammals. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 15, págs.329–351.
- Smith, M., Budd, K.J. & Gross, C.**, 2003. The distribution of Blanford's fox (*Vulpes cana*, 1877) in the United Arab Emirates. *Journal of Arid Environments*, 54, págs.55-60.
- Snow, G.**, 2009. *TeachingDemos: Demonstrations for teaching and learning*, Available at: <http://CRAN.R-project.org/package=TeachingDemos>.
- Sosnovskii, I.P.**, 1967. Breeding the Red dog dhole *Cuon alpinus* at Moscow Zoo. *International Zoo Yearbook*, 7, págs.120-122.
- SSP, M.W.**, 2007. Manual de Manejo de Lobo-guará. São Paulo, Brazil. 99 P.
- Stuart, C. & Stuart, T.**, 2004. Cape fox (*Vulpes chama*). En C. Sillero-Zubiri, M. Hoffmann, & D. W. Macdonald, eds. *Canids: foxes, wolves, jackals and dogs. Status survey and conservation action plan*. Gland, Switzerland & Cambridge, UK: IUCN/SSC Canid Specialist Group, págs 189-193.
- Swofford, D.L.**, 2003. *PAUP*. Phylogenetic Analysis Using Parsimony (*and Other Methods)*, Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates.

- Talbot, S.L. & Shields, G.F.**, 1996a. A phylogeny of the bears (Ursidae) inferred from complete sequences of three mitochondrial genes. *Molecular phylogenetics and evolution*, 5(3), págs.567-575.
- Talbot, S.L. & Shields, G.F.**, 1996b. Phylogeography of brown bears (*Ursus arctos*) of Alaska and paraphyly within the Ursidae. *Molecular phylogenetics and evolution*, 5(3), págs.477-494.
- Tamura, K., Dudley, J., Nei, M. & Kumar, S.**, 2007. MEGA4: Molecular Evolutionary Genetics Analysis (MEGA) software version 4.0. *Molecular Biology and Evolution*, 24, págs.1596-1599.
- Tavare, S.**, 1986. Some probabilistic and statistical problems on the analysis of DNA sequences. *Lect. Math. Life Sci.*, 17, págs.57-86.
- Tedford, R.H., Taylor, B.E. & Wang, X.**, 1995. Phylogeny of the Caninae (Carnivora: Canidae): the living taxa. *American Museum Novitates*, 3146, págs.1-37.
- Tedford, R.H., Wang, X. & Taylor, B.E.**, 2009. Phylogenetic systematics of the North American fossil Caninae (Carnivora: Canidae). *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 574, págs.1-215.
- Tchaicka, L., Eizirik, E., De Oliveira, T.G., Cândido JR, J.F. & Freitas, T.R.O.**, 2007. Phylogeography and population history of the crab-eating fox (*Cerdocyon thous*). *Molecular Ecology*, 16(4), pág.819–838.
- Van der Molen, S., Martínez Abadías, N. & González-José, R.**, 2007. Introducción a la Morfometría Geométrica. Curso teórico-práctico. FCNyM-UNLP.
- 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. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 27(1), pág.463–493.
- Van Valkenburgh, B. & Koepfli, K.P.**, 1993. Cranial and dental adaptations to predation in canids. En N. Dunstone & M. L. Gorman, eds. *Mammals as Predators*. Symposia of the Zoological Society of London. Oxford: Oxford University Press, págs 15-37.
- Van Valkenburgh, B. & Ruff, C.B.**, 1987. Canine tooth strength and killing behaviour in large carnivores. *Journal of Zoology*, 212(3), pág.379–397.
- Van Valkenburgh, B., Sacco, T. & 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., Wang, X. & Damuth, J.**, 2004. Cope's rule, hypercarnivory and extinction in North American Canids. *Science*, 306(5693), págs.101-104.
- Van Valkenburgh, B. & Wayne, R.K.**, 1994. Shape divergence associated with size convergence in sympatric east african jackals. *Ecology*, 75, págs.1567-1581.
- Veado, B.V.**, 1997. Parental behaviour in maned wolf *Chrysocyon brachyurus* at Belo Horizonte Zoo. *International Zoo Yearbook*, 35(1), pág.279–286.
- Veado, B.V.**, 2005. Paternal behaviour of Maned wolf *Chrysocyon brachyurus* at Fundação Zoo-Botânica de Belo Horizonte. *International Zoo Yearbook*, 39(1), pág.198–205.

- Venables, W.N. & Ripley, B.D.**, 2002. *Modern Applied Statistics with S* 4th ed., New York: Springer. Available at: <http://www.stats.ox.ac.uk/pub/MASS4>.
- Venkataraman, A.B. & Johnsingh, A.J.T.**, 2004. Dholes. En D. W. Macdonald & C. Sillero-Zubiri, eds. *The biology and conservation of wild canids*. Oxford: Oxford University Press, págs 323-335.
- Vieira, E.M. & Port, D.**, 2007. Niche overlap and resource partitioning between two sympatric fox species in southern Brazil. *Journal of Zoology*, 272(1), pág.57–63.
- de Villiers, M.S., van Jaarsveld, A.S., Meltzer, D.G.A. & Richardson, P.R.K.**, 1997. Social Dynamics and the Cortisol Response to Immobilization Stress of the African Wild Dog, *Lycan pictus*. *Hormones and behavior*, 31(1), pág.3–14.
- Volodina, E.V., Volodin, I.A., Isaeva, I.V. & Unck, C.**, 2006. Biphonation May Function to Enhance Individual Recognition in the Dhole, *Cuon alpinus*. *Ethology*, 112(8), págs.815-825.
- Waldman, B.**, 1988. The ecology of kin recognition. *Annual review of ecology and systematics*, 19, pág.543–571.
- Walker, W.F. & Homberger, D.G.**, 1992. *Vertebrate dissection* 8th ed., USA: Saunders College Publishing.
- Walton, L.R. & Joly, D.O.**, 2003. *Canis mesomelas*. *Mammalian Species*, 715, págs.1-9.
- Wang, X.**, 1994. Phylogenetic systematics of the Hesperocyoninae (Carnivora: Canidae). *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 221, págs.1-207.
- Wang, X.**, 1993. Transformation from plantigrady to digitigrady: Functional morphology of locomotion in *Hesperocyon* (Canidae: Carnivora). *American Museum Novitates*, 3069, págs.1-23.
- Wang, X. & Tedford, R.H.**, 2007. Evolutionary history of canids. En P. Jensen, ed. *The behavioural biology of dogs*. Oxford: CABI International, págs 3-20.
- Wang, X., Tedford, R.H. & Taylor, B.E.**, 1999. Phylogenetic systematics of the Borophaginae (Carnivora: Canidae). *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 243, pág.1–391.
- Wang, X., Tedford, R.H., Van Valkenburgh, B. & Wayne, R.K.**, 2004a. Ancestry: Evolutionary history, molecular systematics, and evolutionary ecology of Canidae. En D. W. Macdonald & C. Sillero-Zubiri, eds. *The biology and conservation of wild canids*. Oxford: Oxford University Press, págs 39-54.
- Wang, X., Tedford, R.H., Van Valkenburgh, B. & Wayne, R.K.**, 2004b. Phylogeny, classification, and evolutionary ecology of the Canidae. En C. Sillero-Zubiri, M. Hoffmann, & D. W. Macdonald, eds. *Canids: foxes, wolves, jackals and dogs. Status survey and conservation action plan*. Gland, Switzerland & Cambridge, UK: IUCN/SSC Canid Specialist Group, págs 8-20.
- Ward, O.G. & Wurster-Hill, D.H.**, 1990. *Nyctereutes procyonoides*. *Mammalian Species*, 358, págs.1-5.
- Waser, P.M. & Jones, W.T.**, 1983. Natal philopatry among solitary mammals. *The Quarterly Review of Biology*, 58(3), pág.355–390.
- Wayne, R.K.**, 1993. Molecular evolution of the dog family. *Trends in Genetics*, 9, págs.218-224.

- Wayne, R.K., Geffen, E., Girman, D.J., Koepfli, K.P., Lau, L.M. & Marshall, C.R.**, 1997. Molecular systematics of the Canidae. *Systematic Biology*, 46(4), págs.622–653.
- Wayne, R.K., George, S., Gilbert, D., Collins, P., Kovach, S., Girman, D. & Lehman, N.**, 1991. A morphologic and genetic study of the island fox, *Urocyon littoralis*. *Evolution*, 45, págs.1849-1868.
- Wayne, R.K., Nash, W.G. & 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. & 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.
- West-Eberhard, M.J.**, 2005. Phenotypic accommodation: adaptive innovation due to developmental plasticity. *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution*, 304(6), págs.610–618.
- White, P.C.L. & Harris, S.**, 1994. Encounters between red foxes (*Vulpes vulpes*): implications for territory maintenance, social cohesion and dispersal. *Journal of Animal Ecology*, 63(2), págs.315–327.
- Wilson, D.E. & Ruff, S.** eds., 1999. *The Smithsonian book of North American mammals*, Washington, DC: Smithsonian Institution Press.
- Woodroffe, R., Ginsberg, J.R. & Macdonald, D.W.**, 1997. *The African wild dog: status survey and conservation action plan*, Gland, Switzerland & Cambridge, UK: IUCN/SSC Canid Specialist Group.
- Woodroffe, R., McNutt, J.W. & Mills, M.G.L.**, 2004. African wild dog (*Lycaon pictus*). En C. Sillero-Zubiri, M. Hoffmann, & D. W. Macdonald, eds. *Canids: foxes, wolves, jackals and dogs. Status survey and conservation action plan*. Gland, Switzerland & Cambridge, UK: IUCN/SSC Canid Specialist Group, págs 174-183.
- Wright, H.W.Y.**, 2006. Paternal den attendance is the best predictor of offspring survival in the socially monogamous bat-eared fox. *Animal behaviour*, 71(3), págs.503–510.
- Yahnke, C.J., Johnson, W.E., Geffen, E., Smith, D., Hertel, F., Roy, M.S., Bonacic, C.F., Fuller, T.K., Valkenburgh, B., Wayne, R.K.**, 1996. Darwin's fox: a distinct endangered species in a vanishing habitat. *Conservation Biology*, 10(2), págs.366–375.
- Yang, Z.**, 1993. Maximum likelihood estimation of phylogeny from DNA sequences when substitution rates differ over sites. *Molecular Biology and Evolution*, 10, págs.1396-1401.
- Yang, Z.**, 1994. Maximum likelihood phylogenetic estimation from DNA sequences with variable rates over sites: Approximate methods. *Journal of Molecular Evolution*, 39, págs.306-314.
- Yang, Z.**, 1995. A space-time process model for the evolution of DNA sequences. *Genetics*, 139, págs.993-1005.
- Yom-Tov, Y., Ashkenazi, S. & Viner, O.**, 1995. Cattle predation by the golden jackal *Canis aureus* in the Golan Heights, Israel. *Biological Conservation*, 73(1), págs.19–22.
- Yu, L., Li, Q., Ryder, O.A. & Zhang, Y.**, 2004. Phylogeny of the bears (Ursidae) based on nuclear and mitochondrial genes. *Molecular phylogenetics and evolution*, 32(2), págs.480–494.

- Yu, L., Li, Q., Ryder, O. A. & Zhang, Y.**, 2007. Analysis of complete mitochondrial genome sequences increases phylogenetic resolution of bears (Ursidae), a mammalian family that experienced rapid speciation. *BMC Evol. Biol.*, 7, pág.198.
- Zrzavý, J. & 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.
- Zuercher, G.L., Swarner, M., Silveira, L. & Carillo, O.**, 2004. Bush dog (*Speothos venaticus*). En C. Sillero-Zubiri, M. Hoffmann, & D. W. Macdonald, eds. *Canids: foxes, wolves, jackals and dogs. Status survey and conservation action plan*. Gland, Switzerland & Cambridge, UK: IUCN/SSC Canid Specialist Group, págs 76-80.

12. ANEXOS

Anexo 1. A continuación se relacionan los especímenes fotografiados para cada especie según su número de colección; también 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>Atelocynus microtis</i>								
361013	NMNH	M	98080	FMNH	M	60675	FMNH	H
98639	AMNH	H	98081	FMNH	M	52491	FMNH	?
95285	AMNH	H	121286	FMNH	M	4147	IND	?
76031	AMNH	?	60674	FMNH	M	2588	IND	H
76579	AMNH	M	60676	FMNH	H	26.1.5.5	BMNH	M
95284	AMNH	M						
<i>Canis adustus</i>								
470131	NMNH	H	182384	NMNH	M	81039	AMNH	H
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	H	27725	AMNH	H	52206	ZMB	H
470521	NMNH	H	54212	AMNH	H	52209	ZMB	H
470518	NMNH	H	114259	AMNH	H	52239	ZMB	M
470519	NMNH	M	169447	AMNH	H	52229	ZMB	M
021644 =								
36873	NMNH	M	160989	AMNH	H	35.9.1.307	BMNH	M
021643 =								
36872	NMNH	M	160990	AMNH	H	35.9.1.309	BMNH	M
384113	NMNH	M	160997	AMNH	H	35.9.1.305	BMNH	H
181496	NMNH	H	116334	AMNH	H	67..1270	BMNH	H
181488	NMNH	H						
<i>Canis aureus</i>								
290135	NMNH	M	318095	NMNH	H	163301	NMNH	H
257654	NMNH	M	342085	NMNH	M	182007	NMNH	H
256727	NMNH	H	399445	NMNH	M	164750	NMNH	M
321952	NMNH	H	399436	NMNH	H	181504	NMNH	M
321954	NMNH	H	399432	NMNH	M	1962-1558	MNHN	H
321958	NMNH	M	399434	NMNH	H	1881-48	MNHN	H
321956	NMNH	M	399435	NMNH	M	1972-386	MNHN	H
322833	NMNH	M	399431	NMNH	H	1972-385	MNHN	H
410914	NMNH	M	399433	NMNH	H	1969-476	MNHN	M
410910	NMNH	H	379736	NMNH	M	1969-475	MNHN	M
476031	NMNH	H	476034	NMNH	M	1932-3204	MNHN	M
486167	NMNH	H	378683	NMNH	H	1884-1197	MNHN	M
476030	NMNH	M	172922	NMNH	M			

<i>Canis latrans</i>								
1314	AMNH	H	216425	AMNH	H	150395	AMNH	M
1312	AMNH	H	141172	AMNH	H	92851	AMNH	M
1318	AMNH	H	141169	AMNH	H	2846	AMNH	M
92854	AMNH	H	1322	AMNH	M	5384	AMNH	M
121275	AMNH	H	1308	AMNH	M	4607	AMNH	M
34985	AMNH	H	1305	AMNH	M	188742	AMNH	M
3739	AMNH	H	1309	AMNH	M	2007-455	MNHN	M
5382	AMNH	H	141167	AMNH	M	2007-457	MNHN	M
171526	AMNH	H	121272	AMNH	M	94.5.9.4	BMNH	H
121097	AMNH	H	92853	AMNH	M	98.12.21.1	BMNH	H
5385	AMNH	H	30207	AMNH	M	2.8.2.2	BMNH	M
<i>Canis lupus</i>								
98227	AMNH	H	16849	AMNH	M	165352	FMNH	M
98232	AMNH	H	29040	AMNH	M	147640	FMNH	M
130266	AMNH	H	130267	AMNH	M	138772	FMNH	M
42084	AMNH	H	4362	AMNH	M	138794	FMNH	M
34447	AMNH	H	134940	AMNH	M	138797	FMNH	M
6769	AMNH	H	147637	FMNH	H	72962	FMNH	H
5379	AMNH	H	21207	FMNH	H	72961	FMNH	M
2247	AMNH	H	51773	FMNH	H	159-181	MNHN	H
18214	AMNH	H	138774	FMNH	H	1997-452	MNHN	H
98226	AMNH	M	138779	FMNH	H	1997-453	MNHN	M
98230	AMNH	M	138791	FMNH	H	2007-450	MNHN	M
98231	AMNH	M	138781	FMNH	H			
<i>Canis mesomelas</i>								
368433	NMNH	H	181498	NMNH	H	182137	NMNH	H
296091	NMNH	M	181501	NMNH	H	182133	NMNH	M
296092	NMNH	H	181489	NMNH	H	470134	NMNH	M
296096	NMNH	H	181490	NMNH	M	470136	NMNH	M
296097	NMNH	M	182109	NMNH	M	470526	NMNH	M
162903	NMNH	M	182083	NMNH	H	1929-465	MNHN	M
164614	NMNH	H	182094	NMNH	H	1973-134	MNHN	M
296094	NMNH	H	181503	NMNH	M	26.12.7.64	BMNH	H
296099	NMNH	M	182039	NMNH	M	28.9.11.136	BMNH	H
181492	NMNH	H	182041	NMNH	M	39.442	BMNH	M
181493	NMNH	M	182042	NMNH	H	1.991.586	BMNH	M
181494	NMNH	H						
<i>Canis simensis</i>								
259450	NMNH	M	28492	FMNH	?	22.1.24.1	BMNH	H
81001	AMNH	M	38289	MCZ	M	52489	ZMB	M
81034	AMNH	H	24.8.7.10	BMNH	H	69300	ZMB	?
214799	AMNH	?	36.5.20.4	BMNH	H	1962-1509	MNHN	H
27012	FMNH	H	23.10.10.1	BMNH	?	1969-474	MNHN	M
27010	FMNH	H	24.8.7.12	BMNH	H	1962-1508	MNHN	?
8170	FMNH	M	24.8.7.11	BMNH	M	1962-1507	MNHN	?
27011	FMNH	M	2.4.02	BMNH	M	1962-1510	MNHN	?
32940	FMNH	M						
<i>Chrysocyon brachyurus</i>								
261022	NMNH	M	28311	FMNH	H	94.3.6.6	BMNH	?
196975	NMNH	?	28312	FMNH	H	57517	BMNH	?
261023	NMNH	M	127434	FMNH	M	69005	ZMB	H
270371	NMNH	H	134483	FMNH	M	22378	ZMB	H
271567	NMNH	H	137425	FMNH	M	62102	ZMB	H

314863	NMNH	H	150739	FMNH	M	82368	ZMB	H
534970	NMNH	M	44534	FMNH	?	71528	ZMB	H
534807	NMNH	M	46003	FMNH	?	40121	ZMB	H
588223	NMNH	M	54406	FMNH	?	44198	ZMB	M
135274	AMNH	?	125401	FMNH	?	22377	ZMB	M
71179	AMNH	?	28615	MCZ	M	44992	ZMB	M
133941	AMNH	M	51456	MCZ	M	26549	ZMB	M
133940	AMNH	?	51457	MCZ	M	1897452	MNHN	?
<i>Cuon alpinus</i>								
258648	NMNH	M	91246	FMNH	M	1937.7.2.13	BMNH	M
102083	AMNH	H	35929	MCZ	M	33.4.1.254	BMNH	M
54984	AMNH	M	35919	MCZ	H	34.10.4.5	BMNH	M
101773	AMNH	H	19566	MCZ	?	7.11.14.1	BMNH	M
54544	AMNH	H	30382	MCZ	?	1937.12.3.32	BMNH	M
43144	AMNH	M	1938.3.14.11	BMNH	H	34.10.4.1	BMNH	M
60775	AMNH	?	34.9.18.2	BMNH	H	34.10.4.3	BMNH	M
35813	FMNH	H	29.10.19.5	BMNH	H	34.10.4.2	BMNH	M
104389	FMNH	H	22.12.22.4	BMNH	H	50876	ZMB	H
35814	FMNH	M	34.10.4.4	BMNH	H	16231	ZMB	H
35815	FMNH	M	551601	BMNH	M	52519	ZMB	H
38024	FMNH	M	5.11.17.1	BMNH	M	56622	ZMB	H
<i>Cerdocyon thous</i>								
35687	AMNH	M	205811	AMNH	M	1962-1562	MNHN	?
139230	AMNH	M	209128	AMNH	H	1913-14	MNHN	?
136286	AMNH	M	214209	AMNH	H	1962-1565	MNHN	?
133925	AMNH	M	214710	AMNH	H	1913-15	MNHN	?
35002	AMNH	M	209124	AMNH	H	1.11.3.22	BMNH	M
214708	AMNH	M	214706	AMNH	H	34.9.2.63	BMNH	M
209137	AMNH	M	36501	AMNH	H	25.2.1.14	BMNH	H
209125	AMNH	M	95204	AMNH	H	98.5.8.14	BMNH	H
209126	AMNH	M	16927	AMNH	H	34.9.2.67	BMNH	H
234214	AMNH	M	205810	AMNH	H	24.9.1.3	BMNH	H
234216	AMNH	M	205817	AMNH	H	24.9.1.86	BMNH	H
16926	AMNH	M	205812	AMNH	H	34.11.4.20	BMNH	H
30626	AMNH	M	205822	AMNH	H			
<i>Pseudalopex fulvipes</i>								
23815	FMNH	M	996.a	BMNH	?	55.12.24.431	BMNH	M
<i>Pseudalopex griseus</i>								
256741	NMNH	H	70238	AMNH	M	23827	FMNH	M
092179	NMNH	M	69583	AMNH	M	23921	FMNH	M
092177	NMNH	M	41502	AMNH	H	23926	FMNH	M
092173	NMNH	H	41507	AMNH	H	24069	FMNH	M
092175	NMNH	H	41504	AMNH	H	24414	FMNH	M
092169	NMNH	?	33293	AMNH	H	092143	NMNH	M
A23287	NMNH	?	41508	AMNH	H	092152	NMNH	H
A23284	NMNH	?	41503	AMNH	H	26.2.13.3	BMNH	H
A23283	NMNH	?	41509	AMNH	H	34.11.4.22	BMNH	H
A23285	NMNH	?	24413	FMNH	H	21.1.5.27	BMNH	M
A23286	NMNH	?	23817	FMNH	H	2.2.5.42	BMNH	M
41505	AMNH	M	23820	FMNH	H	34.11.4.25	BMNH	M
41506	AMNH	M	23826	FMNH	M	34.11.4.21	BMNH	M
91098	AMNH	M						
<i>Pseudalopex gymnocercus</i>								
235991	AMNH	M	205778	AMNH	M	205787	AMNH	H

235988	AMNH	M	205755	AMNH	H	205780	AMNH	H
205759	AMNH	M	205768	AMNH	H	205773	AMNH	H
205763	AMNH	M	205753	AMNH	H	205786	AMNH	H
205754	AMNH	M	205752	AMNH	H	205772	AMNH	H
205761	AMNH	M	205764	AMNH	H	29317	FMNH	H
205775	AMNH	M	205769	AMNH	H	51869	FMNH	H
205791	AMNH	M	205771	AMNH	H	29319	FMNH	M
205765	AMNH	M	214707	AMNH	H	34.11.4.24	BMNH	M
205781	AMNH	M	205789	AMNH	H	77071	ZMB	H
205783	AMNH	M	205760	AMNH	H	77115	ZMB	H
205776	AMNH	M	205788	AMNH	H			
<i>Pseudalopex sechurae</i>								
121171	NMNH	H	46533	AMNH	M	80961	FMNH	M
121172	NMNH	H	19971	FMNH	H	80965	FMNH	M
181150	NMNH	?	19972	FMNH	H	80966	FMNH	M
545110	NMNH	?	80956	FMNH	H	80967	FMNH	M
46527	AMNH	H	80957	FMNH	H	80969	FMNH	M
46531	AMNH	H	80964	FMNH	H	53911	FMNH	M
46532	AMNH	H	80953	FMNH	M	1891	IND	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	H
<i>Pseudalopex vetulus</i>								
133927	AMNH	?	133928	AMNH	M	3.7.7.41	BMNH	M
349	AMNH	?	20747	FMNH	M	3.7.7.40	BMNH	M
133929	AMNH	M	27125	MCZ	?	44.3.7.4	BMNH	?
133926	AMNH	?	3.7.7.42	BMNH	H			
<i>Pseudalopex culpaeus</i>								
181151	NMNH	M	35945	AMNH	?	78663	FMNH	M
194313	NMNH	M	262663	AMNH	?	106496	FMNH	M
194312	NMNH	M	75135	FMNH	H	52500	FMNH	M
004097	NMNH	?	72807	FMNH	H	47053	FMNH	M
A01150	NMNH	?	66426	FMNH	H	42719	MCZ	H
004098	NMNH	?	78659	FMNH	H	1921.11.1.1	BMNH	H
67087	AMNH	M	84238	FMNH	H	1899.8.7.1	BMNH	M
36454	AMNH	M	52501	FMNH	H	21.6.21.2	BMNH	M
36455	AMNH	M	23930	FMNH	H	1903.7.9.5	BMNH	H
67089	AMNH	M	24409	FMNH	H	1903.7.9.3	BMNH	H
66739	AMNH	M	24410	FMNH	H	98.3.16.2	BMNH	M
67088	AMNH	H	24070	FMNH	H	1900.11.15.1	BMNH	M
60570	AMNH	H	78660	FMNH	M	11.2.13.1	BMNH	M
60562	AMNH	?	78661	FMNH	M			
<i>Lycaon pictus</i>								
161908	NMNH	?	181513	NMNH	M	169101	AMNH	H
470144	NMNH	M	239162	NMNH	?	164162	AMNH	M
470142	NMNH	M	296105	NMNH	H	114247	AMNH	M
368443	NMNH	H	296104	NMNH	M	161142	AMNH	H
368442	NMNH	H	251878	NMNH	?	82081	AMNH	H
368441	NMNH	M	259166	NMNH	H	82082	AMNH	M
368440	NMNH	H	114253	AMNH	H	32932	FMNH	H
181512	NMNH	M	114250	AMNH	H	24326	FMNH	H
181511	NMNH	H	114252	AMNH	H	34588	FMNH	M
181510	NMNH	H	114251	AMNH	H	12.7.10.3	BMNH	M
181509	NMNH	M	114246	AMNH	M	30.12.3.3	BMNH	H

181508	NMNH	M	82080	AMNH	M	0.10.3.2	BMNH	H
162878	NMNH	?	114249	AMNH	M			
<i>Nyctereutes procyonoides</i>								
218153	NMNH	M	548576	NMNH	H	84342	AMNH	H
240170	NMNH	H	84438	AMNH	M	33614	FMNH	M
254641	NMNH	H	38326	AMNH	M	33615	FMNH	M
266103	NMNH	M	60193	AMNH	M	36002	FMNH	M
256104	NMNH	M	43142	AMNH	M	24858	MCZ	H
255532	NMNH	H	57113	AMNH	M	24853	MCZ	M
255530	NMNH	M	57340	AMNH	H	24860	MCZ	M
290623	NMNH	H	58370	AMNH	H	7992	ZMB	H
260687	NMNH	M	59322	AMNH	H	8335	ZMB	H
290658	NMNH	H	249767	AMNH	H	85744	ZMB	M
522061	NMNH	H	249766	AMNH	H			
<i>Otocyon megalotis</i>								
368445	NMNH	M	470149	NMNH	M	162127	NMNH	M
384120	NMNH	H	470150	NMNH	H	181487	NMNH	M
384121	NMNH	M	344871	NMNH	H	127818	FMNH	H
368444	NMNH	H	344872	NMNH	M	1469	FMNH	M
429123	NMNH	H	399397	NMNH	M	123656	FMNH	M
429124	NMNH	M	469840	NMNH	H	49972	ZMB	H
429125	NMNH	M	469841	NMNH	M	46568	ZMB	H
429126	NMNH	H	469842	NMNH	M	1933-2794	MNHN	H
429131	NMNH	M	469843	NMNH	H	1972-392	MNHN	M
429121	NMNH	H	308667	NMNH	M	26.12.7.336	BMNH	M
470148	NMNH	H	469844	NMNH	H	28.9.11.150	BMNH	M
470146	NMNH	H	162122	NMNH	M	28.9.11.152	BMNH	H
<i>Speothos venaticus</i>								
270368	NMNH	M	175306	AMNH	M	3.7.7.43	BMNH	H
270369	NMNH	M	136285	AMNH	M	4680	ZMB	H
270370	NMNH	H	76805	AMNH	H	31003	ZMB	?
544414	NMNH	H	167846	AMNH	?	37787	ZMB	?
521045	NMNH	H	76035	AMNH	M	42541	ZMB	?
538307	NMNH	H	98640	AMNH	?	2000-370	MNHN	H
270165	NMNH	H	125402	FMNH	M	1996-325	MNHN	H
307650	NMNH	H	28056	MCZ	H	1998-588	MNHN	M
398030	NMNH	H	42086	MCZ	H	2000-369	MNHN	M
270171	NMNH	M	41096	MCZ	?	2000-368	MNHN	?
253504	NMNH	M	1996.1.24.1	BMNH	H	2000-371	MNHN	?
395841	NMNH	M						
<i>Urocyon cinereoargenteus</i>								
568665	NMNH	M	340733	NMNH	H	1039	FMNH	H
205746	NMNH	M	A46420	NMNH	M	167189	FMNH	M
224071	NMNH	H	088140	NMNH	H	14421	FMNH	M
264628	NMNH	M	236534	NMNH	M	3804	ZMB	H
507407	NMNH	M	066566	NMNH	H	12735	ZMB	M
251182	NMNH	M	205805	NMNH	M	56663	ZMB	M
265931	NMNH	H	202977	NMNH	H	16512	ZMB	M
507409	NMNH	M	274793	NMNH	M	1980-509	MNHN	M
507410	NMNH	M	214347	NMNH	H	1845	MNHN	M
507415	NMNH	H	A43442	NMNH	M	98.3.2.18	BMNH	M
507414	NMNH	H	A43443	NMNH	H	3.1.7.2	BMNH	M
507412	NMNH	M	51937	FMNH	H	98.3.2.19	BMNH	H
261691	NMNH	H	171145	FMNH	H	98.3.2.20	BMNH	H

256058	NMNH	M	14419	FMNH	H	92.3.17.1	BMNH	H
332448	NMNH	H	14420	FMNH	H	98.3.1.53	BMNH	M
334664	NMNH	M	18538	FMNH	H	97.8.12.1	BMNH	H
337820	NMNH	M						
<i>Vulpes bengalensis</i>								
257970	NMNH	H	36.4.28.25	BMNH	H	12.6.29.51	BMNH	H
327159	NMNH	M	36.4.4.16	BMNH	H	36.4.28.26	BMNH	H
354418	NMNH	M	36.4.28.11	BMNH	H	36.4.28.5	BMNH	M
A08552	NMNH	?	23.9.2.2	BMNH	H	13.8.8.39	BMNH	M
038577	NMNH	?	36.4.28.6	BMNH	M	36.4.28.27	BMNH	M
A38277	NMNH	?	36.4.28.9	BMNH	M	36.4.28.111	BMNH	M
54526	AMNH	H	15.4.3.67	BMNH	M	36.4.28.19	BMNH	M
54517	AMNH	M	91.10.7.28	BMNH	H	36.4.28.15	BMNH	M
83083	FMNH	H	36.4.28.10	BMNH	H	36.4.28.12	BMNH	M
105550	FMNH	H	36.4.28.4	BMNH	H	36.4.28.17	BMNH	H
94095	FMNH	M	12.11.29.83	BMNH	H	11.12.21.16	BMNH	H
36.4.28.2	BMNH	M	10.12.2.14	BMNH	H	1227	BMNH	H
12.1.9.4	BMNH	M						
<i>Vulpes cana</i>								
19.11.7.22 BMNH M								
<i>Vulpes chama</i>								
296101	NMNH	H	469835	NMNH	H	20077	MCZ	?
296102	NMNH	H	470141	NMNH	M	4.2.3.48	BMNH	H
296103	NMNH	M	470140	NMNH	M	4.2.3.47	BMNH	H
368437	NMNH	M	469836	NMNH	H	1904.3.1.18	BMNH	H
368438	NMNH	H	253245	NMNH	M	4.2.3.43	BMNH	M
384117	NMNH	H	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	H	26.12.7.66	BMNH	M
469831	NMNH	M	85881	FMNH	H	28.9.11.147	BMNH	M
469832	NMNH	H	38421	FMNH	M	13048	ZMB	H
469834	NMNH	M	37021	MCZ	H	14212	ZMB	H
<i>Vulpes corsac</i>								
1840.9.6.7	BMNH	?	1938.3.30.11	BMNH	?	1880-712	MNHN	?
<i>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	?	1891-399	MNHN	?
<i>Vulpes lagopus</i>								
107627	NMNH	M	225677	NMNH	H	206224	NMNH	H
107628	NMNH	M	225693	NMNH	H	1953-868	MNHN	H
A07234	NMNH	M	225696	NMNH	H	1962-154	MNHN	M
A16746	NMNH	M	212592	NMNH	M	1938.11.17.7	BMNH	H
A16744	NMNH	H	212599	NMNH	M	1.6.21.1	BMNH	M
212595	NMNH	H	212604	NMNH	M	53.569	BMNH	M
212601	NMNH	H	216112	NMNH	M	53.545	BMNH	H
212602	NMNH	H	216113	NMNH	M	53.580	BMNH	H
216111	NMNH	H	216114	NMNH	M	20.7.4.6	BMNH	H
216116	NMNH	H	225661	NMNH	M	1938.11.11.4	BMNH	H
216118	NMNH	H	225669	NMNH	M	72.1387	BMNH	H
216123	NMNH	H	236215	NMNH	H	1938.11.11.5	BMNH	H
225655	NMNH	H	206223	NMNH	H	1938.11.11.2	BMNH	M
<i>Vulpes macrotis</i>								
13183	AMNH	H	11760	FMNH	H	16017	FMNH	M
22696	AMNH	M	11761	FMNH	H	38623	MCZ	M

15982	AMNH	?	11762	FMNH	H	10721	MCZ	M
1302	AMNH	H	129299	FMNH	M	38619	MCZ	H
15843	AMNH	?	11759	FMNH	M	38620	MCZ	H
11758	FMNH	H						
<i>Vulpes pallida</i>								
410917	NMNH	M	454404	NMNH	M	23.1.1.92	BMNH	M
401317	NMNH	M	410524	NMNH	M	23.1.1.93	BMNH	M
268464	NMNH	?	410533	NMNH	M	23.1.1.89	BMNH	M
401318	NMNH	M	410532	NMNH	M	23.1.1.94	BMNH	M
410918	NMNH	H	410526	NMNH	M	21.2.11.21	BMNH	H
378689	NMNH	H	82296	AMNH	H	19391738	BMNH	H
378690	NMNH	M	91325	FMNH	H	23.1.1.91	BMNH	H
482511	NMNH	?	104722	FMNH	M	1995-454	MNHN	H
410536	NMNH	M	21.2.11.22	BMNH	M			
<i>Vulpes rueppelli</i>								
321959	NMNH	H	106131	FMNH	H	106761	FMNH	M
321960	NMNH	M	107250	FMNH	H	107334	FMNH	M
321961	NMNH	M	107251	FMNH	H	107333	FMNH	M
321963	NMNH	M	140143	FMNH	H	107335	FMNH	M
321964	NMNH	H	140144	FMNH	H	121350	FMNH	M
321965	NMNH	M	107244	FMNH	H	107238	FMNH	M
328549	NMNH	H	107247	FMNH	H	107246	FMNH	M
154248	NMNH	?	107248	FMNH	H	106643	FMNH	M
107263	FMNH	H	107237	FMNH	H	140149	FMNH	M
140134	FMNH	H	107239	FMNH	H	140152	FMNH	M
140139	FMNH	H	107245	FMNH	H	140153	FMNH	M
<i>Vulpes velox</i>								
059009	NMNH	H	A40618	NMNH	H	130059	NMNH	H
059905	NMNH	M	A42926	NMNH	M	108319	NMNH	H
181314	NMNH	M	288782	NMNH	M	108318	NMNH	H
187996	NMNH	M	288783	NMNH	M	146312	NMNH	M
187997	NMNH	M	289016	NMNH	M	146317	NMNH	H
202958	NMNH	H	273250	NMNH	H	145877	NMNH	M
223555	NMNH	H	287988	NMNH	H	067599	NMNH	H
274831	NMNH	M	289037	NMNH	H	94.5.9.5	BMNH	M
285396	NMNH	M	224453	NMNH	H	1929-444	MNHN	M
A32943	NMNH	M	287981	NMNH	H	1931-172	MNHN	?
A32945	NMNH	M						
<i>Vulpes vulpes</i>								
177372	NMNH	M	321994	NMNH	H	290418	NMNH	H
081766	NMNH	H	322003	NMNH	M	263312	NMNH	H
177373	NMNH	M	322018	NMNH	M	242228	NMNH	H
056944	NMNH	M	322022	NMNH	H	265300	NMNH	H
134141	NMNH	H	322023	NMNH	M	320418	NMNH	H
134017	NMNH	M	322026	NMNH	M	283583	NMNH	H
134140	NMNH	M	181240	NMNH	M	38.9.7.47	BMNH	H
283300	NMNH	M	201670	NMNH	M	96.12.28.1	BMNH	H
154153	NMNH	M	217094	NMNH	H	45,75	BMNH	M
321988	NMNH	H	257838	NMNH	H	45,79	BMNH	M
321993	NMNH	M	290417	NMNH	H			
<i>Vulpes zerda</i>								
319784	NMNH	H	322045	NMNH	H	322059	NMNH	M
322033	NMNH	H	322046	NMNH	H	322060	NMNH	H
322035	NMNH	H	322047	NMNH	M	342058	NMNH	M

322037	NMNH	M	322049	NMNH	M	342059	NMNH	H
322038	NMNH	H	322050	NMNH	H	253481	NMNH	M
322039	NMNH	H	322051	NMNH	M	350092	NMNH	M
322040	NMNH	M	322052	NMNH	H	671428	BMNH	M
322041	NMNH	H	322054	NMNH	M	36.2.14.7	BMNH	M
322042	NMNH	H	322835	NMNH	M	25.5.12.22	BMNH	H
322043	NMNH	H	322055	NMNH	M	10.6.30.8	BMNH	H
322044	NMNH	M	322058	NMNH	M	3.8.1.2	BMNH	H
<i>Leptocyon vafer</i>								
126	NMNH	?	781	NMNH	?			
<i>Tremarctos ornatus</i>								
210323	NMNH	M	271418	NMNH	M	210324	NMNH	M

Anexo 2. Listado de caracteres utilizados para los análisis filogenéticos. Los datos morfológicos comprenden los caracteres 1 hasta el 124; los ecológicos y comportamentales desde el 125 hasta el 165; los citogenéticos desde el 166 hasta el 178; y los moleculares desde el 179 hasta el 5611. A excepción de los datos moleculares, la codificación de los caracteres aparece descrita (los estados de carácter seguidos de una corta descripción de cada uno); en cada intervalo de datos moleculares, se especifica a qué tipo de gen corresponde y qué marcador es. Cuando el carácter se extrajo tal cual de alguna publicación, la cita aparece marcada con asterisco (*). Si el carácter fue complementado, modificado, computado o propuesto por esta investigación, las citas de las cuales se extrajo la información aparecen entre paréntesis, pero sin asterisco. Cuando los datos o una parte de ellos fueron generados por esta investigación (por ejemplo observaciones directas sobre los especímenes o sobre fotografías de los mismos), se indica con las siglas GEEUN (Grupo de Ecología Evolutiva de la Universidad Nacional de Colombia). En cada carácter se indica qué taxones conformaron el grupo externo, a menos que haya sido tomado tal cual de la fuente (es decir, que tenga asterisco). También se indica si fueron tratados como ordenados o no ordenados. Las siglas representan: AME, *Ailuropoda melanoleuca*; HMA, *Helarctos malayanus*; LGR, *Leptocyon gregorii*; LMA, *Leptocyon matthewii*; LVA, *Leptocyon vafer*; MUR, *Melursus ursinus*; ORO, *Odobenus rosmarus*; TOR, *Tremarctos ornatus*; UAM, *Ursus americanus*; UAR, *Ursus arctos*; UTH, *Ursus thibetanus*.

1. *Tamaño corporal*: 0= Grande (Promedio ponderado mayor que 8,8 Kg.); 1= Mediano (Promedio ponderado entre 2,4 y 8,8 Kg.); 2= Pequeño (Promedio ponderado menor que 2,4 Kg.). GE1: AME, GE2: TOR, GE3: UTH. Ordenado (Almeida Jácomo *et al.* 2004; Angerbjörn *et al.* 2004; de Arruda Bueno *et al.* 2002; Asa & Cossíos 2004; Atkinson & Loveridge 2004; Atwood & Eric M. Gese 2008; Berta 1986; J. Clutton-Brock *et al.* 1976; Coelho *et al.* 2007; Courtenay & Maffei 2004; Dalponte & Courtenay 2004; Dietz 1985; Egoscue 1979; Estes 1991; Fritzell & Haroldson 1982; Fuller & Cypher 2004; Geffen 1994; Geffen & D. W. Macdonald 1993; Geffen *et al.* 1992; Gese & Bekoff 2004; González & Rau 2004; Hazumi 1999; Hersteinsson & D. W. Macdonald 1982; Jhala & Moehlman 2004; Jiménez & McMahon 2004; Jiménez & Novaro 2004; Kamler, Ballard, Gese *et al.* 2004; Kauhala & Saeki 2004; Kitchen *et al.* 2006; Kohlmann *et al.* 2005; Lindsay & Macdonald 1986; List & Cypher 2004; Loveridge & Nel 2004; Lucherini *et al.* 2004; Macdonald &

- Moehlman 1982; Macdonald & Reynolds 2004; Malcom 1986; McGrew 1979; Medel & Jaksic 1988; de Mello & Zuercher 2005; Mendelssohn *et al.* 1987; Moehlman 1986; Moehlman & Hofer 1997; Moehrensclager & Sovada 2004; Muñoz-Durán 2002; Nel & Maas 2004; Nowak 1999; Nowak & Paradiso 1983; Paradiso & Nowak 1972; Peyton 1999; Leite-Pitman & Williams 2004; Poche *et al.* 1987; Poyarkov & Ovsyanikov 2004; Reid & Gong 1999; Roemer *et al.* 2004; Sabato *et al.* 2006; Sam 1999; Schaller & Ginsberg 2004; Sheldon 1992; Sillero-Zubiri 2004; Sillero-Zubiri & Gotelli 1994; Sillero-Zubiri & Gotelli 1995a; Sillero-Zubiri & Gotelli 1995b; Sillero-Zubiri & Macdonald 1997; Sillero-Zubiri & Marino 2004; SSP 2007; Stuart & Stuart 2004; Van Valkenburgh & Wayne 1994; Ward & Wurster-Hill 1990; Wilson & Ruff 1999; Woodroffe *et al.* 2004; Wright 2006; Zuercher *et al.* 2004).
2. *Peso neonatal*: 0= Pequeño (Promedio controlado menor que 0,02155 %); 1= Grande (Promedio controlado mayor que 0,02155 %). GE1: AME, GE2: TOR, GE3: UTH. Ordenado (Angerbjörn *et al.* 2004; Chorn & Hoffmann 1978; Courtenay & Maffei 2004; Durbin *et al.* 2004; Geffen *et al.* 2004; Gese & Bekoff 2004; Gompper & Vanak 2006; Hayssen *et al.* 1993; Jiménez & Novaro 2004; Kauhala & Saeki 2004; Kreeger 2003; Larivière 2002; Macdonald & Reynolds 2004; McGrew 1979; de Mello & Zuercher 2005; Minambiente 2001; Nel & Maas 2004; Nowak 1999; Poyarkov & Ovsyanikov 2004; Veado 2005; Woodroffe *et al.* 2004).
 3. *Dimorfismo sexual*: 0= Alto (Promedio ponderado mayor del 20 %); 1= Medio - alto (Promedio ponderado entre 14 y 20 %); 2= Medio - bajo (Promedio ponderado mayor del 6,5 % y menor del 14 %); 3= Bajo (Promedio ponderado menor del 6,5 %). GE1: AME, GE2: TOR, GE3: UTH. Ordenado (Almeida Jácomo *et al.* 2004; Angerbjörn *et al.* 2004; de Arruda Bueno *et al.* 2002; Asa & Cossios 2004; Atkinson & Loveridge 2004; Atwood & Eric M. Gese 2008; Berta 1986; J. Clutton-Brock *et al.* 1976; Coelho *et al.* 2007; Courtenay & Maffei 2004; Dalponte & Courtenay 2004; Dietz 1985; Egoscue 1979; Estes 1991; Fritzell & Haroldson 1982; Fuller & Cypher 2004; Geffen 1994; Geffen & Macdonald 1993; Geffen *et al.* 1992; Gese & Bekoff 2004; González & Rau 2004; Hazumi 1999; Hersteinsson & Macdonald 1982; Jhala & Moehlman 2004; Jiménez & McMahon 2004; Jiménez & Novaro 2004; Kamler, Ballard, Gese *et al.* 2004; Kauhala & Saeki 2004; Kitchen *et al.* 2006; Kohlmann *et al.* 2005; Lindsay & Macdonald 1986; List & Cypher 2004; Loveridge & Nel 2004; Lucherini *et al.* 2004; Macdonald & Moehlman 1982; Macdonald & Reynolds 2004; Malcom 1986; McGrew 1979; Medel & Jaksic 1988; de Mello & Zuercher 2005; Mendelssohn *et al.* 1987; Moehlman 1986; Moehlman & Hofer 1997; Moehrensclager & Sovada 2004; Muñoz-Durán 2002; Nel & Maas 2004; Nowak 1999; Nowak & Paradiso 1983; Paradiso & Nowak 1972; Peyton 1999; Leite-Pitman & Williams 2004; Poche *et al.* 1987; Poyarkov & Ovsyanikov 2004; Reid & Gong 1999; Roemer *et al.* 2004; Sabato *et al.* 2006; Sam 1999; Schaller & Ginsberg 2004; Sheldon 1992; Sillero-Zubiri 2004; Sillero-Zubiri & Gotelli 1994; Sillero-Zubiri & Gotelli 1995a; Sillero-Zubiri & Gotelli 1995b; Sillero-Zubiri & Macdonald 1997; Sillero-Zubiri & Marino 2004; SSP 2007; Stuart & Stuart 2004; Van Valkenburgh & Wayne 1994;

- Ward & Wurster-Hill 1990; Wilson & Ruff 1999; Woodroffe *et al.* 2004; Wright 2006; Zuercher *et al.* 2004).
4. *Nuca, longitud de vértebra cervical como porcentaje de la longitud combinada de las vértebras torácicas y lumbares:* 0= 34 - 38; 1= 39 - 42; 2= 43 - 47. Ordenado (Clutton-Brock *et al.* 1976 en Zrzavý & Řičánková 2004*).
 5. *Pelvis, ancho como porcentaje de longitud:* 0= 53 - 63; 1= 67 - 77. No ordenado (Clutton-Brock *et al.* 1976 en Zrzavý & Řičánková 2004*).
 6. *Báculo, longitud como porcentaje de longitud condilobasal:* 0= 34 - 41; 1= 43 - 49; 2= 50 - 58. Ordenado (Clutton-Brock *et al.* 1976 en Zrzavý & Řičánková 2004*).
 7. *Cola, longitud como porcentaje de la longitud de cabeza y cuerpo:* 0= Menos de 38; 1= 41 - 59; 2= 60 - 76. GE1: AME, GE2: TOR, GE3: UTH. Ordenado, GEEUN (Clutton-Brock *et al.* 1976 en Zrzavý & Řičánková 2004).
 8. *Bandas Hunter-Shreger en la ultraestructura del esmalte:* 0= Onduladas; 1= Zigzag. No ordenado (Clutton-Brock *et al.* 1976 en Zrzavý & Řičánková 2004*).
 9. *Hipocono M1:* 0= Pequeño, apenas diferenciable del cíngulo lingual; 1= Agrandado. GE1: LGR, GE2: LVA, GE3: LMA. No ordenado, GEEUN (Tedford *et al.* 1995).
 10. *Parastilo M1:* 0= Fuerte; 1= Débil o ausente. GE1: LGR, GE2: LVA, GE3: LMA. No ordenado, GEEUN (Tedford *et al.* 1995).
 11. *Hipoconulo M1:* 0= Presente; 1= Ausente. GE1: LGR, GE2: LVA, GE3: LMA. No ordenado, GEEUN.
 12. *Conformación M1-2:* 0= Ancho con respecto a longitud labial entre 39 y 50 %; 1= Ancho con respecto a longitud labial mayor al 50 %; 2= Ancho con respecto a longitud labial menor al 39 %. GE1: LGR, GE2: LVA, GE3: LMA. No ordenado, GEEUN (Tedford *et al.* 1995).
 13. *Hipoconos M1-2:* 0= No reducidos; 1= Muy reducidos o ausentes. No ordenado (Tedford *et al.* 1995*).
 14. *Paraconos M1-2:* 0= No agrandados; 1= Agrandados con respecto al metacono. GE1: LGR, GE2: LVA, GE3: LMA. No ordenado, GEEUN (Tedford *et al.* 1995).
 15. *Cíngulo bucal M1-2:* 0= No reducido; 1= Reducido o ausente. GE1: LGR, GE2: LVA, GE3: LMA. No ordenado, GEEUN (Tedford *et al.* 1995).
 16. *M2:* 0= Tres raíces; 1= Menos de tres raíces. No ordenado (Tedford *et al.* 1995*).
 17. *M2, máximo ancho como porcentaje de longitud condilobasal:* 0= Más del 53 %; 1= Menos del 53 %. GE1: LGR, GE2: LVA, GE3: LMA. No ordenado, GEEUN (Clutton-Brock *et al.* 1976 en Zrzavý & Řičánková 2004).
 18. *Parastilo M2:* 0= Fuerte; 1= Débil; 2= Ausente. GE1: LGR, GE2: LVA, GE3: LMA. Ordenado, GEEUN (Tedford *et al.* 1995).
 19. *Hipoconulo M2:* 0= Presente; 1= Ausente. GE1: LGR, GE2: LVA, GE3: LMA. No ordenado, GEEUN.
 20. *Número de molares superiores:* 0= Dos; 1= Tres. GE1: LGR, GE2: LVA, GE3: LMA. No ordenado, GEEUN (Tedford *et al.* 1995).
 21. *Conformación de premolares:* 0= Relación de ancho con respecto a la longitud del p4 menor del 50 %; 1= Relación de ancho con respecto a la

- longitud del p4 mayor del 50 %. GE1: LGR, GE2: LVA, GE3: LMA. No ordenado, GEEUN (Tedford et al. 1995).
22. *Cúspides posteriores del P3*: 0= Superficiales o ausentes; 1= Débiles; 2= Moderadas; 3= Fuertes. GE1: LGR, GE2: LVA, GE3: LMA. Ordenado, GEEUN (Tedford et al. 1995).
 23. *Cíngulo anterior del P4*: 0= Fuerte; 1= Reducido o ausente. GE1: LGR, GE2: LVA, GE3: LMA. No ordenado, GEEUN (Tedford et al. 1995).
 24. *Conformación del P4*: 0= Relación del ancho con respecto a la longitud mayor del 50,5 %; 1= Relación del ancho con respecto a la longitud entre 44 y 50,5 %; 2= Relación del ancho con respecto a la longitud menor del 44 %. GE1: LGR, GE2: LVA, GE3: LMA. Ordenado, GEEUN (Tedford et al. 1995).
 25. *P4 (carnasial), longitud como porcentaje de longitud condilobasal*: 0= Más del 9 %; 1= Entre el 9 y 10 %; 2= Más del 10 %. GE1: LGR, GE2: LVA, GE3: LMA. Ordenado, GEEUN (Clutton-Brock et al. 1976 en Zrzavý & Řičánková 2004).
 26. *Protocono del P4*: 0= Fuerte; 1= Reducido o ausente. GE1: LGR, GE2: LVA, GE3: LMA. No ordenado, GEEUN (Tedford et al. 1995).
 27. *Localización relativa del protocono del P4 con relación al borde anterior del paracono*: 0= Anterior; 1= Posterior. GE1: LGR, GE2: LVA, GE3: LMA. No ordenado, GEEUN (Tedford et al. 1995).
 28. *Protocono DP3 desarrollado como una cúspide*: 0= Ausente; 1= Presente. No ordenado (Clutton-Brock et al. 1976 en Zrzavý & Řičánková 2004*).
 29. *Borde posterior del DP4 cóncavo, de manera que el metacono aparece como un lóbulo separado*: 0= Ausente; 1= Presente. No ordenado (Clutton-Brock et al. 1976 en Zrzavý & Řičánková 2004*).
 30. *Carnasiales pequeños con relación a los dientes de la mejilla*: 0= Longitud anteroposterior del P4 con respecto a la sumatoria de las longitudes de P1, P2, P3 y P4 menor a 43 %; 1= Longitud anteroposterior del P4 con respecto a la sumatoria de las longitudes de P1, P2, P3 y P4 mayor a 43 %. GE1: LGR, GE2: LVA, GE3: LMA. No ordenado, GEEUN (Berta 1987 en Zrzavý & Řičánková 2004).
 31. *Tamaño de los caninos*: 0= Altura del canino inferior con respecto a la raíz cuadrada del área basal mayor del 37 %; 1= Altura del canino inferior con respecto a la raíz cuadrada del área basal entre 26,2 y 27 %; 2= Altura del canino inferior con respecto a la raíz cuadrada del área basal menor del 26,2 %. GE1: LGR, GE2: LVA, GE3: LMA. Ordenado, GEEUN (Tedford et al. 1995).
 32. *Conformación de los caninos*: 0= Corona altamente recurvada; 1= Corona moderadamente recurvada. GE1: LGR, GE2: LVA, GE3: LMA. No ordenado, GEEUN (Tedford et al. 1995).
 33. *Caninos pequeños con relación a los dientes de la mejilla*: 0= Ausente; 1= Presente. No ordenado (Berta 1987 en Zrzavý & Řičánková 2004*).
 34. *Altura del C1 como porcentaje de longitud condilobasal*: 0= Menos del 10,5 %; 1= Entre el 10,5 y 11,5 %; 2= Más del 11,5 %. GE1: LGR, GE2: LVA, GE3: LMA. Ordenado, GEEUN (Clutton-Brock et al. 1976 en Zrzavý & Řičánková 2004).
 35. *I3*: 0= Altura del I3 con relación a la altura del I2 mayor al 24,5 %; 1= Altura del I3 con relación a la altura del I2 entre el 20,6 y 24,5 %; 2=

- Altura del I3 con relación a la altura del I2 menor al 26,6 %. GE1: LGR, GE2: LVA, GE3: LMA. Ordenado, GEEUN (Tedford et al. 1995).
36. *Cíngulo posteromedial del I3*: 0= Débil o ausente; 1= Agrandado. GE1: LGR, GE2: LVA, GE3: LMA. No ordenado, GEEUN (Tedford et al. 1995).
 37. *Cúspides mediales de I1-3*: 0= Presente; 1= Cúspide en I3 ausente; 2= Cúspide en I1-2 débil o ausente. No ordenado (Tedford et al. 1995*).
 38. *Diastema de I2-3*: 0= I3 cercano a I2; 1= I3 separado de I2 por un corto diastema. GE1: LGR, GE2: LVA, GE3: LMA. No ordenado, GEEUN (Tedford et al. 1995).
 39. *Crístidas en el entocónido de m1*: 0= Ausente; 1= Presente. GE1: LGR, GE2: LVA, GE3: LMA. No ordenado, GEEUN (Tedford et al. 1995).
 40. *Entocónido del m1*: 0= Reducido; 1= No reducido; 2= Ausente. GE1: LGR, GE2: LVA, GE3: LMA. No ordenado, GEEUN (Tedford et al. 1995).
 41. *Metacónido del m1*: 0= Bien desarrollado; 1= Reducido; 2= Ausente. GE1: LGR, GE2: LVA, GE3: LMA. Ordenado, GEEUN (Tedford et al. 1995).
 42. *Superficie del hipoconúlido en m1*: 0= Ausente; 1= Presente. GE1: LGR, GE2: LVA, GE3: LMA. No ordenado, GEEUN (Tedford et al. 1995).
 43. *Hipoconúlido del m1*: 0= Ausente; 1= Presente. GE1: LGR, GE2: LVA, GE3: LMA. No ordenado, GEEUN.
 44. *Entoconúlido del m1*: 0= Ausente; 1= Presente. GE1: LGR, GE2: LVA, GE3: LMA. No ordenado, GEEUN.
 45. *Protostílido del m1*: 0= Ausente; 1= Presente. GE1: LGR, GE2: LVA, GE3: LMA. No ordenado, GEEUN (Tedford et al. 1995).
 46. *Mesocónido del m1*: 0= Ausente; 1= Presente. GE1: LGR, GE2: LVA, GE3: LMA. No ordenado, GEEUN.
 47. *Entocónido del m2*: 0= Reducido; 1= No reducido; 2= Ausente. GE1: LGR, GE2: LVA, GE3: LMA. No ordenado, GEEUN (Tedford et al. 1995).
 48. *Metacónido del m2*: 0= Bien desarrollado; 1= Reducido. GE1: LGR, GE2: LVA, GE3: LMA. No ordenado, GEEUN (Tedford et al. 1995).
 49. *Protostílido del m2*: 0= Ausente; 1= Presente. GE1: LGR, GE2: LVA, GE3: LMA. No ordenado, GEEUN (Tedford et al. 1995).
 50. *m2 con marcada paracrístida*: 0= Ausente; 1= Presente. No ordenado (Clutton-Brock et al. 1976 en Zrzavý & Řičánková 2004*).
 51. *Cíngulo antero-bucal del m2*: 0= Pequeño; 1= Grande. No ordenado (Tedford et al. 1995*).
 52. *Número de molares inferiores*: 0= 3; 1= 2; 2= 4. GE1: AME, GE2: TOR, GE3: UTH. No ordenado, GEEUN (Tedford et al. 1995).
 53. *Ramus horizontal*: 0= Altura del dentario a nivel del m1 con relación a la longitud del dentario entre 14 y 16 %; 1= Altura del dentario a nivel del m1 con relación a la longitud del dentario menor a 14 %; 2= Altura del dentario a nivel del m1 con relación a la longitud del dentario mayor a 16 %. GE1: LGR, GE2: LVA, GE3: LMA. No ordenado, GEEUN (Tedford et al. 1995).
 54. *Cúspides posteriores en p2-3*: 0= Presentes; 1= Débiles o ausentes. GE1: LGR, GE2: LVA, GE3: LMA. No ordenado, GEEUN (Tedford et al. 1995).
 55. *Cúspide posterior secundaria en p4*: 0= Ausente; 1= Presente. GE1: LGR, GE2: LVA, GE3: LMA. No ordenado, GEEUN (Tedford et al. 1995).

56. *Cúspides anteriores en p2-3*: 0= Ausentes; 1= Presentes. GE1: LGR, GE2: LVA, GE3: LMA. No ordenado, GEEUN (Tedford et al. 1995).
57. *Cúspide anterior en p4*: 0= Débil; 1= Ausente; 2= Fuerte. GE1: LGR, GE2: LVA, GE3: LMA. No ordenado, GEEUN (Tedford et al. 1995).
58. *Posición de p2*: 0= No aislado; 1= Aislado por un diastema relativamente más grande que otros premolares. GE1: LGR, GE2: LVA, GE3: LMA. No ordenado, GEEUN (Tedford et al. 1995).
59. *Altura de corona en los premolares*: 0= Corona baja; 1= Corona alta. No ordenado (Tedford et al. 1995*).
60. *Premolares posteriores*: 0= Distancia entre el borde anterior del p1 y el borde posterior del p4 con relación a la sumatoria de las longitudes de los premolares inferiores entre 9,6 y 12,7 %; 1= Distancia entre el borde anterior del p1 y el borde posterior del p4 con relación a la sumatoria de las longitudes de los premolares inferiores menor a 9,6 %; 2= Distancia entre el borde anterior del p1 y el borde posterior del p4 con relación a la sumatoria de las longitudes de los premolares inferiores mayor a 12,7 %. GE1: LGR, GE2: LVA, GE3: LMA. No ordenado, GEEUN (Tedford et al. 1995).
61. *Premaxila, longitud anterior del palatino como porcentaje de la amplitud del rostro*: 0= 61-82; 1= 83-98; 2= 115-124. Ordenado (Clutton-Brock et al. en Zrzavý & Řičánková 2004*).
62. *Rostro, amplitud como porcentaje de la longitud del palatal*: 0= Menos del 38 %; 1= Más del 38 %. GE1: LGR, GE2: LVA, GE3: LMA. No ordenado, GEEUN (Clutton-Brock et al. 1976 en Zrzavý & Řičánková 2004).
63. *Rostro, amplitud como porcentaje de la amplitud del palatal*: 0= Menos del 73 %; 1= Más del 73 %. GE1: LGR, GE2: LVA, GE3: LMA. No ordenado, GEEUN (Clutton-Brock et al. 1976 en Zrzavý & Řičánková 2004).
64. *Longitud del paladar*: 0= Se extiende posteriormente hasta, o justo antes del fin de la línea dental; 1= Se extiende más allá de la línea dental. GE1: LGR, GE2: LVA, GE3: LMA. No ordenado, GEEUN (Tedford et al. 1995).
65. *Amplitud del paladar*: 0= Longitud entre los puntos medios de P4 y M1 izquierdo y derecho con relación a la longitud del palatal menor a 50 %; 1= Longitud entre los puntos medios de P4 y M1 izquierdo y derecho con relación a la longitud del palatal mayor a 50 %. GE1: LGR, GE2: LVA, GE3: LMA. No ordenado, GEEUN (Tedford et al. 1995).
66. *Longitud del nasal*: 0= Largo, usualmente extendiéndose posteriormente más allá de la sutura entre el frontal y el maxilar; 1= Corto, rara vez se extiende a nivel de la posición más posterior de la sutura entre el frontal y el maxilar. GE1: LGR, GE2: LVA, GE3: LMA. No ordenado, GEEUN (Tedford et al. 1995).
67. *Seno frontal*: 0= Ausente, presencia de una depresión sobre la superficie dorsal del proceso postorbital; 1= Presente, carece de una depresión sobre la superficie dorsal del proceso postorbital 2= Presente, grande, penetra el proceso postorbital y se expande posteriormente hacia la sutura entre el frontal y el parietal. No ordenado (Tedford et al. 1995*).
68. *Proceso orbital del yugal*: 0= Se extiende anteriormente hacia el borde del orbital, en amplio contacto con el lacrimal; 1= Carece de extensión

- hacia el borde anterior del orbital, no hay contacto con el lacrimal. No ordenado (Tedford et al. 1995*).
69. *Curvatura ventral del arco zigomático*: 0= Regularmente arqueado; 1= Irregularmente arqueado. GE1: LGR, GE2: LVA, GE3: LMA. No ordenado, GEEUN (Tedford et al. 1995).
 70. *Amplitud del zigomático como porcentaje de la longitud condilobasal*: 0= Menos del 59 %; 1= Más del 59 %. GE1: LGR, GE2: LVA, GE3: LMA. No ordenado, GEEUN (Clutton-Brock et al. 1976 en Zrzavý & Řičánková 2004).
 71. *Zigoma, parte orbital*: 0= Presencia de una marca lateral y eversión del borde dorsal; 1= Carencia de marca lateral y borde dorsal engrosado. No ordenado (Tedford et al. 1995*).
 72. *Cicatrices de músculo masetero medial*: 0= Amplitud estrecha y uniforme sobre el arco zigomático y sobre la superficie lateral del proceso angular; 1= Amplias sobre el arco zigomático y agrandadas sobre la mandíbula. No ordenado (Tedford et al. 1995*).
 73. *Rugosidad de huesos parietales*: 0= Lisos; 1= Rugosos; 2= Distintivamente rugoso. Ordenado (Clutton-Brock et al. 1976 en Zrzavý & Řičánková 2004*).
 74. *Foramen postparietal*: 0= Presente; 1= Ausente. No ordenado (Tedford et al. 1995*).
 75. *Proceso mastoide*: 0= Pequeño; 1= Agrandado. GE1: LGR, GE2: LVA, GE3: LMA. No ordenado, GEEUN (Tedford et al. 1995).
 76. *Orientación del proceso paraoccipital*: 0= Postero - ventral; 1= Ventral. GE1: LGR, GE2: LVA, GE3: LMA. No ordenado, GEEUN (Tedford et al. 1995).
 77. *Desarrollo del proceso paraoccipital*: 0= Fuerte; 1= Débil. GE1: LGR, GE2: LVA, GE3: LMA. No ordenado, GEEUN (Tedford et al. 1995).
 78. *Amplitud del proceso paraoccipital*: 0= Mediolateralmente estrecho; 1= Amplio, estrechamente apresado a la bula, punta suelta corta volteada lateralmente, rara vez se extiende más abajo del proceso corporal. No ordenado (Tedford et al. 1995*).
 79. *Escudo supraoccipital*: 0= Rectangular o en forma de abanico en vista posterior; 1= Conformación triangular. GE1: LGR, GE2: LVA, GE3: LMA. No ordenado, GEEUN (Tedford et al. 1995).
 80. *Bula, longitud máxima como porcentaje de longitud condilobasal*: 0= 12-14; 1= 15-17; 2= 18-20; 3= 26. Ordenado (Clutton-Brock et al. 1976 en Zrzavý & Řičánková 2004*).
 81. *Proceso coronoides*: 0= Altura del proceso coronoide con relación a la longitud del dentario menor a 36 %; 1= Altura del proceso coronoide con relación a la longitud del dentario entre 36 y 40 % 2= Altura del proceso coronoide con relación a la longitud del dentario mayor a 40 %. GE1: LGR, GE2: LVA, GE3: LMA. Ordenado, GEEUN (Tedford et al. 1995).
 82. *Cóndilo mandibular por encima de nivel del borde alveolar de los dientes de la mejilla*: 0= Ausente; 1= Presente. No ordenado (Berta 1987 en Zrzavý & Řičánková 2004*).
 83. *Proceso angular*: 0= Delgado; 1= Profundo. GE1: LGR, GE2: LVA, GE3: LMA. No ordenado, GEEUN (Tedford et al. 1995).
 84. *Fosa pterigoidea inferior*: 0= No expandida; 1= Expandida. GE1: LGR, GE2: LVA, GE3: LMA. No ordenado (Tedford et al. 1995).

85. *Proceso angular, fosa superior*: 0= No expandido; 1= Expandido con fosa grande para la rama superior del músculo pterigoideo. No ordenado (Tedford et al. 1995*).
86. *Lóbulo subangular de la mandíbula*: 0= Ausente; 1= Presente. No ordenado (Tedford et al. 1995*).
87. *Metatarso I*: 0= No reducido; 1= Reducido a un rudimento proximal. No ordenado (Tedford et al. 1995*).
88. *Foramen entepicondilar del húmero*: 0= Presente; 1= Ausente. No ordenado (Tedford et al. 1995*).
89. *Primer dígito de pie frontal*: 0= Presente; 1= Vestigial o ausente. No ordenado (Tedford et al. 1995*).
90. *Longitud de extremidades anteriores con respecto a las posteriores*: 0= Cortas, relación de radio con respecto a tibia menor a 90 %; 1= Largas, relación de radio con respecto a tibia mayor a 90 %. No ordenado (Tedford et al. 1995*).
91. *Elongación de extremidades anteriores (húmero + radio)*: 0= No: Considerablemente más cortas que el 50 % de la longitud cabeza - cuerpo; 1= Sí: Más que el 50 % de la longitud cabeza - cuerpo. No ordenado (Tedford et al. 1995*).
92. *Acortamiento de las extremidades anteriores (húmero + radio)*: 0= No: Más largo que el 30 % de la longitud cabeza - cuerpo; 1= Sí: Menos que el 30 % de la longitud cabeza - cuerpo. No ordenado (Tedford et al. 1995*).
93. *Extremidades anteriores, longitud como porcentaje de la longitud de la espina corporal (vértebras cervicales a lumbares)*: 0= 52-62; 1= 63-71; 2= 92. Ordenado (Clutton-Brock et al. 1976 en Zrzavý & Řičánková 2004*).
94. *Extremidades posteriores, longitud como porcentaje de la longitud de la espina corporal (vértebras cervicales a lumbares)*: 0= 58-70; 1= 73-83; 2= 103. Ordenado (Clutton-Brock et al. 1976 en Zrzavý & Řičánková 2004*).
95. *Fémur, longitud como porcentaje de la longitud de la tibia*: 0= 80-89; 1= 93-97; 2= 100-108. Ordenado (Clutton-Brock et al. 1976 en Zrzavý & Řičánková 2004*).
96. *Fémur, mínima anchura de diáfisis como porcentaje de longitud*: 0= 6; 1= 7; 2= 8. Ordenado (Clutton-Brock et al. 1976 en Zrzavý & Řičánková 2004*).
97. *Cociente de digitigradilidad*: 0= Longitud del metatarso III con relación a la longitud del fémur menor a 44 %; 1= Longitud del metatarso III con relación a la longitud del fémur entre 44 y 46%; 2= Longitud del metatarso III con relación a la longitud del fémur mayor a 46%. GE1: AME, GE2: TOR, GE3: UTH. Ordenado (Polly 2010).
98. *Cociente de engranaje del calcáneo*: 0= Longitud del calcáneo distal con relación a la longitud del calcáneo proximal menor a 47 %; 1= Longitud del calcáneo distal con relación a la longitud del calcáneo proximal entre 47 y 55%; 2= Longitud del calcáneo distal con relación a la longitud del calcáneo proximal mayor a 55%. GE1: AME, GE2: TOR, GE3: UTH. Ordenado (Polly 2010).
99. *Cociente de engranaje sustentacular*: 0= Longitud de la faceta sustentacular con relación a la longitud del calcáneo menor a 25 %; 1=

- Longitud de la faceta sustentacular con relación a la longitud del calcáneo entre 25 y 28%; 2= Longitud de la faceta sustentacular con relación a la longitud del calcáneo mayor a 28%. GE1: AME, GE2: TOR, GE3: UTH. Ordenado (Polly 2010).
- 100.** *Cociente de encefalización:* 0= Raíz cúbica del volumen craneal con relación a la longitud condilobasal menor a 14 %; 1= Raíz cúbica del volumen craneal con relación a la longitud condilobasal mayor a 14 %. GE1: AME, GE2: TOR, GE3: UTH. No ordenado, GEEUN (Gittleman 1986a; Gittleman 1986b; Gittleman 1991).
- 101.** *LogEQ:* 0= Más de lo esperado (positivo); 1= Menos de lo esperado (negativo). GE1: AME, GE2: TOR, GE3: UTH. No ordenado, GEEUN (Finarelli & Flynn 2007; Gittleman 1986a; Gittleman 1986b; Gittleman 1991).
- 102.** *Relación del neocórtex con respecto al resto del cerebro (volumen cerebral total menos volumen del neocórtex):* 0= 1,22-1,31; 1= 1,40-1,62; 2= 1,66-1,83. Ordenado (Dunbar & Bever 1998 en Zrzavý & Řičánková 2004*).
- 103.** *Formación del córtex medial hacia el surco coronario:* 0= Acorazonado; 1= Pentagonal; 2= Paréntesis; 3= Ortogonal. No ordenado (Lyras & Van der Geer 2003).
- 104.** *Formación del giro proreano:* 0= Alopecoide; 1= Tooide. No ordenado (Lyras & Van der Geer 2003).
- 105.** *Pupila del ojo:* 0= Elíptica; 1= Circular. No ordenado (Nowak 1999 en Zrzavý & Řičánková 2004*).
- 106.** *Meato auditivo externo muy corto y de pequeño diámetro:* 0= Ausente; 1= Presente. No ordenado (Berta 1987 en Zrzavý & Řičánková 2004*).
- 107.** *Orejas, longitud como porcentaje de la longitud de cabeza y cuerpo:* 0= 7-13; 1= 14-18; 2= 20-25. Ordenado (Clutton-Brock et al. 1976 en Zrzavý & Řičánková 2004*).
- 108.** *Formación de pina de la oreja:* 0= Puntiguda; 1= Redondeada. No ordenado (Clutton-Brock et al. 1976 en Zrzavý & Řičánková 2004*).
- 109.** *Pina de la oreja:* 0= Clara; 1= Oscura. No ordenado (Clutton-Brock et al. 1976 en Zrzavý & Řičánková 2004*).
- 110.** *Borde oscuro en pina de la oreja:* 0= Ausente; 1= Presente. No ordenado (Clutton-Brock et al. 1976 en Zrzavý & Řičánková 2004*).
- 111.** *Formación del ciego:* 0= Derecho; 1= Casi derecho; 2= Circunvolucionado. Ordenado (Berta 1987 en Zrzavý & Řičánková 2004*).
- 112.** *Número de mamas:* 0= Menos de 4; 1= 4; 2= Más de 4. GE1: AME, GE2: TOR, GE3: UTH. Ordenado, GEEUN (Asa et al. 2004; Cuzin & Lenain 2004; Durbin et al. 2004; Jhala & Moehlman 2004; Johnsingh & Jhala 2004; McGrew 1979; Roemer et al. 2004; Sillero-Zubiri 2004; Sillero-Zubiri & Gotelli 1994; Stuart & Stuart 2004; Woodroffe et al. 2004).
- 113.** *Rostro contrastante:* 0= Ausente; 1= Presente. No ordenado (Ortolani & Caro 1996 en Zrzavý & Řičánková 2004*).
- 114.** *Vibras del hocico, longitud y grosor:* 0= Baja; 1= Media; 2= Alta. Ordenado (Clutton-Brock et al. 1976 en Zrzavý & Řičánková 2004*).

115. *Nuca y espalda*: 0= Sin cresta; 1= Cresta; 2= Crin. Ordenado (Clutton-Brock *et al.* 1976 en Zrzavý & Řičánková 2004*).
116. *Banda longitudinal oscura en la espalda*: 0= Ausente; 1= Franja estrecha; 2= Franja amplia; 3= De ensilladura. No ordenado (Clutton-Brock *et al.* 1976 en Zrzavý & Řičánková 2004*).
117. *Aspereza de los pelos de cubierta*: 0= Suaves; 1= Medios; 2= Ásperos. Ordenado (Clutton-Brock *et al.* 1976 en Zrzavý & Řičánková 2004*).
118. *Pelos de cubierta dorsales, longitud con relación al tamaño corporal*: 0= Cortos; 1= Medios; 2= Largos. Ordenado (Clutton-Brock *et al.* 1976 en Zrzavý & Řičánková 2004*).
119. *Bandeado de los pelos de cubierta dorsales (agutí)*: 0= Presente; Ausente. No ordenado (Clutton-Brock *et al.* 1976 en Zrzavý & Řičánková 2004*).
120. *Densidad del pelo de borra*: 0= Baja; 1= Media; 2= Alta. Ordenado (Clutton-Brock *et al.* 1976 en Zrzavý & Řičánková 2004*).
121. *Espesor de la cola*: 0= Bajo; 1= Medio; 2= Alto. Ordenado (Clutton-Brock *et al.* 1976 en Zrzavý & Řičánková 2004*).
122. *Parche oscuro en la superficie dorsal de la cola*: 0= Ausente; 1= Corto; 2= Largo. Ordenado (Clutton-Brock *et al.* 1976 en Zrzavý & Řičánková 2004*).
123. *Punta de la cola*: 0= Blanca; 1= Igual que el resto de la cola; 2= Negra. No ordenado (Clutton-Brock *et al.* 1976 en Zrzavý & Řičánková 2004*).
124. *Piel oscuramente pigmentada*: 0= Clara; 1= Media; 2= Oscura. Ordenado (Clutton-Brock *et al.* 1976 en Zrzavý & Řičánková 2004*).
125. *Ciclo estral*: 0= Monoestral; 1= Poliestral. GE1: AME, GE2: TOR, GE3: UTH. No ordenado (Angerbjörn *et al.* 2004; Asa & Cossíos 2004; Asa *et al.* 2007; Atkinson & Loveridge 2004; Courtenay & Maffei 2004; Cuzin & Lenain 2004; Dalponte & Courtenay 2004; Dietz 1985; Durbin *et al.* 2004; Estes 1991; Fuller & Cypher 2004; Geffen 1994; Geffen *et al.* 2004; Gese & Bekoff 2004; Gittleman 1986b; González & Rau 2004; Jhala & Moehlman 2004; Jiménez & McMahon 2004; Jiménez & Novaro 2004; Johnsingh & Jhala 2004; Kilgore 1969; Larivière 2002; List & Cypher 2004; Lucherini *et al.* 2004; D. W. Macdonald 1979; McGrew 1979; Mech & Boitani 2004; Medel & Jaksic 1988; Moehlman & Hofer 1997; Nel & Maas 2004; Nowak 1999; Nowak & Paradiso 1983; Peyton 1999; Leite-Pitman & Williams 2004; Porton *et al.* 1987; Poyarkov & Ovsyanikov 2004; Reid & Gong 1999; Rodden *et al.* 2004; Roemer *et al.* 2004; Schaller & Ginsberg 2004; Sheldon 1992; Sillero-Zubiri & Gotelli 1994; Sillero-Zubiri & Marino 2004; SSP 2007; Wilson & Ruff 1999; Zuercher *et al.* 2004).
126. *Tiempo de gestación*: 0= Mayor que 65 días; 1= Mayor que 59 días y menor que 65 días; 2= Menor que 59 días. GE1: AME, GE2: TOR, GE3: UTH. Ordenado (Asa *et al.* 2004; Audet *et al.* 2002; Bandeira de Melo *et al.* 2007; Berta 1982; Boitani 2000; Brady 1978; Clark 2005; Courtenay & Maffei 2004; Chorn & Hoffmann 1978; Dalponte & Courtenay 2004; Dekker 1968; Dietz 1985; Durbin *et al.* 2004; Estes 1991; Fuller & Cypher 2004; Geffen 1994; Geffen *et al.* 1996; Geffen *et al.* 2004; Gese & Bekoff 2004; Gittleman 1986b; Gompper & Vanak

- 2006; González & Rau 2004; Jhala & Moehlman 2004; Johnsingh & Jhala 2004; Kauhala & Saeki 2004; Larivière & Seddon 2001; List & Cypher 2004; Lucherini *et al.* 2004; Macdonald & Reynolds 2004; McGrew 1979; McNay *et al.* 2006; Mech & Boitani 2004; Medel & Jaksic 1988; de Mello & Zuercher 2005; Moehlman & Hofer 1997; Moehrensclager & Sovada 2004; Morris & Jarvis 1959; Naaktgeboren 1968; Nel & Maas 2004; Nowak 1999; Nowak & Paradiso 1983; Peyton 1999; Poyarkov & Ovsyanikov 2004; Rodden *et al.* 2004; Sam 1999; Sheldon 1992; Sillero-Zubiri 2004; Sillero-Zubiri & Gotelli 1994; Sillero-Zubiri & Macdonald 1997; Sillero-Zubiri & Marino 2004; SSP 2007; Veado 2005; Wilson & Ruff 1999; Zuercher *et al.* 2004).
- 127.** *Tamaño de la camada:* 0= Menor que 6; 1= Mayor que 6. GE1: AME, GE2: TOR, GE3: UTH. No ordenado (Admasu *et al.* 2004; Atwood & Gese 2008; Ausband & Foresman 2007; Boitani 2000; Brand & Cullen 1967; Clark 2005; Courtenay *et al.* 2006; Courtenay & Maffei 2004; Chestin & Yudin 1999; Chorn & Hoffmann 1978; Dalponte & Courtenay 2004; Egoscue 1979; Estes 1991; Fritzell & Haroldson 1982; Geffen 1994; Geffen *et al.* 1996; Geffen *et al.* 2004; Gese *et al.* 1996; Gittleman 1986b; Gompper & Vanak 2006; González & Rau 2004; Haight *et al.* 2004; Jiménez & McMahon 2004; Jiménez & Novaro 2004; Kelly *et al.* 2004; Kohlmann *et al.* 2005; Larivière & Pasitschniak-Arts 1996; Larivière & Seddon 2001; Leite-Pitman & Williams 2004; List & Cypher 2004; Lucherini *et al.* 2004; McGrew 1979; McNay *et al.* 2006; Medel & Jaksic 1988; Moehlman & Hofer 1997; Nel & Maas 2004; Novaro 1997; Nowak 1999; Nowak & Paradiso 1983; Peyton 1999; Porton *et al.* 1987; Reid & Gong 1999; Rodden *et al.* 2004; Schaller & Ginsberg 2004; Sheldon 1992; Sillero-Zubiri 2004; Sillero-Zubiri & Marino 2004; Stuart & Stuart 2004; Wilson & Ruff 1999; Wright 2006; Zuercher *et al.* 2004).
- 128.** *Tiempo de lactancia:* 0= Mayor a 10 semanas; 1= Menor a 10 semanas. GE1: AME, GE2: UAM, GE3: UAR. No ordenado (Angerbjörn *et al.* 2004; Brady 1978; Courtenay & Maffei 2004; Dalponte 2009; Durbin *et al.* 2004; Fuller & Cypher 2004; Geffen *et al.* 2004; Gese & Bekoff 2004; Gittleman 1986b; Gompper & Vanak 2006; González & Rau 2004; Hayssen *et al.* 1993; Jhala & Moehlman 2004; Jiménez & McMahon 2004; Kauhala & Saeki 2004; Kilgore 1969; List & Cypher 2004; Loveridge & Nel 2004; Lucherini & Luengos Vidal 2008; Macdonald & Reynolds 2004; Mech & Boitani 2004; Moehrensclager & Sovada 2004; Nel & Maas 2004; Novaro 1997; Nowak 1999; Reid & Gong 1999; Rodden *et al.* 2004; Roemer *et al.* 2004; Sillero-Zubiri 2004; Sillero-Zubiri & Marino 2004; Small 1962; Stuart & Stuart 2004; Woodroffe *et al.* 2004; Zuercher *et al.* 2004).
- 129.** *Edad de dispersión:* 0= Mayor a 10 meses; 1= Menor a 10 meses. GE1: AME, GE2: TOR, GE3: UTH. No ordenado (Angerbjörn *et al.* 2004; Brady 1978; Courtenay & Maffei 2004; Dalponte 2009; Durbin *et al.* 2004; Fuller & Cypher 2004; Geffen *et al.* 2004; Gese & Bekoff 2004; Gittleman 1986b; Gompper & Vanak 2006; González & Rau 2004; Hayssen *et al.* 1993; Jhala & Moehlman 2004; Jiménez & McMahon 2004; Kauhala & Saeki 2004; Kilgore 1969; List & Cypher 2004; Loveridge & Nel 2004; Lucherini & Luengos Vidal 2008; Macdonald & Reynolds 2004; Mech & Boitani 2004; Moehrensclager & Sovada 2004;

- Nel & Maas 2004; Novaro 1997; Nowak 1999; Reid & Gong 1999; Rodden *et al.* 2004; Roemer *et al.* 2004; Sillero-Zubiri 2004; Sillero-Zubiri & Marino 2004; Small 1962; Stuart & Stuart 2004; Woodroffe *et al.* 2004; Zuercher *et al.* 2004).
- 130.** *Edad de erupción dental:* 0= 7-11 días; 1= 12-15 días; 2= Más de 21 días. Ordenado (Moehlman & Hofer 1997 en Zrzavý & Řičánková 2004*).
- 131.** *Edad de ingestión de primeros sólidos:* 0= 17-21 días; 1= 24-28 días; 2= Más de 32-40 días. Ordenado (Moehlman & Hofer 1997 en Zrzavý & Řičánková 2004*).
- 132.** *Edad para alcanzar peso corporal adulto:* 0= 90-190 días; 1= Más de 200 días. No ordenado (Moehlman & Hofer 1997 en Zrzavý & Řičánková 2004*).
- 133.** *Edad de madurez sexual:* 0= Mayor a 12 meses; 1= Menor o igual a 12 y mayor a 10 meses; 2= Menor o igual a 10 meses. GE1: AME, GE2: TOR, GE3: UTH. Ordenado (Angerbjörn *et al.* 2004; Asa *et al.* 2004; Bekoff 1977a; Berta 1982; Clark 2005; Courtenay *et al.* 2006; Courtenay & Maffei 2004; Cuzin & Lenain 2004; Chestin & Yudin 1999; Durbin *et al.* 2004; Estes 1991; Fritzell & Haroldson 1982; Fuller & Cypher 2004; Geffen 1994; Gittleman 1986b; González & Rau 2004; Jiménez & Novaro 2004; Kauhala & Saeki 2004; Kelly *et al.* 2004; Larivière 2002; Loveridge & Nel 2004; Lucherini *et al.* 2004; Macdonald & Reynolds 2004; Medel & Jaksic 1988; Moehlman & Hofer 1997; Nel & Maas 2004; Nowak 1999; Nowak & Paradiso 1983; Peyton 1999; Poyarkov & Ovsyanikov 2004; Reid & Gong 1999; Rodden *et al.* 2004; Sheldon 1992; Sillero-Zubiri & Gotelli 1994; Sillero-Zubiri & Macdonald 1997; Sillero-Zubiri & Marino 2004; de Villiers *et al.* 1997; Wilson & Ruff 1999; Woodroffe *et al.* 2004; Zuercher *et al.* 2004).
- 134.** *Apertura de ojos:* 0= Menos de 11 días; 1= Más de 11 días. GE1: AME, GE2: TOR, GE3: UTH. No ordenado (Audet *et al.* 2002; Brady 1978; Chorn & Hoffmann 1978; Dekker 1968; Dietz 1985; Gese & Bekoff 2004; Jhala & Moehlman 2004; Kilgore 1969; Larivière 2002; Mech 1974; de Mello & Zuercher 2005; Moehlman & Hofer 1997; Moehrenschrager & Sovada 2004; Nowak 1999; Poyarkov & Ovsyanikov 2004; Sosnovskii 1967; Walton & Joly 2003; Ward & Wurster-Hill 1990; Wilson & Ruff 1999).
- 135.** *Duración del estro:* 0= Más de 8 días; 1= Menos de 8 días. GE1: AME, GE2: TOR, GE3: UAR. No ordenado (Asa & Valdespino 1998; Bekoff 1977a; Boitani 2000; Brady 1978; Cade 1967; Chorn & Hoffmann 1978; Gese & Bekoff 2004; Hayssen *et al.* 1993; Larivière 2002; Larivière & Pasitschniak-Arts 1996; Macdonald & Reynolds 2004; McNay *et al.* 2006; Mech 1974; de Mello & Zuercher 2005; Novaro 1997; Nowak 1999; Pasitschniak-Arts 1993; Reid & Gong 1999; Rodden *et al.* 2004; da Silveira 1968; Sillero-Zubiri & Gotelli 1994; SSP 2007; Ward & Wurster-Hill 1990; Wilson & Ruff 1999).
- 136.** *Expectativa de vida:* 0= Igual o mayor a 13 años; 1= Menor a 13 años. GE1: UAM, GE2: TOR, GE3: UTH. No ordenado (Audet *et al.* 2002; Clark 2005; Courtenay & Maffei 2004; Cuzin & Lenain 2004; Cheida *et al.* 2006; Fritzell & Haroldson 1982; Gese & Bekoff 2004; Gittleman 1986b; Gompper & Vanak 2006; Jhala & Moehlman 2004;

Johnsingh & Jhala 2004; Kauhala & Saeki 2004; Kelly *et al.* 2004; Larivière 2001; Larivière & Pasitschniak-Arts 1996; Larivière & Seddon 2001; Leite-Pitman & Williams 2004; List & Cypher 2004; Loveridge & Nel 2004; Macdonald & Reynolds 2004; McGrew 1979; Moehlman & Hofer 1997; Moehrensclager & Sovada 2004; Nowak 1999; Nowak & Paradiso 1983; Poyarkov & Ovsyanikov 2004; Sheldon 1992; Sillero-Zubiri 2004; Sillero-Zubiri & Marino 2004; Sosnovskii 1967; Stuart & Stuart 2004; Woodroffe *et al.* 2004; Zuercher *et al.* 2004).

137. *Tolerancia de hábitat:* 0= Estenotípico; 1= Euritípico. GE1: AME, GE2: TOR, GE3: UTH. No ordenado (Almeida Jácomo *et al.* 2004; Angerbjörn *et al.* 2004; de Arruda Bueno *et al.* 2002; Asa & Cossíos 2004; Asa *et al.* 2004; Atkinson & Loveridge 2004; Atwood & Gese 2008; Ausband & Foresman 2007; Bandeira de Melo *et al.* 2007; Bekoff *et al.* 1984; Boitani 2000; Carmichael *et al.* 2007; Coelho *et al.* 2007; Cornejo Farfán & Jimenez Milón 2001; Courtenay *et al.* 2006; Courtenay & Maffei 2004; Cuzin & Lenain 2004; Drygala *et al.* 2008; Durbin *et al.* 2004; Elgueta *et al.* 2007; Estes 1991; Fritzell & Haroldson 1982; García & Kittlein 2005; Geffen *et al.* 2004; Gerrard *et al.* 2001; Gese & Bekoff 2004; Gese *et al.* 1996; Gittleman 1986b; Gompper & Vanak 2006; González & Rau 2004; Iyengar *et al.* 2005; Jhala & Moehlman 2004; Jiménez & McMahon 2004; Jiménez & Novaro 2004; Johnsingh & Jhala 2004; Kamler, Ballard, Lemons *et al.* 2004; Kauhala & Saeki 2004; Kaunda & Skinner 2003; Kelly *et al.* 2004; Leite-Pitman & Williams 2004; List & Cypher 2004; Loveridge & Nel 2004; Loveridge & Macdonald 2003; Lucherini *et al.* 2004; Macdonald & Reynolds 2004; McNay *et al.* 2006; Mech & Boitani 2004; de Mello & Zuercher 2005; Moehrensclager & Sovada 2004; Nowak 1999; Paradiso & Nowak 1972; Peyton 1999; Poyarkov & Ovsyanikov 2004; Prevosti & Lamas 2006; Reid & Gong 1999; Rodden *et al.* 2004; Roemer *et al.* 2004; Sabato *et al.* 2006; Sands & Creel 2004; Schaller & Ginsberg 2004; Sidorovich *et al.* 2006; Sidorovich *et al.* 2007; Sillero-Zubiri & Macdonald 1997; Sillero-Zubiri & Marino 2004; Small 1962; Smith *et al.* 2003; Stuart & Stuart 2004; Vieira & Port 2007; Wilson & Ruff 1999; Woodroffe *et al.* 2004; Yahnke *et al.* 1996; Zuercher *et al.* 2004).

138. *Alimentación:* 0= Omnívora; 1= Insectívora; 2= Carnívora; 3= Hiper-carnívora; 4= Herbívora. GE1: AME, GE2: TOR, GE3: UTH. No ordenado (Admasu *et al.* 2004; Almeida Jácomo *et al.* 2004; Álvarez-Castañeda & González-Quintero 2005; Andrews & Evans 1983; Angerbjörn *et al.* 2004; Aragona & Setz 2001; de Arruda Bueno *et al.* 2002; Asa & Cossíos 2004; Asa *et al.* 2004; Atkinson & Loveridge 2004; Atkinson *et al.* 2002; Bekoff *et al.* 1984; Berta 1982; Berta 1986; Berta 1987; Boitani 2000; Chorn & Hoffmann 1978; Clark 2005; J. Clutton-Brock *et al.* 1976; Courtenay *et al.* 2006; Courtenay & Maffei 2004; Dalponte & Courtenay 2004; Dalponte 1997; DeVault *et al.* 2003; Dietz 1985; Drygala *et al.* 2008; Egoscue 1979; Elgueta *et al.* 2007; Elmhagen *et al.* 2000; Estes 1991; Fritzell & Haroldson 1982; Fuller & Cypher 2004; Geffen 1994; Geffen *et al.* 1993; Geffen *et al.* 2004; Geffen & Macdonald 1992; Geffen & Macdonald 1993; Gese & Bekoff 2004; Gese & Ruff 1997; Gese *et al.* 1996; Gittleman 1986b; Gompper & Vanak 2006; González & Rau 2004; Iyengar *et al.* 2005; Jhala & Moehlman 2004;

Jiménez 2007; Jiménez et al. 1991; Jiménez & McMahon 2004; Jiménez & Novaro 2004; Johnsingh & Jhala 2004; Kamler, Ballard, Gese *et al.* 2004; Kamler, Ballard, Lemons *et al.* 2004; Kauhala *et al.* 2007; Kauhala & Saeki 2004; Kaunda & Skinner 2003; Kelly *et al.* 2004; Kohlmann *et al.* 2005; Krofel 2008; Leite-Pitman & Williams 2004; León-Lobos & Kalin-Arroyo 1994; Lindsay & D. W. Macdonald 1986; Loveridge & Nel 2004; Loveridge & D. W. Macdonald 2003; Lucherini *et al.* 2004; Martínez *et al.* 1993; Martínez & Cadena 2000; Mech & Boitani 2004; Medel & Jaksic 1988; de Mello & Zuercher 2005; Mendelssohn *et al.* 1987; Moehlman 1986; Moehlman & Hofer 1997; Moehrenschrager & Sovada 2004; Moore & Collins 1995; Nel & Maas 2004; Nowak 1999; Nowak & Paradiso 1983; Peyton 1999; Poche *et al.* 1987; Rau *et al.* 1995; Reid & Gong 1999; Rodden *et al.* 2004; Roemer *et al.* 2004; Romo 1995; Sábato *et al.* 2006; Sam 1999; Schaller & Ginsberg 2004; Scheinin *et al.* 2006; Sheldon 1992; Sillero-Zubiri 2004; Sillero-Zubiri & Gotelli 1995b; Sillero-Zubiri & Macdonald 1997; Sillero-Zubiri & Marino 2004; SSP 2007; Stuart & Stuart 2004; Veado 2005; Vieira & Port 2007; Ward & Wurster-Hill 1990; Wilson & Ruff 1999; Woodroffe *et al.* 2004; Yom-Tov *et al.* 1995; Zuercher *et al.* 2004).

139. *Estrategia de cacería:* 0= Individual; 1= Variable; 2= Cooperativa. GE1: AME, GE2: TOR, GE3: UTH. Ordenado (Admasu *et al.* 2004; Andersson 1984; Angerbjörn *et al.* 2004; Aragona & Setz 2001; Asa *et al.* 2004; Atkinson & Loveridge 2004; Bandeira de Melo *et al.* 2007; Berta 1982; Berta 1987; Biben 1982; Bowyer 1987; Chorn & Hoffmann 1978; Cuzin & Lenain 2004; Deutsch 1983; Durbin *et al.* 2004; Estes 1991; Fox 1975; Fritzell & Haroldson 1982; Geffen 1994; Gese & Bekoff 2004; Girman *et al.* 1997; González & Rau 2004; Jhala & Moehlman 2004; Jiménez 2007; Jiménez & McMahon 2004; Jiménez & Novaro 2004; Johnsingh & Jhala 2004; Kauhala & Saeki 2004; Kelly *et al.* 2004; Leite-Pitman & Williams 2004; List & Cypher 2004; Loveridge & Nel 2004; Lucherini *et al.* 2004; Macdonald & Moehlman 1982; Macdonald & Reynolds 2004; Mackie & Nel 1989; Malcom 1986; Mech & Boitani 2004; Medel & Jaksic 1988; Moehlman 1986; Moehlman & Hofer 1997; Moehrenschrager & Sovada 2004; Møller & Birkhead 1989; Nel & Maas 2004; Nowak 1999; Nowak & Paradiso 1983; Peyton 1999; Poyarkov & Ovsyanikov 2004; Reid & Gong 1999; Roemer *et al.* 2004; Roemer *et al.* 2001; Schaller & Ginsberg 2004; Sheldon 1992; Sillero-Zubiri & Gotelli 1994; Sillero-Zubiri & Gotelli 1995b; Sillero-Zubiri & Macdonald 1998; Sillero-Zubiri & Marino 2004; SSP 2007; Stuart & Stuart 2004; Ward & Wurster-Hill 1990; Waser & Jones 1983; Woodroffe *et al.* 2004; Zuercher *et al.* 2004).

140. *Territorialidad:* 0= No; 1= Sí. GE1: AME, GE2: UAM, GE3: UAR. No ordenado (Adkins & Stott 1998; Admasu *et al.* 2004; Allen *et al.* 1999; Angerbjörn *et al.* 2004; de Arruda Bueno *et al.* 2002; Asa *et al.* 2004; Atkinson & Loveridge 2004; Atwood & Gese 2008; Ausband & Foresman 2007; Bandeira de Melo *et al.* 2007; Berta 1982; Boitani 2000; Cavallini 1995; Courtenay *et al.* 2006; Dalponte & Courtenay 2004; Drygala *et al.* 2008; Durbin *et al.* 2004; Eide *et al.* 2004; Estes 1991; Geffen *et al.* 2004; Gese *et al.* 1989; Gese *et al.* 1996; Hernández *et al.* 2002; Iyengar *et al.* 2005; Jensen & Miller 2004; Jhala & Moehlman 2004; Jiménez &

- McMahon 2004; Jiménez & Novaro 2004; Johnsingh & Jhala 2004; Kauhala & Saeki 2004; Komers & Brotherton 1997; List & Cypher 2004; Loveridge & Nel 2004; Lucherini *et al.* 2004; de Mello & Zuercher 2005; Moehlman & Hofer 1997; Moehrensclager & Sovada 2004; Nel & Maas 2004; Nowak 1999; Pasitschniak-Arts 1993; Pelton *et al.* 1999; Poyarkov & Ovsyanikov 2004; Reid & Gong 1999; Rodden *et al.* 2004; Sábato *et al.* 2006; Sillero-Zubiri & Macdonald 1997; Sillero-Zubiri & Macdonald 1998; Sillero-Zubiri & Marino 2004; Stuart & Stuart 2004; Veado 2005; White & Harris 1994; Wilson & Ruff 1999; Woodroffe *et al.* 2004; Zuercher *et al.* 2004).
- 141.** *Regurgitación:* 0= Ausente; 1= Presente. GE1: AME, GE2: UAM, GE3: UTH. No ordenado (Brady 1978; Courtenay *et al.* 2006; Durbin *et al.* 2004; Estes 1991; Nowak 1999; SSP 2007).
- 142.** *Aullido:* 0= Ausente; 1= Presente. GE1: AME, GE2: TOR, GE3: UAR. No ordenado (Atkinson & Loveridge 2004; Clutton-Brock *et al.* 1976; Chorn & Hoffmann 1978; Cohen 1978; Dalponte & Courtenay 2004; Darden & Dabelsteen 2008; Fuller & Cypher 2004; Geffen *et al.* 2004; Gese & Bekoff 2004; Jhala & Moehlman 2004; Johnsingh & Jhala 2004; Kauhala & Saeki 2004; Kleiman 1968; Larivière 2002; Larivière & Pasitschniak-Arts 1996; Larivière & Seddon 2001; List & Cypher 2004; Loveridge & Nel 2004; Mech 1974; Moehrensclager & Sovada 2004; Moore & Collins 1995; Nel & Maas 2004; Nowak 1999; Paradiso & Nowak 1972; Pasitschniak-Arts 1993; Poyarkov & Ovsyanikov 2004; Reid & Gong 1999; da Silveira 1968; Sillero-Zubiri & Macdonald 1998; Sillero-Zubiri & Marino 2004; SSP 2007; Stuart & Stuart 2004; Veado 2005; Volodina *et al.* 2006).
- 143.** *Ladrado:* 0= Ausente; 1= Presente. GE1: AME, GE2: TOR, GE3: UAR. No ordenado (Atkinson & Loveridge 2004; Chorn & Hoffmann 1978; Courtenay & Maffei 2004; Dalponte & Courtenay 2004; Darden & Dabelsteen 2008; Dupler 2003; Durbin *et al.* 2004; Egoscue 1962; Frommolt *et al.* 2003; Fuller & Cypher 2004; Geffen *et al.* 2004; Gompper & Vanak 2006; Johnsingh & Jhala 2004; Kauhala & Saeki 2004; Kleiman 1968; Larivière 2002; Larivière & Pasitschniak-Arts 1996; Larivière & Seddon 2001; List & Cypher 2004; Loveridge & Nel 2004; Mech 1974; de Mello & Zuercher 2005; Moehrensclager & Sovada 2004; Moore & Collins 1995; Nel & Maas 2004; Nowak 1999; Pasitschniak-Arts 1993; Poyarkov & Ovsyanikov 2004; Reid & Gong 1999; Rodden *et al.* 2004; da Silveira 1968; Sillero-Zubiri & Gotelli 1994; SSP 2007; Stuart & Stuart 2004; Veado 2005; Volodina *et al.* 2006; Zuercher *et al.* 2004).
- 144.** *Escalada:* 0= Sí; 1= No. GE1: AME, GE2: TOR, GE3: UTH. No ordenado (Angerbjörn *et al.* 2004; Chestin & Yudin 1999; Chorn & Hoffmann 1978; Dathe 1966; Feeney 1999; Geffen *et al.* 2004; Gese & Bekoff 2004; Kauhala & Saeki 2004; Larivière & Pasitschniak-Arts 1996; Larivière & Seddon 2001; Moore & Collins 1995; Nowak 1999; Peyton 1999; Polly 2010; Reid & Gong 1999; Ríos-Uzeda *et al.* 2006; Small 1962).
- 145.** *Natación:* 0= Sí; 1= No. GE1: UAM, GE2: UAR, GE3: UTH. No ordenado (Audet *et al.* 2002; Durbin *et al.* 2004; Gese & Bekoff 2004; Jantschke 1973; Jiménez & McMahon 2004; Larivière & Pasitschniak-Arts 1996; Leite-Pitman & Williams 2004; Mech 1974; de Mello &

- Zuercher 2005; Nowak 1999; Ward & Wurster-Hill 1990; Wilson & Ruff 1999).
- 146.** *Almacenamiento de comida:* 0= No; 1= Sí. GE1: AME, GE2: TOR, GE3: UTH. No ordenado (Allen *et al.* 1999; Angerbjörn *et al.* 2004; Asa & Cossíos 2004; Asa *et al.* 2004; Chorn & Hoffmann 1978; Clark 2005; Courtenay & Maffei 2004; Durbin *et al.* 2004; Eide *et al.* 2004; Gaviria & Frances 2003; Geffen *et al.* 2004; González & Rau 2004; Larivière & Seddon 2001; Lucherini *et al.* 2004; Macdonald & Reynolds 2004; Macdonald 1996; Moehrensclager & Sovada 2004; Nowak 1999; Reid & Gong 1999; Sillero-Zubiri & Marino 2004; Stuart & Stuart 2004; Wilson & Ruff 1999).
- 147.** *Cursorialidad:* 0= No; 1= Sí. GE1: AME, GE2: UAM, GE3: UAR. No ordenado (Andersson 2005; Angerbjörn *et al.* 2004; Chorn & Hoffmann 1978; Geffen *et al.* 2004; Jhala & Moehlman 2004; Kelly *et al.* 2004; Larivière 2001; Loveridge & Macdonald 2003; Macdonald & Reynolds 2004; McGrew 1979; Mech 1974; Mech & Boitani 2004; Moehrensclager & Sovada 2004; Nowak 1999; Sillero-Zubiri & Marino 2004; Wilson & Ruff 1999; Woodroffe *et al.* 1997; Woodroffe *et al.* 2004).
- 148.** *Estructura grupal:* 0= Solitaria o familiar; 1= Social. GE1: AME, GE2: TOR, GE3: UTH. No ordenado (Admasu *et al.* 2004; Angerbjörn *et al.* 2004; de Arruda Bueno *et al.* 2002; Asa & Cossíos 2004; Asa *et al.* 2004; Atkinson & Loveridge 2004; Atwood & Gese 2008; Bandeira de Melo *et al.* 2007; Bekoff *et al.* 1984; Berta 1982; Biben 1982; Boitani 2000; Bowyer 1987; Clutton-Brock *et al.* 1976; Cossíos 2010; Courtenay & Maffei 2004; Cuzin & Lenain 2004; Chorn & Hoffmann 1978; Dalponte & Courtenay 2004; Darden & Dabelsteen 2008; Darden *et al.* 2008; Deutsch 1983; Durbin *et al.* 2004; Egoscue 1979; Estes 1991; Fox 1975; Fritzell & Haroldson 1982; Fuller & Cypher 2004; Garrott & Eberhardt 1987; Geffen 1994; Geffen & Macdonald 1992; Gerrard *et al.* 2001; Gese & Bekoff 2004; Girman *et al.* 1997; Haight *et al.* 2004; Hersteinsson & Macdonald 1982; Iyengar *et al.* 2005; Jensen & D. H. Miller 2004; Jhala & Moehlman 2004; Jiménez *et al.* 1991; Jiménez & Novaro 2004; Johnsingh & Jhala 2004; Kamler, Ballard, E. M Gese *et al.* 2004; Kamler, Ballard, Lemons *et al.* 2004; Kauhala & Saeki 2004; Kelly *et al.* 2004; Kitchen *et al.* 2006; Leite-Pitman & Williams 2004; Lindsay & Macdonald 1986; List & Cypher 2004; Loveridge & Nel 2004; Lucherini *et al.* 2004; Macdonald & Moehlman 1982; Macdonald & Reynolds 2004; Mackie & Nel 1989; Malcom 1986; Martínez & Cadena 2000; McGrew 1979; McNay *et al.* 2006; Mech & Boitani 2004; Medel & Jaksic 1988; de Mello & Zuercher 2005; Nowak 1999; Nowak & Paradiso 1983; Paradiso & Nowak 1972; Peyton 1999; Poyarkov & Ovsyanikov 2004; Ralls *et al.* 2001; Reid & Gong 1999; Rodden *et al.* 2004; Roemer *et al.* 2004; Sabato *et al.* 2006; Sands & Creel 2004; Schaller & Ginsberg 2004; Sheldon 1992; Sidorovich *et al.* 2007; Sillero-Zubiri 2004; Sillero-Zubiri & Gotelli 1994; Sillero-Zubiri & Gotelli 1995a; Sillero-Zubiri & Macdonald 1997; Sillero-Zubiri & Marino 2004; SSP 2007; Ward & Wurster-Hill 1990; Wilson & Ruff 1999; Woodroffe *et al.* 2004; Wright 2006; Zuercher *et al.* 2004).
- 149.** *Apareamiento:* 0= Promiscuo; 1= Monógamo. GE1: AME, GE2: UAM, GE3: UAR. No ordenado (Admasu *et al.* 2004; Aragona & Setz

- 2001; Asikainen *et al.* 2002; Baker *et al.* 2004; Bandeira de Melo *et al.* 2007; Biben 1982; Carmichael *et al.* 2007; Courtenay *et al.* 2006; Courtenay & Maffei 2004; Cuzin & Lenain 2004; Dalponte & Courtenay 2004; Darden & Dabelsteen 2008; Darden *et al.* 2008; Dietz 1985; Durbin *et al.* 2004; Egoscue 1962; Eide *et al.* 2004; Estes 1991; Geffen 1994; Geffen *et al.* 2004; Hersteinsson & Macdonald 1982; Jhala & Moehlman 2004; Jiménez 2007; Johnsingh & Jhala 2004; Kauhala & Saeki 2004; Kilgore 1969; Kitchen *et al.* 2006; Kleiman 1977; Komers & Brotherton 1997; Larivière 2001; Larivière 2002; Larivière & Pasitschniak-Arts 1996; Lindsay & Macdonald 1986; List & Cypher 2004; Loveridge & Nel 2004; Lucherini *et al.* 2004; Macdonald 1979; Macdonald & Moehlman 1982; Macdonald & Reynolds 2004; McGrew 1979; de Mello & Zuercher 2005; Moehlman & Hofer 1997; Nowak 1999; Nowak & Paradiso 1983; Pasitschniak-Arts 1993; Pelton *et al.* 1999; Porton *et al.* 1987; Poyarkov & Ovsyanikov 2004; Ralls *et al.* 2001; Reid & Gong 1999; Riegel 1977; Rodden *et al.* 2004; Roeben 1975; Roemer *et al.* 2001; Schaller & Ginsberg 2004; Sheldon 1992; Sidorovich *et al.* 2007; Sillero-Zubiri & Gotelli 1994; Sillero-Zubiri & Gotelli 1995a; Sillero-Zubiri *et al.* 1996; SSP 2007; Stuart & Stuart 2004; Veado 1997; Veado 2005; Walton & Joly 2003; Zuercher *et al.* 2004).
- 150.** *Guaridas comunales*: 0= Ausentes; 1= Presentes. No ordenado (Moehlman & Hofer 1997; Zrzavý & Řičánková 2004).
- 151.** *Camadas múltiples*: 0= Ausente; 1= Presente. GE1: AME, GE2: TOR, GE3: UTH. No ordenado (Angerbjörn *et al.* 2004; Asa *et al.* 2004; Bekoff 1977b; Cuzin & Lenain 2004; Chorn & Hoffmann 1978; Dalponte & Courtenay 2004; Dathe 1966; Estes 1991; Geffen *et al.* 2004; González & Rau 2004; Jhala & Moehlman 2004; Jiménez & McMahon 2004; Jiménez & Novaro 2004; Johnsingh & Jhala 2004; Kamler, Ballard, Lemons *et al.* 2004; Kelly *et al.* 2004; Lucherini *et al.* 2004; Macdonald & Reynolds 2004; McNay *et al.* 2006; Moehlman & Hofer 1997; Nel & Maas 2004; Nowak 1999; Peyton 1999; Poyarkov & Ovsyanikov 2004; Reid & Gong 1999; Sillero-Zubiri 2004; Sillero-Zubiri & Marino 2004; Stuart & Stuart 2004; Waser & Jones 1983; Woodroffe *et al.* 2004).
- 152.** *Cuidado parental del macho*: 0= Mínimo o ausente; 1= Presente. GE1: AME, GE2: TOR, GE3: UTH. No ordenado (Asa *et al.* 2004; Atkinson & Loveridge 2004; Bandeira de Melo *et al.* 2007; Chamberlain & Leopold 2002; Courtenay *et al.* 2006; Courtenay & Maffei 2004; Dalponte & Courtenay 2004; Dietz 1985; Durbin *et al.* 2004; Estes 1991; Geffen 1994; Geffen *et al.* 2004; Geffen & Macdonald 1992; González & Rau 2004; Jhala & Moehlman 2004; Jiménez & McMahon 2004; Johnsingh & Jhala 2004; Kamler, Ballard, Gese *et al.* 2004; Kamler, Ballard, Lemons *et al.* 2004; Kauhala & Saeki 2004; Kelly *et al.* 2004; Kleiman 1968; Larivière & Seddon 2001; Lucherini *et al.* 2004; Macdonald & Moehlman 1982; Macdonald & Reynolds 2004; McGrew 1979; Moehlman 1986; Moehlman & Hofer 1997; Nowak 1999; Nowak & Paradiso 1983; Peyton 1999; Poyarkov & Ovsyanikov 2004; Reid & Gong 1999; Rodden *et al.* 2004; Sheldon 1992; SSP 2007; Stuart & Stuart 2004; Veado 2005; Zuercher *et al.* 2004).
- 153.** *Cuidado aloparental*: 0= Ausente; 1= Presente. GE1: AME, GE2: TOR, GE3: UTH. No ordenado (Admasu *et al.* 2004; Angerbjörn *et al.*

2004; Asa & Valdespino 1998; Atkinson & Loveridge 2004; Audet *et al.* 2002; Ausband & Foresman 2007; Baker *et al.* 2004; Bekoff *et al.* 1984; Cavallini 1995; Clark 2005; T. H. Clutton-Brock & Iason 1986; Courchamp *et al.* 1999; Courtenay *et al.* 2006; Courtenay & Maffei 2004; Dalponte & Courtenay 2004; Darden & Dabelsteen 2008; Durbin *et al.* 2004; Emlen 1982; Estes 1991; Fuller & Cypher 2004; Geffen *et al.* 2004; Gese & Bekoff 2004; Gese & Ruff 1997; Girman *et al.* 1997; Gompper & Vanak 2006; González & Rau 2004; Hersteinsson & Macdonald 1982; Jhala & Moehlman 2004; Jiménez & McMahon 2004; Johnsingh & Jhala 2004; Kelly *et al.* 2004; Kitchen *et al.* 2006; Larivière & Seddon 2001; List & Cypher 2004; Loveridge & Nel 2004; Loveridge & Macdonald 2001; Lucherini & Luengos Vidal 2008; Macdonald 1979; Macdonald & Moehlman 1982; Macdonald & Reynolds 2004; Malcom 1986; Moehlman 1986; Moehlman & Hofer 1997; Moehrenschrager & Sovada 2004; Nel & Maas 2004; Nowak 1999; Nowak & Paradiso 1983; Peyton 1999; Poyarkov & Ovsyanikov 2004; Reid & Gong 1999; Riedman 1982; Riegel 1977; Sheldon 1992; Sillero-Zubiri & Gotelli 1994; Sillero-Zubiri & Marino 2004; Stuart & Stuart 2004; Waldman 1988; Walton & Joly 2003; Wilson & Ruff 1999; Woodroffe *et al.* 2004; Wright 2006; Zuercher *et al.* 2004).

154. *Levantarse el labio para mostrar colmillos como un comportamiento de amenaza:* 0= Ausente (apenas abertura leve de la boca); 1= Presente. No ordenado (Clutton-Brock *et al.* 1976 y Fox 1970; en Zrzavý & Řičánková 2004*).
155. *Orientación de ataque durante interacciones agonísticas:* 0= Hacia el cogote de la nuca; 1= Hacia las mejillas, hocico o mandíbula inferior. No ordenado (Fox 1969b en Zrzavý & Řičánková 2004*).
156. *Orinar apoyando extremidades anteriores:* 0= Ausente; 1= Presente. No ordenado (Estes 1991 en Zrzavý & Řičánková 2004*).
157. *Rasguñar el suelo antes o después de orinar:* 0= Ausente; 1= Presente. No ordenado (Estes 1991 en Zrzavý & Řičánková 2004*).
158. *Defecar en sitios específicos:* 0= Ausente; 1= Presente. No ordenado (Clutton-Brock *et al.* 1976 en Zrzavý & Řičánková 2004*).
159. *Echarse durante despliegue de sumisión:* 0= Ausente; 1= Presente. No ordenado (Estes 1991 y Hudáková 1998; en Zrzavý & Řičánková 2004*).
160. *Lamer durante ceremonia de saludo:* 0= Ausente; 1= Presente. No ordenado (Fox 1970 en Zrzavý & Řičánková 2004*).
161. *Acicalamiento social:* 0= Raro y sólo entre parejas; 1= Bien desarrollado. No ordenado (Clutton-Brock *et al.* 1976 en Zrzavý & Řičánková 2004*).
162. *Duración del lazo copulatorio:* 0= Corto; 1= Medio; 2= Largo. Ordenado (Alderton 1998, Estes 1991 y Nowak 1999; en Zrzavý & Řičánková 2004*).
163. *Lucha de mandíbulas como parte de pelea ritualizada:* 0= Ausente o rara; 1= Común. No ordenado (Fox 1969b y Fox 1970; en Zrzavý & Řičánková 2004*).
164. *Proporción sexual:* 0= Inesgada; 1= Sesgada. GE1: AME, GE2: TOR, GE3: UTH. No ordenado (Boitani 2000; Clutton-Brock & Iason 1986; Courtenay & Maffei 2004; Creel *et al.* 1998; Dalponte & Courtenay

- 2004; Dathe 1966; Durbin *et al.* 2004; Egoscue 1962; Estes 1991; Fritzell & Haroldson 1982; Geffen *et al.* 1996; Gese & Bekoff 2004; Kamler, Ballard, Lemons *et al.* 2004; Kitchen *et al.* 2006; Larivière & Pasitschniak-Arts 1996; Larivière & Seddon 2001; Lucherini & Luengos Vidal 2008; McNutt 1996; de Mello & Zuercher 2005; Moehlman 1986; Novaro 1997; Nowak & Paradiso 1983; Peyton 1999; Reid & Gong 1999; Sheldon 1992; Sillero-Zubiri & Gotelli 1994; Sillero-Zubiri & Gotelli 1995a; Sillero-Zubiri & Marino 2004; Woodroffe *et al.* 2004).
- 165.** *Patrón filopátrico:* 0= Cualquier sexo o insesgado; 1= Sesgado hacia algún sexo. GE1: UAM, GE2: TOR, GE3: UAR. No ordenado (Asa *et al.* 2004; Atkinson & Loveridge 2004; Bekoff 1977a; Blanco & Cortés 2007; Clark 2005; Courtenay *et al.* 2006; Cuzin & Lenain 2004; Dalponte & Courtenay 2004; Durbin *et al.* 2004; Fuller & Cypher 2004; Geffen & Macdonald 1992; Gese & Bekoff 2004; Gese & Ruff 1997; Girman *et al.* 2001; González & Rau 2004; Harrison *et al.* 1991; Iyengar *et al.* 2005; Jiménez & McMahon 2004; Jiménez & Novaro 2004; Kamler, Ballard, Lemons *et al.* 2004; Kitchen *et al.* 2005; Larivière 2001; Larivière & Seddon 2001; McNutt 1996; Moehlman & Hofer 1997; Nel & Maas 2004; Nowak 1999; Nowak & Paradiso 1983; Pasitschniak-Arts 1993; Peyton 1999; Poyarkov & Ovsyanikov 2004; Rodden *et al.* 2004; Sheldon 1992; Sidorovich *et al.* 2007; Sillero-Zubiri & Gotelli 1994; Sillero-Zubiri *et al.* 1996; Sillero-Zubiri & Macdonald 1998; Sillero-Zubiri & Marino 2004; Stuart & Stuart 2004; Tchaicka *et al.* 2007; Wilson & Ruff 1999).
- 166.** *Número diploide de cromosomas:* 0= Menos de 45; 1= Entre 45 y 55; 2= Entre 55 y 70; 3= Mayor de 70. GE1: AME, GE2: TOR, GE3: UTH. No ordenado (Angerbjörn *et al.* 2004; Asa *et al.* 2004; Berta 1982; Chorn & Hoffmann 1978; Cuzin & Lenain 2004; Dalponte & Courtenay 2004; Durbin *et al.* 2004; Egoscue 1979; Fritzell & Haroldson 1982; Gompper & Vanak 2006; González & Rau 2004; Jhala & Moehlman 2004; Jiménez & Novaro 2004; Kauhala & Saeki 2004; Leite-Pitman & Williams 2004; Macdonald & Reynolds 2004; McGrew 1979; Mech & Boitani 2004; Minambiente 2001; Nel & Maas 2004; Novaro 1997; Paradiso & Nowak 1972; Poyarkov & Ovsyanikov 2004; Rodden *et al.* 2004; Schaller & Ginsberg 2004; Tedford *et al.* 1995; Wayne 1993; Wayne *et al.* 1991; Wayne *et al.* 1987a; Wayne *et al.* 1987b; Woodroffe *et al.* 2004; Zrzavý & Řičánková 2004; Zuercher *et al.* 2004).
- 167.** *Autosomas:* 0= Metacéntricos; 1= Marcadamente acrocéntricos; 2= Completamente acrocéntricos. GE1: AME, GE2: TOR, GE3: UTH. No ordenado (Audet *et al.* 2002; Bekoff 1977a; Berta 1982; Chorn & Hoffmann 1978; Clark 2005; Egoscue 1979; Fritzell & Haroldson 1982; Gompper & Vanak 2006; González & Rau 2004; Larivière 2002; Larivière & Seddon 2001; Leite-Pitman & Williams 2004; McGrew 1979; Mech 1974; de Mello & Zuercher 2005; Moore & Collins 1995; Novaro 1997; Paradiso & Nowak 1972; Tedford *et al.* 1995; Walton & Joly 2003; Ward & Wurster-Hill 1990; Wayne *et al.* 1997).
- 168.** *Cromosoma 40:* 0= Ausente; 1= Presente. No ordenado (Wayne 1987a y Wayne 1987b; en Zrzavý & Řičánková 2004*).
- 169.** *Cromosoma 34:* 0= Ausente; 1= Presente. No ordenado (Wayne 1987a y Wayne 1987b; en Zrzavý & Řičánková 2004*).

- 170.** *Cromosoma 36*: 0= Ausente; 1= Presente. No ordenado (Wayne 1987a y Wayne 1987b; en Zrzavý & Řičánková 2004*).
- 171.** *Cromosoma 28*: 0= Presente; 1= Ausente. No ordenado (Wayne 1987a y Wayne 1987b; en Zrzavý & Řičánková 2004*).
- 172.** *Cromosoma 22*: 0= Presente; 1= Ausente. No ordenado (Wayne 1987a y Wayne 1987b; en Zrzavý & Řičánková 2004*).
- 173.** *Segmentos terminales adicionados a los cromosomas 12, 18, 24 y 30*: 0= Ausente; 1= Presente. No ordenado (Wayne 1987a y Wayne 1987b; en Zrzavý & Řičánková 2004*).
- 174.** *Cromosoma 31*: 0= Presente; 1= Ausente. No ordenado (Wayne 1987a y Wayne 1987b; en Zrzavý & Řičánková 2004*).
- 175.** *Cromosoma 37*: 0= Presente; 1= Ausente. No ordenado (Wayne 1987a y Wayne 1987b; en Zrzavý & Řičánková 2004*).
- 176.** *Cromosoma 38*: 0= Ausente; 1= Presente. No ordenado (Wayne 1987a y Wayne 1987b; en Zrzavý & Řičánková 2004*).
- 177.** *Translocación recíproca de brazos*: 0= Ausente; 1= Presente. No ordenado (Wayne 1987a y Wayne 1987b; en Zrzavý & Řičánková 2004*).
- 178.** *Brazos cortos heterocromáticos*: 0= Ausente; 1= Adicionados al cromosoma 4. No ordenado (Wayne 1987a y Wayne 1987b; en Zrzavý & Řičánková 2004*).
- 179 – 908.** *Citocromo b*: Marcador mitocondrial codificante (Cytb). GE1: AME, GE2: TOR, GE3: HMA. No ordenado (Delisle & Strobeck 2005; Geffen *et al.* 1996; Ledje & Arnason 1996; Mercure *et al.* 1993; Roy *et al.* 1996; Talbot & Shields 1996a; Talbot & Shields 1996b; Wayne *et al.* 1997).
- 909 – 1496.** *Citocromo c Oxidasa subunidad I*: Marcador mitocondrial codificante (COI). GE1: AME, GE2: TOR, GE3: HMA. No ordenado (Bardeleben *et al.* 2005a; Delisle & Strobeck 2005; Wayne *et al.* 1997; Yu *et al.* 2007).
- 1497 – 2180.** *Citocromo c Oxidasa subunidad II*: Marcador mitocondrial codificante (COII). GE1: AME, GE2: TOR, GE3: HMA. No ordenado (Bardeleben *et al.* 2005b; Delisle & Strobeck 2005; Wayne *et al.* 1997; Yu *et al.* 2007).
- 2181 – 2541.** *Precursor del polipéptido 1 receptor colinérgico alfa nicotínico*: Marcador nuclear codificante (CHRNA1). GE1: AME, GE2: MUR, GE3: HMA. No ordenado (Bardeleben *et al.* 2005a; Fulton & Strobeck 2006; Lindblad-Toh *et al.* 2005).
- 2542 – 3141.** *Citocromo P-450*: Marcador nuclear codificante (CYPIA). GE1: AME, GE2: ORO, GE3: UAM. No ordenado (Bardeleben *et al.* 2005a; Lindblad-Toh *et al.* 2005).
- 3142 – 3594.** *Proteína proto – oncogénica del sarcosoma felino*: Marcador nuclear codificante (FES). GE1: AME, GE2: TOR, GE3: HMA. No ordenado (Bardeleben *et al.* 2005a; Lindblad-Toh *et al.* 2005; Pages *et al.* 2008).
- 3595 – 4410.** *Receptor de la hormona de crecimiento*: Marcador nuclear codificante (GHR). GE1: AME, GE2: MUR, GE3: HMA. No ordenado (Bardeleben *et al.* 2005a; Fulton & Strobeck 2006; Lindblad-Toh *et al.* 2005).
- 4411 – 4896.** *Vitronectina*: Marcador nuclear codificante (VTN). GE1: AME, GE2: ORO, GE3: UAM. No ordenado (Bardeleben *et al.* 2005a; Lindblad-Toh *et al.* 2005).

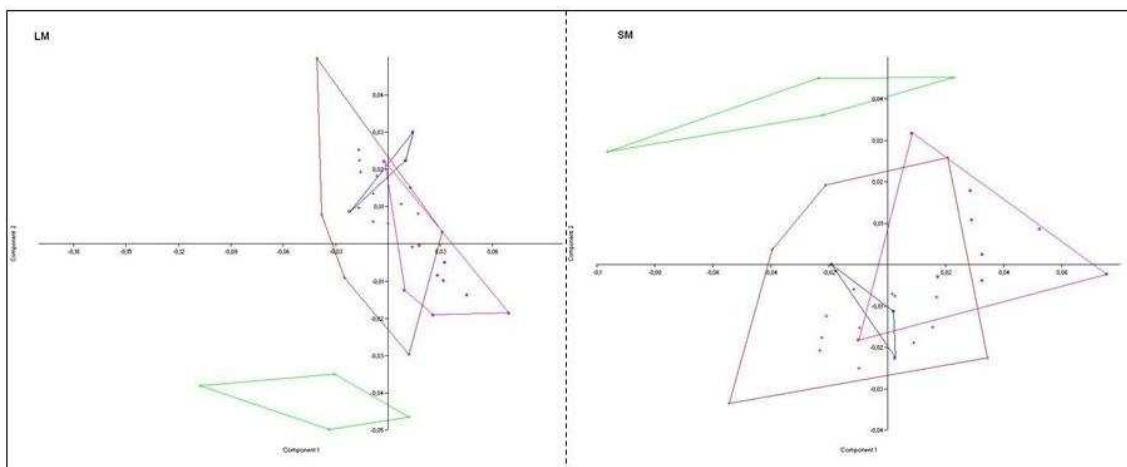
4897 – 5611. *tRNA de selenocisteína*: Marcador nuclear no codificante (TRSP). GE1: AME, GE2: TOR, GE3: HMA. No ordenado (Bardeleben *et al.* 2005a; Lindblad-Toh *et al.* 2005; Pages *et al.* 2008).

Anexo 3. A continuación se relacionan las pieles examinadas para cada especie según su número de colección; también se indican los museos en los que se encuentran alojadas. Las abreviaciones para los museos son las mismas que en el Anexo 1.

# Colección	Museo	# Colección	Museo	# Colección	Museo
<i>Canis adustus</i>					
470131	NMNH	368428	NMNH	470520	NMNH
470518	NMNH	410522	NMNH		
<i>Canis aureus</i>					
140081	NMNH	514358	NMNH	271885	NMNH
244524	NMNH	271049	NMNH	266562	NMNH
272255	NMNH	272262	NMNH		
<i>Canis lupus</i>					
224485	NMNH	231323	NMNH	231536	NMNH
276142	NMNH	266568	NMNH	529682	NMNH
531146	NMNH	567135	NMNH	198450	NMNH
198458	NMNH	224002	NMNH	214893	NMNH
258636	NMNH				
<i>Canis mesomelas</i>					
368436	NMNH	296096	NMNH	173026	NMNH
181498	NMNH	182042	NMNH		
<i>Chrysocyon brachyurus</i>					
540048	NMNH				
<i>Cerdocyon thous</i>					
281490	NMNH	281502	NMNH	281510	NMNH
281508	NMNH	296623	NMNH	372837	NMNH
372845	NMNH	372842	NMNH		
<i>Pseudalopex griseus</i>					
1900.2.10.1	BMNH	1903.7.9.11	BMNH	1926.2.13.2	BMNH
1924.1.4.1	BMNH				
<i>Pseudalopex gymnocercus</i>					
92152	NMNH				
<i>Pseudalopex sechurae</i>					
121172	NMNH				
<i>Pseudalopex culpaeus</i>					
38463	NMNH				
<i>Nyctereutes procyonoides</i>					
254641	NMNH	255532	NMNH	256461	NMNH
52061	NMNH				
<i>Otocyon megalotis</i>					
368446	NMNH	384120	NMNH	368596	NMNH
429126	NMNH	429221	NMNH	429122	NMNH
419123	NMNH	429130	NMNH	429132	NMNH
470146	NMNH	470550	NMNH	470148	NMNH
344871	NMNH	019725	NMNH		
<i>Speothos venaticus</i>					
544414	NMNH	307650	NMNH		

<i>Urocyon cinereoargenteus</i>					
62872	NMNH	126720	NMNH	203121	NMNH
291757	NMNH	299882	NMNH	143731	NMNH
275661	NMNH	275663	NMNH	275664	NMNH
133188	NMNH	088141	NMNH	098304	NMNH
274481	NMNH				
15.1.10.4	BMNH	97.12.14.1	BMNH	1891-399	MNHN
<i>Vulpes velox</i>					
274680	NMNH	028514	NMNH	137044	NMNH
137364	NMNH	150542	NMNH		
<i>Vulpes vulpes</i>					
321988	NMNH	322000	NMNH	322024	NMNH
350078	NMNH				
<i>Ailuropoda melanoleuca</i>					
259403	NMNH	579891	NMNH	254793	NMNH
256097	NMNH	258423	NMNH	258424	NMNH
258425	NMNH				
<i>Tremarctos ornatus</i>					
443519	NMNH	170656	NMNH	170657	NMNH
194309	NMNH				
<i>Ursus thibetanus</i>					
13821	NMNH				

Anexo 4. La siguiente gráfica muestra la proyección de los consensos para cada especie sobre las dos primeras deformaciones relativas (RW1 y RW2) en la combinación de puntos anatómicos Lateral 1, comparando *landmarks* (LM) y *semilandmarks* (SM) de machos y hembras procesados conjuntamente. Los polígonos delimitan áreas que agrupan a todas las especies de un mismo gremio alimentario (Rojo = Omnívoros, Azul = Insectívoros, Rosado = Carnívoros, Verde = Hiper carnívoros) proyectadas sobre el espacio multivariado de la conformación craneal. Esta gráfica representa bien la tendencia general (otras comparaciones similares no son reportadas) que exhibieron los *semilandmarks* de dispersar los datos sin reportar mejoras en la estructura de las agrupaciones planteadas.



Anexo 5. Abreviaciones para las especies de cánidos estudiadas en esta investigación:

- CAD: *Canis adustus*
- CAU: *Canis aureus*
- CME: *Canis mesomelas*
- CLA: *Canis latrans*
- CLU: *Canis lupus*
- CRU: *Canis rufus*
- CSI: *Canis simensis*
- CTH: *Cerdocyon thous*
- CBR: *Chrysocyon brachyurus*
- CAL: *Cuon alpinus*
- LPI: *Lycaon pictus*
- NPR: *Nyctereutes procyonoides*
- OME: *Otocyon megalotis*
- SVE: *Speothos venaticus*
- UCI: *Urocyon cinereoargenteus*
- ULI: *Urocyon littoralis*
- AMI: *Atelocynus microtis*
- PCU: *Pseudalopex culpaeus*
- PGR: *Pseudalopex griseus*
- PFU: *Pseudalopex fulvipes*
- PGY: *Pseudalopex gymnocercus*
- PSE: *Pseudalopex sechurae*
- PVE: *Pseudalopex vetulus*
- VBE: *Vulpes bengalensis*
- VCA: *Vulpes cana*
- VCH: *Vulpes chama*
- VCO: *Vulpes corsac*
- VFE: *Vulpes ferrilata*
- VMA: *Vulpes macrotis*
- VPA: *Vulpes pallida*
- VRU: *Vulpes rueppelli*
- VVE: *Vulpes velox*
- VVU: *Vulpes vulpes*
- VZE: *Vulpes zerda*
- VLA: *Vulpes lagopus*