

## **SOBRE LAS POSIBILIDADES DE LA ECOMORFOLOGÍA CON VISTAS A CARACTERIZAR EL GÉNERO DE VIDA DE LOS CÁNIDOS DEL PLEISTOCENO**

Dra. Vanessa Torregrosa, Departamento de Ecología y Geología, Facultad de Ciencias,  
Universidad de Málaga

### **INTRODUCCIÓN**

Existen diversos métodos que permiten inferir aspectos relativos al género de vida de las especies del pasado, lo que se conoce como caracterización paleo-autoecológica (ODUM 1972, COLINVAUX 1986), dentro del marco más general de la paleoecología. Así, por ejemplo, se pueden deducir algunas adaptaciones ecológicas de las formas extintas mediante el uso de métodos tafonómicos o, incluso, indirectamente a partir del análisis de las facies (ARRIBAS & PALMQVIST 1998, PALMQVIST & ARIBAS 2001, PALMQVIST et al. 1996). Igualmente, se pueden efectuar inferencias sobre el tipo de alimentación y el hábitat de preferencia de las especies pretéritas mediante el concurso de métodos biogeoquímicos, como los basados en el análisis de la abundancia de ciertos isótopos estables y elementos traza (BOCHERENS et al. 1995, MATHEUS 1995, PALMQVIST et al. 2003, 2008a, 2008b; FOX-DOBBS et al. 2008). En todo caso, los métodos más usados en las aproximaciones paleoautoecológicas son los propios de la morfología funcional y, más concretamente, aquellos que se basan en la comparación con especies actuales. Este método, denominado ecomorfológico, se apoya en el ámbito de la paleoautoecología en la relación existente entre la forma del esqueleto y las funciones que desempeña, así como en las adaptaciones ecológicas que presupone. Así, siguiendo este enfoque, las especies extintas se comparan con las actuales, usadas como análogo moderno para establecer la relación funcional entre morfología y ecología, con la asunción de que si las formas pretéritas compartían adaptaciones ecológicas con las actuales, ello se reflejará en determinados aspectos morfológicos también comunes.

Existen innumerables estudios dedicados a comprender mejor la relación entre la forma y la función en los vertebrados vivos, con el objetivo de efectuar retrodicciones sobre aspectos funcionales de las especies extintas,

donde sólo la forma está disponible. Un trabajo pionero fue el de GREGORY (1920), quien estudió la fosa preorbital de los caballos extintos. Pero es a partir de los años setenta cuando empieza a destacar realmente la importancia de la morfología funcional. Un ejemplo sería el estudio sobre la locomoción de los carnívoros que permitió a JENKINS & CAMAZINE (1977) inferir el modo de locomoción de varias especies extintas a partir de la articulación de la cadera. Otro sería el de los estudios electromiográficos de la musculatura mandibular, que permitieron conocer que distintas partes de un músculo concreto pueden estar activas en momentos diferentes (WEIJS & DANTUMA 1975, HERRING et al. 1979), lo que resulta muy importante a la hora de hacer un modelo lo más realista posible sobre la biomecánica mandibular, que requiere inferir la línea de acción de los músculos y sus resultantes (WEIJS 1980).

La visión puramente funcional es tan sólo una parte del problema de la forma. La forma ha de construirse, previamente a cualquier uso (funcionalidad en sentido amplio) que de ella haga el organismo. En esta línea, cuyo antecedente más reciente se encuentra en Étienne Geoffroy Saint-Hilaire (DE RENZI 1999), hallamos la morfología construccional de SEILACHER (1970) (más tarde llamada biomorfodinámica; SEILACHER 1991). Según el esquema propuesto por Seilacher, habría tres factores principales: historia (filogenia), fabricación y función, a los cuales habría que añadir el ambiente efectivo, tanto físico como biótico. La historia representa una pesada carga en la evolución morfológica, pues el Bauplan –el plan corporal común a los miembros de un taxón– se mantiene y todas las modificaciones se hacen sin apenas salirse de su estructura básica. Tras esa estabilidad está el genoma y, sobre todo, el desarrollo con sus capacidades regulativas (ALBERCH 1980, DE RENZI 1982, REIF et al. 1985). El genoma, a su vez, determina históricamente los biomateriales que usará el organismo; en el caso del esqueleto de los vertebrados, el colágeno y la producción de hidroxiapatito. Lo que se denomina fabricación

comprende todo lo relacionado con las propiedades de la estructura; su fundamento está en las interacciones mecánico-químicas entre biomateriales, que concluyen en aspectos altamente organizados (vg., microestructuras dentales), o en interacciones entre tejidos, que se acompañan de procesos de diferenciación celular (en un doble juego de expresión génica y acontecimientos epigenéticos, como adherencia celular o esfuerzos mecánicos, que interactúan), configurando finalmente patrones (vg., condensaciones de cartilago posteriormente calcificadas, que se organizan espacialmente, como puede ser la estructura esquelética de los miembros). Finalmente, el organismo puede usar estas estructuras para diversos servicios, con lo que constituirán lo que GOULD & VRBA (1982) denominaron como aptaciones, que incluirían las adaptaciones y las posibles exaptaciones, lo cual constituye el aspecto funcional del esquema de Seilacher. Hay que decir que historia y fabricación limitan enormemente las posibilidades funcionales en sentido amplio, incluidas en el término aptación (para la aplicación de los principios biomorfodinámicos al esqueleto de los vertebrados, ver DE RENZI 2006, 2007). Todo lo dicho conduce a que los organismos se han de contemplar como un todo integrado, que no tiene por qué representar el mejor de los diseños posibles (GOULD & LEWONTIN, 1979).

Otra rama dentro del análisis morfológico es la representada por la morfología teórica, término que fue usado por primera vez por Russell en 1916 (MCGHEE, 1998). Una manera de definir la morfología teórica, basada en GOULD (1970; cf. también DE RENZI 1982) es como sigue: la reducción de la complejidad de las estructuras al juego de un pequeño número de reglas geométricas que pueden generar el sistema con una mínima pérdida de información. Esto incluiría desde un sentido puramente geométrico, como el del modelo de RAUP & MICHELSON (1965), en el que se retoma dicha expresión aunque sin citar su procedencia, hasta los planteamientos de MCGHEE (1998), que englobarían la creación de modelos teóricos de morfogénesis y el análisis del espectro de formas orgánicas posibles, a través de la construcción de morfoespacios teóricos. Esta disciplina ha contribuido a comprender un poco más como puede actuar la evolución.

La disciplina conocida como morfometría clásica –también llamada morfometría

multivariable– tiene ya varias décadas de historia (ROHLF & MARCUS 1993). Los avances tecnológicos, especialmente los relacionados con el mundo de la informática, han acelerado la aplicación de la morfometría, permitiendo la manipulación compleja y muy rápida de una gran cantidad de datos. Esta vertiente de la morfometría se origina directamente de la biometría de Galton y Pearson, quienes aplicaron el álgebra de la estadística multivariable (especialmente las matrices de covarianza) a conjuntos de variables métricas estimadas como distancias entre regiones o puntos equivalentes, tomadas en amplias muestras de individuos. La estadística multivariable empezó a utilizarse en este tipo de trabajos con el objetivo de contrastar y hacer más robustos los resultados obtenidos sobre la correlación entre forma y función. Por ejemplo, en un estudio sobre la dentición de los primates, KAY (1975) puso de manifiesto una fuerte correlación entre ciertas medidas tomadas en los molares y la dieta de las especies, usando luego esa relación para inferir la dieta de algunos primates extintos (KAY 1977, KAY & CARTMILL 1977).

Existen numerosos estudios paleoecológicos dedicados a los mamíferos extintos en general (MENDOZA 2005, MENDOZA et al. 2002, MENDOZA & PALMQVIST, 2008) y a los carnívoros en particular, basados en aproximaciones ecomorfológicas. En ambos casos, debido a la naturaleza del registro fósil, se ha prestado más atención a la morfología craneodental (VAN VALKENBURGH 1988, BIKNEVICIUS & RUFF 1992, BIKNEVICIUS et al. 1996, BIKNEVICIUS & VAN VALKENBURGH 1996, VAN VALKENBURGH & RUFF 1987, ANTÓN et al. 2004b, SALESA et al. 2005, MENDOZA & PALMQVIST 2006a, PALMQVIST et al. 2008b), que se relaciona fundamentalmente con los hábitos tróficos, cuyas inferencias se pueden contrastar con las derivadas de los estudios biogeoquímicos (PALMQVIST et al. 2003, 2008a, 2008b). Sin embargo, las adaptaciones del esqueleto postcraneal son igualmente importantes a la hora de inferir otros aspectos del modo de vida de un taxón, como su hábitat de preferencia y su modo de locomoción (MENDOZA & PALMQVIST 2006b), así como, en el caso de los carnívoros, sus estrategias de caza (VAN VALKENBURGH 1987, ANYONGE 1996, LEWIS 1997). Los hábitos sociales de una especie, como puede ser la caza en grupo en el caso de los depredadores, tampoco fosilizan,

por lo que este tipo de comportamientos también se deben inferir a partir del esqueleto craneodental y postcraneal (PALMQVIST et al. 1999, ANDERSSON 2005).

El presente trabajo constituye un claro ejemplo de lo que sería un estudio morfométrico multivariable, concretamente centrado en la anatomía craneodental de la familia Canidae, cuyo objetivo es estudiar los hábitos tróficos de alguno de los representantes más importantes de dicha familia en las comunidades del Pleistoceno inferior y medio de Europa: *Canis mosbachensis* y *Lycaon lycaonoides*.

Respecto a los hábitos tróficos de los cánidos, existen varios trabajos que se han centrado en encontrar aquellas adaptaciones craneodentales propias de las formas hipercarnívoras, frente a las de las especies más omnívoras (VAN VALKENBURGH 1988, 1989, 1993; VAN VALKENBURGH & KOEPFLI 1993, PALMQVIST et al. 1999). En el presente estudio se pretende dar un paso más en la caracterización trófica de los cánidos, definiendo dos grupos dentro de las formas omnívoras (mesocarnívoros e hipocarnívoros), según la proporción de materia animal y vegetal que consuman. La herramienta de aproximación a este problema

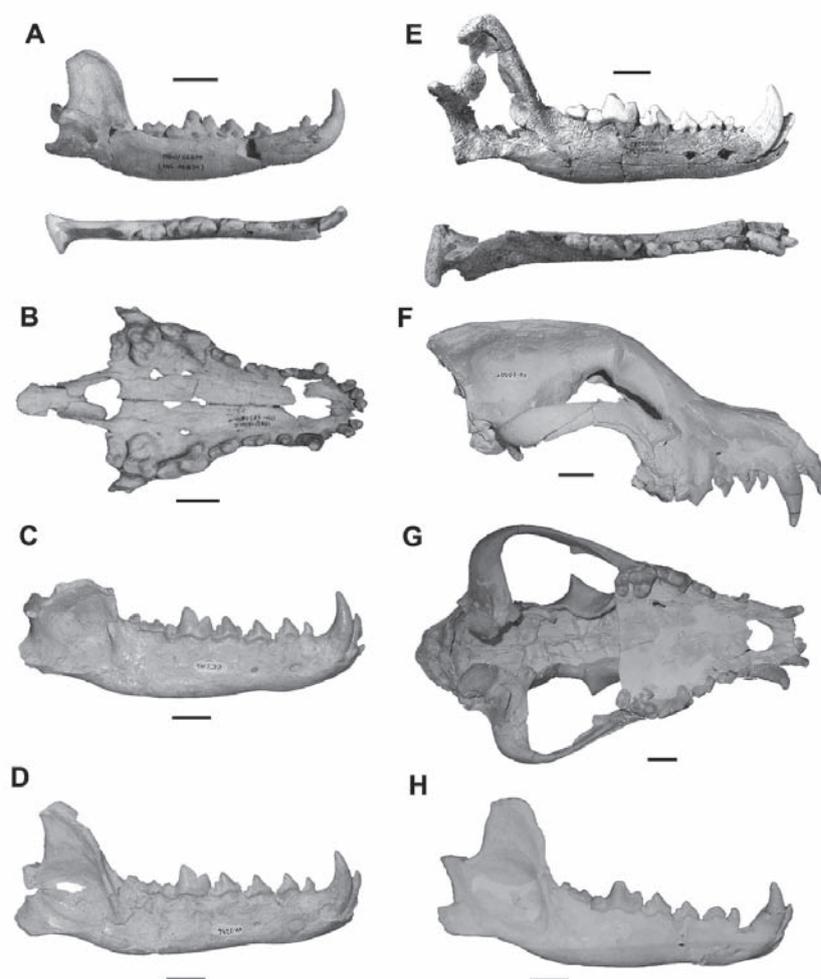


Fig. 1. Muestra del material perteneciente a las dos especies de cánidos extintos estudiados en este trabajo. A, hemimandíbula de *Canis mosbachensis* (IQW 1980/15309, Untermassfeld, Alemania); B, maxilar de *C. mosbachensis* (IQW 1982/18052, Untermassfeld, Alemania); C, hemimandíbula de *L. lycaonoides* (VM-2255, Venta Micena, España); D, hemimandíbula de *L. lycaonoides* (VM-2256, Venta Micena, España); E, hemimandíbula de *Lycaon lycaonoides* (IQW 1985/20555, Untermassfeld, Alemania); F, G y H, cráneo y hemimandíbula de *L. lycaonoides* (VM-7000, Venta Micena, España). Las escalas representan 2 cm.

ha sido el análisis discriminante sobre variables métricas convencionales, ya que resultó la metodología más adecuada a la hora de obtener distintas combinaciones de variables que permitieran caracterizar morfológicamente los grupos tróficos definidos.

## MATERIAL Y MÉTODOS

La base de datos métricos de los cánidos actuales, fue cedida amablemente por la Dra. Blaire Van Valkenburgh, del Departamento de Ecología y Biología Evolutiva de la Universidad de Los Ángeles, California, y consta de 62 variables craneodentales tomadas en un total de 251 individuos pertenecientes a 32 de las especies de cánidos actuales: *Alopex lagopus*, *Atelocynus microtis*, *Canis adustus*, *Cuon alpinus*, *Canis aureus*, *Chrysocyon brachyurus*, *Canis latrans*, *Canis lupus*, *Canis mesomelas*, *Canis simensis*, *Cerdocyon thous*, *Pseudalopex culpaeus*, *Pseudalopex gryseus*, *Pseudalopex gymnocercus*, *Lycalopex vetulus*, *Fennecus zerda*, *Lycaon pictus*, *Pseudalopex sechurae*, *Nyctereutes procyonoides*, *Otocyon megalotis*, *Speothos venaticus*, *Urocyon cinereoargenteus*, *Urocyon littoralis*, *Vulpes bengalensis*, *Vulpes cana*, *Vulpes chama*, *Vulpes corsac*, *Vulpes ferrilata*, *Vulpes macrotis*, *Vulpes pallida*, *Vulpes rueppellii* y *Vulpes vulpes*.

Respecto a las especies extintas, las medidas correspondientes a los ejemplares fósiles fueron tomadas de distintas fuentes bibliográficas, en ocasiones sobre fotografías de los ejemplares, utilizando para ello un calibre digital Sylvac de 150 mm, con una resolución de 0,01 mm. La totalidad de los análisis estadísticos se realizaron con el programa SPSS (*Statistical Package for the Social Sciences*) en su versión 13.0.1, mediante la licencia de campus de la Universidad de Málaga. La totalidad de las figuras han sido realizadas o modificadas utilizando el programa Adobe Photoshop CS, también de acceso institucional.

Las medidas utilizadas para caracterizar la anatomía craneodental de los cánidos, se muestran en la Figura 2. En la Tabla I se ofrece una descripción detallada de estas variables.

Respecto a la metodología, como ya se ha mencionado, se ha utilizado el análisis discriminante para identificar aquellos patrones morfológicos, presentes en la anatomía craneodental de los cánidos, que caracterizan los distintos tipos de alimentación de las

especies actuales. Las ecuaciones obtenidas se utilizaron luego para inferir los hábitos tróficos de las dos especies extintas estudiadas, *Lycaon lycaonoides* y *Canis mosbachensis*.

## RESULTADOS Y DISCUSIÓN

El problema de la caracterización trófica de los cánidos se abordó realizando varias series de análisis discriminantes “por pasos”, de tal forma que pudiera encontrarse aquella función que, incluyendo el número mínimo posible de variables, discriminara mejor entre los grupos comparados. Así se consigue maximizar el grado de significación estadística de la función discriminante, pues éste es mayor cuanto menor sea la relación entre el número de variables implicadas y el número de muestras usadas en el ajuste (MENDOZA 2002, 2005). Los análisis se realizan en serie, de forma que se van eliminando secuencialmente aquellas variables métricas que juegan un papel importante en las funciones obtenidas en análisis anteriores, seleccionándose entonces nuevas combinaciones, que en ocasiones pueden tener mayor capacidad discriminante que las anteriores y que, en todo caso, permiten evaluar la pertenencia de los especímenes fósiles a los grupos comparados usando información métrica sobre otras regiones anatómicas, lo que resulta útil en el caso de un registro tan incompleto como el de los grandes carnívoros.

MENDOZA (2002), en su trabajo de Tesis Doctoral, llamó a cada conjunto de análisis realizados de esta forma “*serie de discriminación*”. De esta forma se obtuvieron distintas funciones discriminantes basadas en las variables medidas en la dentición inferior, la mandíbula, la dentición superior y el cráneo, que permiten identificar las modificaciones morfológicas específicas de los cánidos hipercarnívoros, mesocarnívoros e hipocarnívoros. El utilizar estos grupos anatómicos permite contrastar las inferencias obtenidas con las diferentes funciones y, además, facilita aplicarlas a un mayor número de individuos fósiles, que suelen conservarse en estado fragmentario.

A partir de la información disponible en diversas fuentes bibliográficas sobre los hábitos alimenticios de los cánidos actuales, se establecieron cuatro categorías tróficas en las que se clasificaron las 32 especies que se incluyen en este estudio: cánidos hipercarnívoros (Hiper),

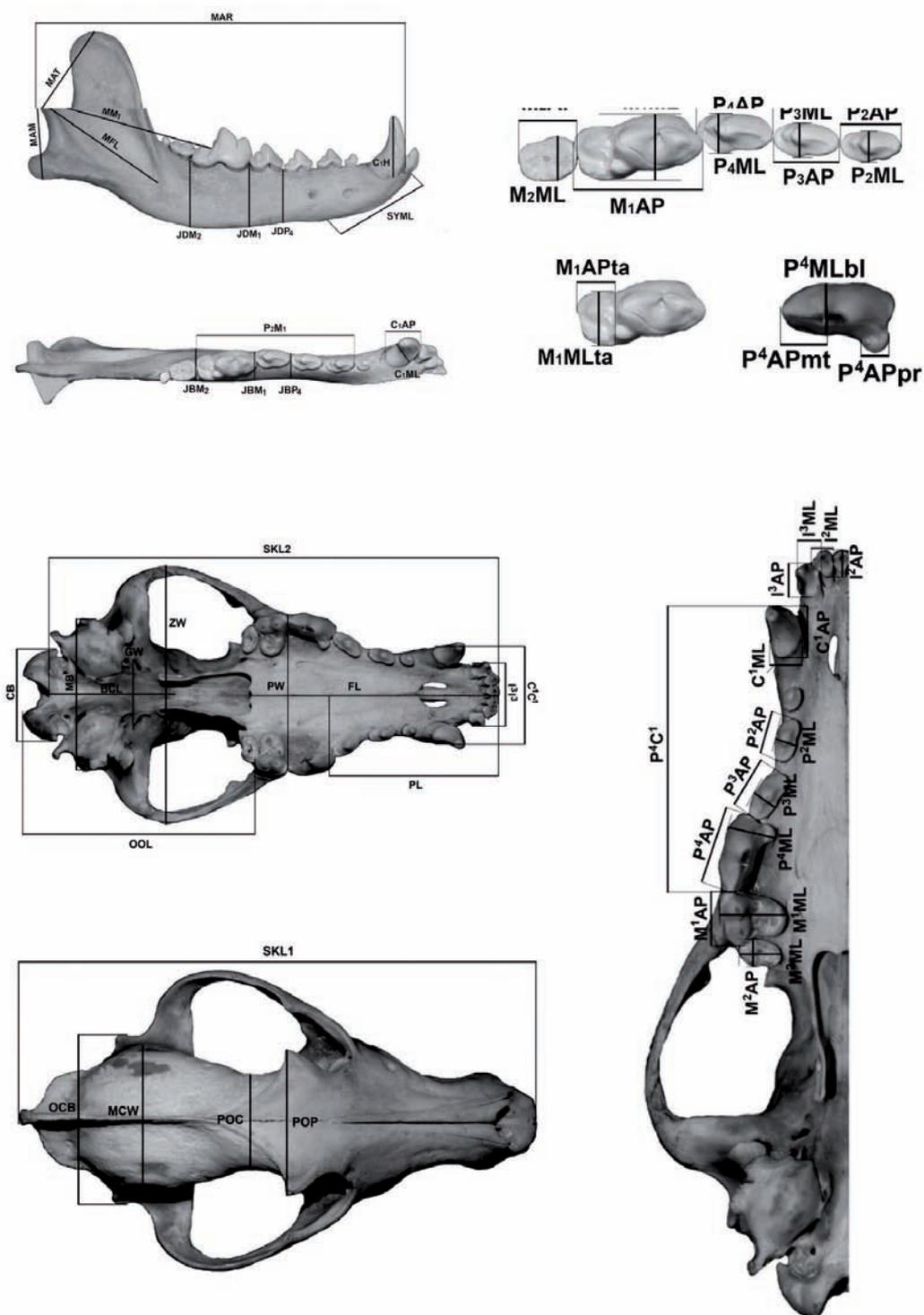


Fig. 2. Esquema de las variables craneodentales utilizadas en este trabajo, representadas sobre distintas vistas del cráneo, la mandíbula y la dentición de un ejemplar de lobo, *Canis lupus*.

**TABLA I. Abreviatura y descripción detallada de las medidas realizadas sobre el esqueleto craneodental de los cánidos para el presente estudio**

SKL1	longitud máxima del cráneo, medida desde prosthion hasta el acrocranium	M <sup>3</sup> ML	anchura mediolateral del primer molar superior
SKL2	longitud basicraneal, medida desde prosthion hasta basion	M <sup>2</sup> AP	longitud anteroposterior del segundo molar superior
OOL	distancia occipital-órbita, medida como la longitud desde el margen anterior de la órbita ocular hasta el margen posterior de los cóndilos occipitales	M <sup>2</sup> ML	anchura mediolateral del segundo molar superior
BCL	longitud de la caja craneana, medida como la longitud del basioccipital y el basiesfenoides	P <sup>4</sup> C <sup>1</sup>	longitud mesiodistal de la serie dentaria superior, medida como la distancia desde el margen anterior del canino hasta el margen posterior del cuarto premolar
FL	longitud del rostro, medida como la longitud del premaxilar, el maxilar y el hueso palatino	C <sub>1</sub> AP	longitud anteroposterior del canino inferior
PL	longitud del paladar, medida como la longitud del premaxilar y el maxilar	C <sub>1</sub> ML	anchura mediolateral del canino inferior
PW	anchura del paladar, medida entre los márgenes posteriores del cuarto premolar superior	C <sub>1</sub> H	altura de la corona del canino inferior
GW	estimación de la anchura de la garganta	P <sub>2</sub> AP	longitud anteroposterior del segundo premolar inferior
ZW	anchura bicigomática, medida como la anchura máxima entre los arcos cigomáticos	P <sub>2</sub> ML	anchura mediolateral del segundo premolar inferior
POP	anchura del proceso postorbital	P <sub>3</sub> AP	longitud anteroposterior del tercer premolar inferior
POC	anchura de la constricción postorbital	P <sub>3</sub> ML	anchura mediolateral del tercer premolar inferior
MCW	anchura máxima de la caja craneana	P <sub>4</sub> AP	longitud anteroposterior del cuarto premolar inferior
I <sup>3</sup> P <sup>3</sup>	distancia máxima entre los terceros incisivos superiores	P <sub>4</sub> ML	anchura mediolateral del cuarto premolar inferior
C <sup>1</sup> C <sup>1</sup>	distancia máxima entre los caninos superiores	M <sub>1</sub> AP	longitud anteroposterior del primer molar inferior
MB	anchura del mastoideo, medida como la distancia máxima entre los procesos mastoideos	M <sub>1</sub> ML	anchura mediolateral del primer molar inferior
CB	anchura del cóndilo occipital	M <sub>1</sub> APta	longitud anteroposterior del talónido del primer molar inferior
OCB	anchura occipital máxima		anchura mediolateral del talónido del primer molar inferior
I <sup>2</sup> AP	longitud anteroposterior (mesiodistal) del segundo incisivo superior	M <sub>2</sub> AP	longitud anteroposterior del segundo molar inferior
I <sup>2</sup> ML	anchura mediolateral (bucolingual) del segundo incisivo superior	M <sub>2</sub> ML	anchura mediolateral del segundo molar inferior
I <sup>3</sup> AP	longitud anteroposterior del tercer incisivo superior	P <sub>2</sub> M <sub>1</sub>	longitud mesiodistal de la serie dentaria inferior, medida desde el margen anterior del segundo premolar inferior hasta el margen posterior del M <sub>1</sub>
I <sup>3</sup> ML	anchura mediolateral del tercer incisivo superior	MAT	momento del brazo de la musculatura temporal, medido como la distancia entre el cóndilo mandibular y el extremo superior del proceso coronoides
C <sup>1</sup> AP	longitud anteroposterior del canino superior	MAM	momento del brazo de la musculatura masetérica, estimado como la distancia entre el cóndilo mandibular y el margen ventral del proceso angular
C <sup>1</sup> ML	anchura mediolateral del canino superior	MAR	longitud de la mandíbula, medida como la distancia entre el cóndilo y el margen anterior del canino
P <sup>2</sup> AP	longitud anteroposterior del segundo premolar superior	MM <sub>1</sub>	momento del brazo de resistencia en la carnífera, estimado como la distancia entre el cóndilo mandibular y el primer molar inferior (hasta la unión entre el trigónido y el talónido)
P <sup>2</sup> ML	anchura mediolateral del segundo premolar superior	MFL	longitud de la fosa masetérica, medida como la distancia entre el cóndilo mandibular y el borde anterior de la fosa masetérica
P <sup>3</sup> AP	longitud anteroposterior del tercer premolar superior	JDP <sub>4</sub>	altura de la rama mandibular entre el P <sub>3</sub> y el P <sub>4</sub>
P <sup>3</sup> ML	anchura mediolateral del tercer premolar superior	JBP <sub>4</sub>	anchura de la rama mandibular entre el P <sub>3</sub> y el P <sub>4</sub>
P <sup>4</sup> AP	longitud anteroposterior del cuarto premolar superior	JDM <sub>1</sub>	altura de la rama mandibular entre el P <sub>4</sub> y el M <sub>1</sub>
P <sup>4</sup> ML	anchura mediolateral del cuarto premolar superior, medida a través del protocono	JBM <sub>1</sub>	anchura de la rama mandibular entre el P <sub>4</sub> y el M <sub>1</sub>
P <sup>4</sup> MLbl	anchura mediolateral del cuarto premolar superior, medida entre el paracono y el metacono	JDM <sub>2</sub>	altura de la rama mandibular detrás del M <sub>1</sub>
P <sup>4</sup> APpr	longitud anteroposterior del protocono del cuarto premolar superior	JBM <sub>2</sub>	anchura de la rama mandibular detrás del M <sub>1</sub>
P <sup>4</sup> APmt	longitud anteroposterior del metacono del cuarto premolar superior	SYML	longitud de la sínfisis mandibular, medida por el margen anteroventral
M <sup>1</sup> AP	longitud anteroposterior del primer molar superior		

mesocarnívoros (Meso), hipocarnívoros (Hipo) e insectívoros (Ins) (Tabla II).

Las publicaciones utilizadas ofrecen datos sobre la frecuencia de ocurrencia en las heces de los distintos recursos (grandes vertebrados, pequeños vertebrados, frutos/vegetales e insectos). En el caso de las presas vertebradas, existe el problema de que el consumo de las de dimensiones reducidas va a estar sobreestimado, debido a que normalmente producen mayor cantidad de residuos sin digerir (pelos, dientes y huesos pequeños) que las presas de gran tamaño (MECH 1970, FLOYD et al. 1978, ACKERMAN et al. 1984, WEAVER 1993, RUEHE et al. 2003, MARKER et al. 2003, JETHVA & JHALA 2004). Sin embargo, este problema afecta fundamentalmente a los cuatro cánidos hipercarnívoros y en este caso no existen dudas de que su alimentación se basa casi exclusivamente en presas grandes. Respecto a los cánidos que consumen tanto pequeños vertebrados como materia vegetal, ambos recursos dejan bastantes residuos identificables en las heces (en el caso de los frutos se suelen identificar semillas y trozos de cáscara o piel, por ejemplo). En aquellos casos en que para una determinada especie se ofrecieran datos de distintas poblaciones o tomados en diferentes épocas del año, los valores de frecuencia de ocurrencia fueron promediados. De esta forma pudieron establecerse las cuatro categorías tróficas mencionadas anteriormente:

1) Hipercarnívoros (>90% de grandes vertebrados en la dieta), esta categoría incluye a cuatro especies, *Canis lupus*, *Lycaon pictus*, *Cuon alpinus* y *Speothos venaticus*).

2) Mesocarnívoros (>50% de pequeños vertebrados en la dieta).

3) Hipocarnívoros (<50% de pequeños vertebrados en la dieta), se trata de especies verdaderamente omnívoras, ya que incluyen proporciones variables de los distintos recursos (animales, plantas, insectos y materia vegetal) en su dieta.

4) Insectívoros (>50% de insectos en la dieta), esta categoría incluye solo dos especies, *Lycalopex vetulus* y *Otocyon megalotis*, que son especialmente dependientes del consumo de insectos (fundamentalmente termitas).

Para ocho de las 32 especies de cánidos incluidas en la base de datos osteométricos (*Pseudalopex gymnocercus*, *Fennecus zerda*,

*Otocyon megalotis*, *Urocyon littoralis*, *Vulpes bengalensis*, *Vulpes corsac*, *Vulpes pallida* y *Vulpes ruepelli*) no se encontraron datos cuantitativos de la proporción de cada tipo de alimento en su dieta, por lo que se clasificaron tomando como base la información cualitativa disponible.

Los resultados obtenidos se muestran en gráficos que representan los distintos algoritmos ajustados, de manera que pueda apreciarse visualmente la región del morfoespacio ocupada por las dos especies extintas que son objeto de estudio.

En primer lugar se trató de caracterizar a las cuatro especies hipercarnívoras (*C. lupus*, *C. alpinus*, *S. venaticus* y *L. pictus*) respecto al resto de las especies, estableciendo solo dos categorías tróficas, hipercarnívoros vs. omnívoros.

Mediante una primera serie de discriminación, realizada incluyendo solo las variables de la dentición inferior, se obtuvo una función discriminante que incluyendo cinco variables, permite reclasificar correctamente al 94,2% de las muestras (93,8% mediante validación cruzada o método "leave one out", el cual permite obtener el grupo en el que se clasifica cada muestra mediante una función obtenida con las mismas variables, pero a partir de los demás casos). Esta primera función discriminante sería:

$$\Phi = -2,231 - 7,373(C_1 ML) + 7,725(P_3 AP) - 4,104(M_1 AP) + 1,890(M_1 MLta) + 5,474(M_2 AP);$$

$\chi^2 = 153,6$  ( $p < 0,001$ ),  $D^2 = 2,803$  ( $\chi^2$ : test de chi-cuadrado para la independencia de las variables,  $D^2$ : distancia de Mahalanobis entre los centroides de cada grupo).

Conforme a esta función, los cuatro individuos de *C. mosbachensis* incluidos en el análisis son clasificados como omnívoros, mientras que en el caso de *L. lycaonoides*, existen discrepancias. Así, mientras que la mandíbula del ejemplar IQW 1985/20555, del yacimiento de Untermassfeld, se sitúa claramente en la porción del morfoespacio ocupada por los cánidos hipercarnívoros, las mandíbulas VM-2255 y VM-2256, de Venta Micena, quedarían clasificadas dentro del grupo de los omnívoros (Figura 3, A).

En segundo lugar y a partir de las variables medidas en la dentición superior, se consigue la discriminación de las especies hipercarnívoras frente al resto con un 93,7% de reclasificaciones correctas (el mismo porcentaje mediante

TABLA II. Masa corporal media (macho/hembra), categoría trófica y rango geográfico de las distintas especies de cánidos actuales incluidas en los análisis. Se incluyen las referencias bibliográficas a partir de las cuáles se ha obtenido la información sobre los hábitos tróficos de cada especie. Hiper: hipercarnívoro, Meso: mesoarnívoro, Hipo: hipocarnívoro, Ins: insectívoro. Referencias bibliográficas completas (Torregrosa 2008).

Especie	MC media (macho/hembra)	Categoría trófica	Rango geográfico	Referencias
<i>Alopex lagopus</i> (ALA)	3,5 (3,8/3,2)	Meso	regiones árticas de Eurasia y Norteamérica	Angerbjorn (1999), Dalerum & Angerbjorn (2000), Elmhagen <i>et al.</i> (2000)
<i>Atelocynus microtis</i> (AMI)	8,6	Meso	norte de Sudamérica, al este de los Andes en Colombia, Ecuador y Perú; sur del Amazonas en Brasil	Leite (2000)
<i>Canis adustus</i> (CAD)	9,2 (9,4/8,3)	Meso	África tropical	Atkinson <i>et al.</i> (2000), Loveridge & Macdonald (2003)
<i>Canis aureus</i> (CAU)	10,1 (12,0/10,0)	Meso	norte y este de África, sureste de Europa y sur de Asia	Mukherjee <i>et al.</i> (2004)
<i>Canis latrans</i> (CLA)	12,8 (13,4/11,4)	Meso	Panamá, México, Estados Unidos, Canadá y Alaska	Bowyer <i>et al.</i> (1983), Litvaitis (1981), Hidalgo-Mihart <i>et al.</i> (2001), Johnson & Hansen (1979), Fichter <i>et al.</i> (1955), Ario <i>et al.</i> (2002)
<i>Canis lupus</i> (CLU)	31,8 (42,5/36,2)	Hiper	Estados Unidos, Alaska, Canadá, México (una pequeña población) y Eurasia	Jethva & Jhala (2004), Meriggi <i>et al.</i> (1996), Jhala (1993), Jedrzejewski <i>et al.</i> (2000), Potvin <i>et al.</i> (1988a), Potvin <i>et al.</i> (1988b), Thurber & Peterson (1993), Gazzola <i>et al.</i> (2005), Mattioli <i>et al.</i> (2004)
<i>Canis mesomelas</i> (CME)	7,9 (8,3/7,4)	Meso	África	Loveridge & Macdonald (2003), Kaunda & Skinner (2003)
<i>Canis simensis</i> (CSI)	14,5 (16,4/12,7)	Meso	Etiopía	Sillero-Zubiri & Gottelli (1995)
<i>Cerdocyon thous</i> (CTH)	6,4 (7,0/6,4)	Hipo	Colombia, Venezuela, Paraguay, Uruguay y el norte de Argentina	de Almeida (2004), Gatti <i>et al.</i> (2006), Macfadem & Marinho-Filho (2002)
<i>Chrysocyon brachyurus</i> (CBR)	22,2 (23,0/20,0)	Hipo	Brasil, Perú, Paraguay, Uruguay y Argentina	Macfadem & Marinho-Filho (2002), Aragona & Setz (2001), de Almeida (2004)
<i>Cuon alpinus</i> (CAL)	16,7 (17,5/12,0)	Hiper	centro y este de Asia; La India, Birmania y el Archipiélago Malayo	Karant & Sunquist (1995), Johnsingh (1993), Venkataraman <i>et al.</i> (1995), Austin in Durbin <i>et al.</i> (2004)
<i>Fennecus zerda</i> (FZE)	1,3 (1,2/1,2)	Hipo	Sahara central, norte de Marruecos, Kuwait, norte de Nigeria y el Chad	Dragesco-Joffé (1993)
<i>Lycalopex vetulus</i> (LVE)	3,3 (3,5/3,2)	Ins	suroeste de Brasil	de Almeida (2004), Macfadem & Marinho-Filho (2002)
<i>Lycan pictus</i> (LPI)	25,1 (25,0/25,0)	Hiper	Namibia, Botswana, Mozambique, partes de Zimbabue, Swazilandia y Transvaal	Krüger <i>et al.</i> (1999), Schaler (1972), Creel & Creel (2002), Kruuk (1972), Malcolm & Lawick (1975), Radloff & Du Toit (2004)
<i>Nyctereutes procyonoides</i> (NPR)	6,2 (5,5/5,8)	Hipo	Siberia del este, norte de China, norte de Vietnam, Corea, Japón y norte y oeste de Europa	Kauhala & Auriola (2001)
<i>Otocyon megalotis</i> (OME)	4,0 (4,0/4,3)	Ins	Etiopía, sur de Sudán, Tanzania, Angola, Rodesia y Sudáfrica	Nell (1978, 1990)
<i>Pseudalopex culpaeus</i> (PCU)	8,8 (12,2/9,9)	Meso	medio oeste de Sudamérica	Johnson & Franklin (1994), Jaksic <i>et al.</i> (1980), Iriarte <i>et al.</i> (1989)
<i>Pseudalopex gryseus</i> (PGR)	4,8 (4,6/4,2)	Meso	Patagonia y el oeste de Argentina	Johnson & Franklin (1994), Jaksic <i>et al.</i> (1980), Simonetti <i>et al.</i> (1984)
<i>Pseudalopex gymnocercus</i> (PGY)	5,9 (5,5/5,0)	Meso	Paraguay, Uruguay, el sur de Brasil, el este de Bolivia y Argentina	Cravino <i>et al.</i> (1997), Crespo (1971), Farias (2000)
<i>Pseudalopex sechurae</i> (PSE)	5,9 (5,0/4,0)	Hipo	Ecuador y Perú	Asa & Wallace (1990)
<i>Speothos venaticus</i> (SVE)	7,1 (9,0/10,0)	Hiper	Panamá y Argentina	Zuercher <i>et al.</i> (2005)
<i>Urocyon cinereoargenteus</i> (UCI)	4,6 (5,4/5,0)	Hipo	Norteamérica, Canadá, Venezuela y Colombia	Hockman & Chapman (1983)
<i>Urocyon littoralis</i> (ULI)	2,3 (1,9/1,9)	Hipo	en las seis grandes Islas del Canal (costa sur de California, Norteamérica)	Laughrin (1973, 1977), Collins & Laughrin (1979), Moore & Collins (1995)
<i>Vulpes bengalensis</i> (VBE)	2,5 (2,7/2,2)	Hipo	Pakistan, La India, Nepal y Bangladesh	Johnsing (1978), Manakadan & Rahmani (2000)
<i>Vulpes cana</i> (VCA)	1,6 (1,1/1,0)	Hipo	todos los países del Medio Este	Geffen <i>et al.</i> (1992)
<i>Vulpes chama</i> (VCH)	3,1 (2,6/2,6)	Meso	desierto sub-Sahariano	Kok & Nel (2004)
<i>Vulpes corsac</i> (VCO)	2,2 (2,3/2,1)	Meso	Asia central	Geptner <i>et al.</i> (1967), Sidorov & Botvinkin (1987), Sidorov & Polyschuk (2002)
<i>Vulpes ferrilata</i> (VFE)	3,0 (3,7/3,5)	Meso	India, China y parte de Nepal	Schaller (1998)
<i>Vulpes macrotis</i> (VMA)	2,4 (2,3/2,1)	Meso	Oregón, Baja California y México	White <i>et al.</i> (1996)
<i>Vulpes pallida</i> (VPA)	2,3 (2,2/2,6)	Hipo	Senegal, norte de Sudán y Somalia	Dorst & Dandelot (1970), Kingdon (1997)
<i>Vulpes rueppellii</i> (VRU)	2,1 (2,4/2,4)	Hipo	norte de África, Pakistán, Israel y Jordan	Lenaim (2000), Olfemann (1996)
<i>Vulpes vulpes</i> (VVU)	5,9 (5,8/4,8)	Hipo	Eurasia, Norteamérica, norte de África y Australia	Hockman & Chapman (1983), Doncaster <i>et al.</i> (1990)

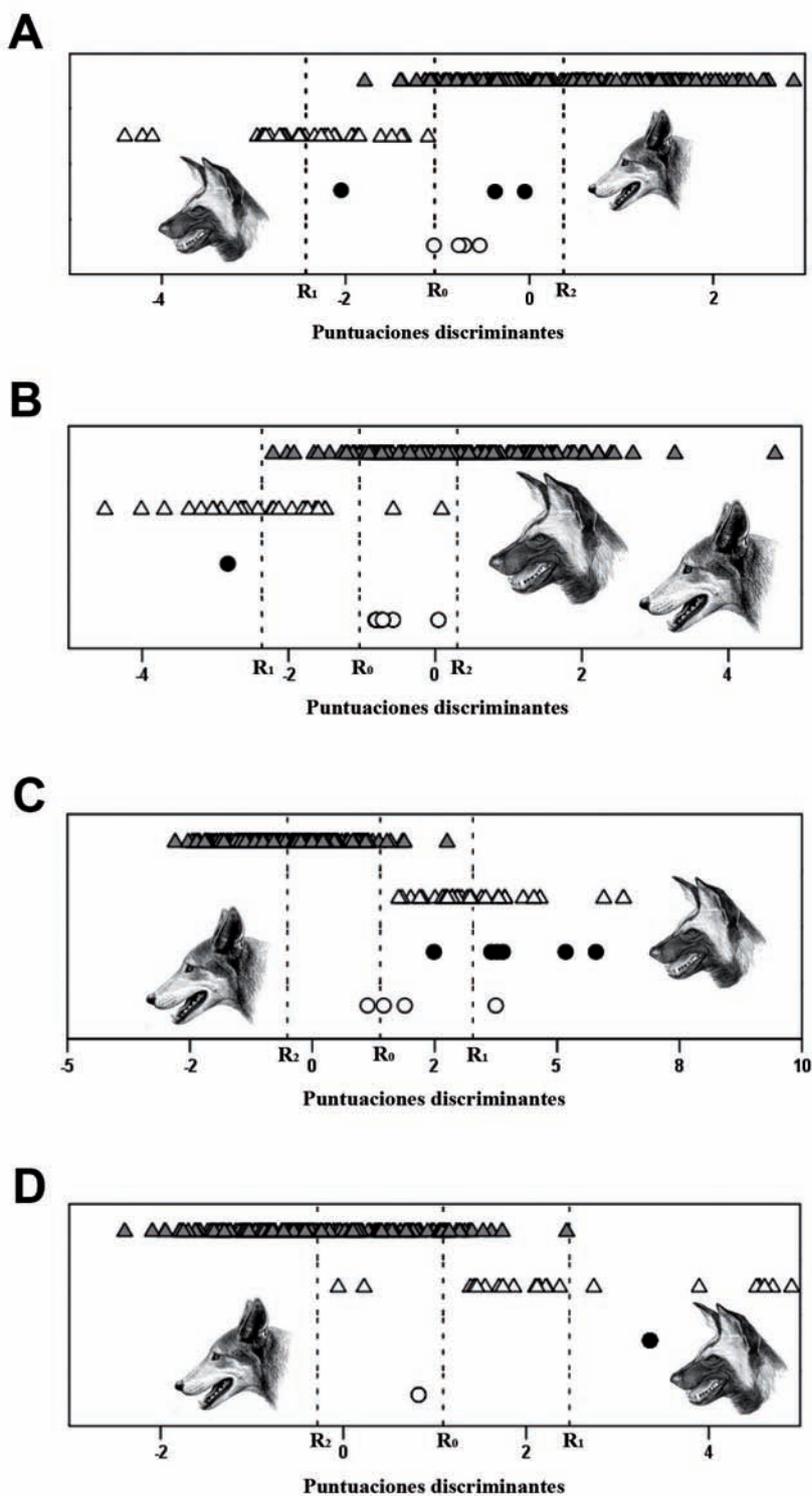


Fig. 3. Representación de las funciones discriminantes que incluyen distintas variables medidas en la dentición inferior **A** ( $C_1ML$ ,  $P_3AP$ ,  $M_1AP$ ,  $M_1MLTA$ ,  $M_2AP$ ), en la dentición superior **B** ( $C^1AP$ ,  $P^2AP$ ,  $P^4BP$ ,  $M^2ML$ ), en la mandíbula **C** ( $JDP_4$  y  $JDM_2$ ) y en el cráneo **D** ( $PW$ ,  $MCW$  y  $I^3I^3$ ). Los triángulos blancos representan a las especies hipercarnívoras (*C. lupus*, *C. alpinus*, *S. venaticus* y *L. pictus*) y los triángulos grises al resto de las especies, clasificadas en general como omnívoras. Círculos blancos: *C. mosbachensis*; Círculos negros: *L. lycaonoides*.  $R_1$  y  $R_2$  representan los centroides de cada grupo y  $R_0$  marca el límite entre los dos grupos.

validación cruzada). La función discriminante en este caso sería:

$$\Phi = -4,663 - 4,820(C^1AP) + 10,371(P^2AP) - 7,376(P^4MLpr) + 7,595(M^2ML); \chi^2 = 127,2 \text{ (} p < 0,001 \text{), } D^2 = 2,671.$$

Tomando como base esta función discriminante, seis ejemplares de *C. mosbachensis* quedan clasificados como omnívoros, mientras que el único espécimen de *L. lycaonoides* incluido es clasificado como hipercarnívoro (Figura 3, B).

Una nueva serie de discriminación, basada en las variables métricas de la mandíbula, permitió obtener una función discriminante que, incorporando sólo dos variables, proporciona un 98,0% de reclasificaciones correctas (97,6% para la validación cruzada):

$$\Phi = -11,823 + 34,730(JDM_2) + 58,286(JDP_4); \chi^2 = 240 \text{ (} p < 0,001 \text{), } D^2 = 3,793.$$

En este caso, seis individuos de la especie *L. lycaonoides* quedan clasificados como hipercarnívoros (incluidas las dos hemimandíbulas de Venta Micena, que en el análisis discriminante basado en medidas de la dentición inferior eran clasificadas dentro del grupo de los cánidos omnívoros). De las cuatro hemimandíbulas de *C. mosbachensis* incluidas en el análisis, todas pertenecientes al yacimiento de Untermassfeld, tres de ellas se localizan próximas al límite entre ambos grupos y una cuarta ocupa la misma región del morfoespacio que los cánidos hipercarnívoros (Figura 3, C).

Por último, se realizó una serie de discriminación incluyendo las variables medidas en el cráneo, obteniéndose una función que con sólo tres variables consigue un 90,9% de reclasificaciones correctas (un 90,4% mediante validación cruzada):

$$\Phi = -10,480 + 17,83(PW) - 7,2(MCW) + 65,446(I^3I^3); \chi^2 = 112,56 \text{ (} p < 0,001 \text{), } D^2 = 2,758.$$

Conviene indicar que la especie hipercarnívora *C. alpinus* quedó excluida en este análisis, al no contar con los valores de la variable MCW para dicho taxón. Esta función clasifica claramente a *L. lycaonoides* como hipercarnívoro y a *C. mosbachensis* como omnívoro (Figura 3, D).

En función de los coeficientes de carga de las variables osteométricas seleccionadas en las funciones discriminantes se puede analizar

qué aspectos de la morfología craneodental se encuentran especialmente implicados en la discriminación entre los grupos tróficos, lo que permitirá caracterizarlos anatómicamente. De este modo, podemos decir que los cánidos hipercarnívoros presentan una anatomía craneodental singular, en la que destaca a nivel de la dentición un mayor desarrollo de los caninos y de las carníceras, la presencia de un talónido reducido en el  $M_1$ , así como un menor desarrollo relativo de los premolares ( $P^2AP$ ,  $P_3AP$ ) y de los molares postcarníceras ( $M_2AP$ ,  $M^2ML$ ). A nivel de la mandíbula, en las formas hipercarnívoras es relativamente más ancha en sentido bucolingual y más profunda en sentido dorsoventral, presentando además estas especies un rostro relativamente corto y ensanchado.

Todas estas características las comparte el cánido del Plio-Pleistoceno *L. lycaonoides*, que en función de su anatomía craneodental es clasificado como una especie de hábitos tróficos hipercarnívoros, es decir, que incluiría más de un 90% de carne en su dieta. Por su parte, la otra especie extinta analizada, *C. mosbachensis*, quedaría clasificada de momento junto a los cánidos de alimentación omnívora, aunque en la forma de su mandíbula se asemejaría más a las especies hipercarnívoras actuales.

El siguiente paso fue encontrar aquellas características que distinguen a los cánidos clasificados como mesocarnívoros (más de un 50% de carne en su dieta, constituida principalmente por pequeños vertebrados) de aquellos agrupados dentro de la categoría hipocarnívoros (con un consumo de carne inferior al 50%). Quedaron excluidos de estos análisis tanto los hipercarnívoros como los insectívoros, lo que nos va a permitir afinar más a la hora de inferir los hábitos tróficos de *C. mosbachensis*, que claramente no pertenece a ninguno de esos dos grupos.

Mediante una primera serie de discriminación, realizada incluyendo sólo las variables de la dentición inferior, se obtuvo una función discriminante que incluye cuatro variables y permite reclasificar correctamente al 78,7% de las muestras (un 76,2% mediante validación cruzada):  $\Phi = -8,917 + 4,587(C_1ML) + 10,945(P_4ML) - 6,014(M_2AP) + 2,183(P_2M_1); \chi^2 = 55,7 \text{ (} p < 0,001 \text{), } D^2 = 1,55.$

Según esta función, los cuatro individuos de *C. mosbachensis* incluidos en el análisis son

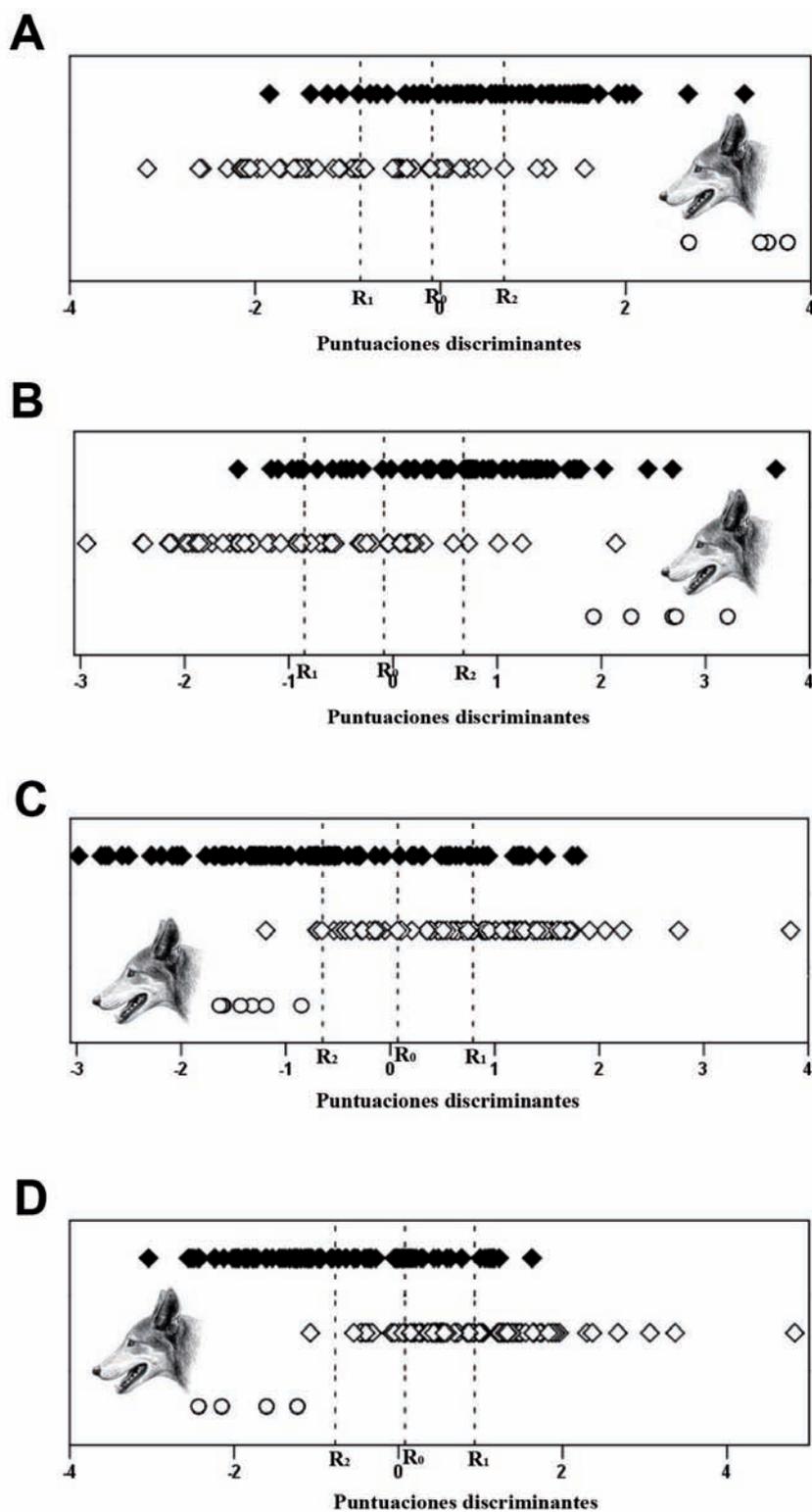


Fig. 4. Representación de las funciones discriminantes que incluyen distintas variables medidas en la dentición inferior **A** ( $C_1ML, P_4ML, M_2AP, P_2M_1$ ) y **B** ( $P_3ML, P_4ML, M_1MLta, P_2M_1$ ); y en la dentición superior **C** ( $I^3AP, M^1AP$ ) y **D** ( $I^3AP, M^1AP, P^4APmt, P^2AP$ ). Los rombos blancos representan a los cánidos hipocarnívoros y los negros a los mesocarnívoros. Círculos blancos: *C. mosbachensis*.  $R_1$  y  $R_2$  representan los centroides de cada grupo y  $R_0$  marca el límite entre los dos grupos.

clasificados como mesocarnívoros, con una probabilidad de pertenencia a dicho grupo entre un 99% y un 100% (Fig. 4, A).

Una segunda combinación de cuatro variables de la dentición inferior permite reclasificar correctamente un 77,0% de las muestras (un 76,2% mediante validación cruzada):  $\Phi = -11,331 + 9,736 (P_3ML) + 8,752 (P_4ML) - 7,374 (M_1MLta) + 2,513 (P_2M_1)$ ;  $\chi^2 = 54,3$  ( $p < 0,001$ ),  $D^2 = 1,527$ .

En esta ocasión, se analizaron cinco ejemplares de la especie *C. mosbachensis*, que quedaron clasificados como mesocarnívoros, con una probabilidad de pertenencia a dicho grupo de entre un 96% y un 99% (Fig. 4, B).

A partir de las variables de la dentición superior se obtuvieron otras dos funciones, que permiten discriminar en mayor o menor medida a las especies mesocarnívoras de las hipocarnívoras. La primera de estas funciones incluye dos variables y permite un porcentaje de reclasificaciones correctas del 75,9% (igual porcentaje mediante validación cruzada):

$$\Phi = -6,030 - 11,491 (I^3AP) + 12,652 (M^1AP); \chi^2 = 78,5 \text{ (} p < 0,001 \text{), } D^2 = 1,44.$$

Los siete individuos de *C. mosbachensis* analizados en esta ocasión quedan de nuevo incluidos en el grupo de los mesocarnívoros, con una probabilidad de pertenencia a dicho grupo entre un 79% y un 92% (Figura 4, C).

La segunda función basada en la dentición superior suma dos variables a las del análisis anterior y permite aumentar el porcentaje de reclasificaciones correctas hasta un 81,6% (80,5% mediante validación cruzada):  $\Phi = -4,930 - 12,275 (I^3AP) + 12,147 (M^1AP) - 11,878 (P^4APmt) + 7,508 (P^2AP)$ ;  $\chi^2 = 100,9$  ( $p < 0,001$ ),  $D^2 = 1,696$ .

En este caso cuatro ejemplares de la especie *C. mosbachensis* son clasificados como mesocarnívoros por la función discriminante, con una probabilidad de pertenencia a este grupo de entre un 90% y un 99% (Figura 4, D).

Por desgracia, ni a partir de las variables mandibulares ni usando las craneales fue posible encontrar una buena función de discriminación entre las dos categorías tróficas comparadas.

Podemos hablar, sin embargo, de que existen ciertas características de la dentición de los cánidos distintivas entre aquellas formas de

alimentación más carnívora (mesocarnívoros) y aquellas que son realmente omnívoras, con una proporción variable de carne, vegetales, frutos e insectos en su dieta (lo que aquí hemos denominado hipocarnívoros). Así, los mesocarnívoros se caracterizan, respecto a la dentición inferior, por presentar unos premolares relativamente más anchos, un mayor desarrollo de la serie dentaria en general y unos caninos más robustos. Por el contrario, los hipocarnívoros tienen el talónido de la carnífera ( $M_1$ ) más ancho y un molar postcarnífera ( $M_2$ ) relativamente mayor.

En cuanto a la dentición superior, en el caso de los mesocarnívoros destaca el mayor desarrollo de los incisivos y del metacono de la carnífera ( $P^4$ ). Aquellas especies que incluyen una menor proporción de carne en su dieta (hipocarnívoros), presentan un molar postcarnífera ( $M^1$ ) más desarrollado y un  $P^2$  relativamente más largo.

Pese a todo, la discriminación entre meso e hipocarnívoros dista mucho de ser perfecta, ya que se da en todos los casos un alto grado de solapamiento entre ambos grupos. Entre los cánidos actuales, en general, existe una gran homogeneidad en cuanto a su anatomía craneodental, por lo que resulta complicado encontrar variables métricas que permitan clasificar a los individuos en función de sus hábitos tróficos. Esta homogeneidad se debe, en gran medida, a la inevitable influencia del legado filogenético, ya que los cánidos conservan una dentición que podría considerarse como "primitiva" dentro de los carnívoros, reteniendo todas las piezas. Así, ni siquiera para las cuatro especies clasificadas como hipercarnívoras se pudieron encontrar funciones que reclasificaran correctamente al 100% de los ejemplares. Este bajo grado de especialización les confiere a los cánidos una gran flexibilidad dietética a nivel individual y, además, una mayor plasticidad evolutiva a nivel específico en relación a otros carnívoros con una morfología craneodental más derivada, como hiénidos o félidos. Ello representa una ventaja considerable a la hora de adaptarse a las fuentes de alimento disponibles en las distintas épocas del año y a las circunstancias ambientales cambiantes en el transcurso del tiempo geológico. Tales características permitieron, por ejemplo, la rápida diversificación de los cánidos durante el Pleistoceno tras colonizar Sudamérica,

continente en el que los carnívoros placentados estaban ausentes antes del surgimiento del istmo de Panamá a finales del Plioceno.

Los especímenes de *Canis mosbachensis*, por su parte, se localizan claramente en la porción del morfoespacio ocupada por aquellas especies mesocarnívoras que siempre quedan clasificadas como tal, como es el caso de *Canis simensis*, *Canis aureus*, *Canis adustus* y *Canis mesomelas*. Por lo tanto, tal y como ocurre con los chacales, la dieta de *Canis mosbachensis* estaría constituida en más del 50% por la carne de pequeñas presas vertebradas, dieta que se complementarían con otro tipo de recursos, como frutos o insectos, pero que se consumirían en menor proporción.

## CONCLUSIONES

Se pueden establecer diferentes categorías tróficas en función de la proporción de carne que incluyen los cánidos en su dieta, de manera que se establece una secuencia hipercarnívoro-mesocarnívoro-hipocarnívoro, que viene acompañada por un cambio en las proporciones craneométricas. Las especies hipercarnívoras se caracterizan por un extraordinario desarrollo de la región cortante de su dentición, al igual que de sus caninos e incisivos, ya que a diferencia de otros depredadores como los félidos, que matan por sofocación, los cánidos utilizan sus incisivos junto a los caninos para morder y eviscerar a sus presas (Biknevicius et al., 1996). Estas formas presentan también un cráneo robusto, con un rostro acortado y unas mandíbulas fuertes, lo que les permite tanto ejercer mayor fuerza de mordedura como resistir los grandes esfuerzos dorsoventrales y de torsión generados durante la caza.

A pesar de que la discriminación entre mesocarnívoros e hipocarnívoros dista de ser perfecta, existen ciertas características del esqueleto craneodental de ambos grupos que permite distinguirlos. Así, los mesocarnívoros, como el coyote, los chacales o el zorro ártico, presentan un mayor desarrollo de los incisivos y los caninos, junto a unos premolares más robustos. Los hipocarnívoros, en cambio, como ciertos zorros, el perro mapache o el fenec, se caracterizan por el desarrollo de la región trituradora de la dentición.

Respecto a las especies extintas analizadas, en el caso de *C. mosbachensis* estaríamos ante un cánido de tamaño medio, cuya

anatomía craneodental sería la propia de una especie mesocarnívora, con una proporción relativamente elevada de carne en la dieta, pero constituida en su gran mayoría por pequeños mamíferos. Probablemente también incluiría otras fuentes de alimentación en su dieta, como frutos o insectos, en función de la disponibilidad de estos recursos en las distintas épocas del año. Los estudios biogeoquímicos realizados en el yacimiento de Venta Micena confirman tales preferencias tróficas, ya que sus valores de  $\delta^{15}\text{N}$  (+4,7‰ en promedio) son los más bajos de los estimados entre los carnívoros del yacimiento (rango de valores medios de  $\delta^{15}\text{N}$ : 5,4-6,3‰; PALMQVIST et al. 2003, 2008a, 2008b).

Este tipo de alimentación basada principalmente en el consumo de carne de pequeñas presas vertebradas, no precisa de la cooperación de una jauría, por lo que su estructura social podría oscilar en función de los recursos disponibles, variando desde vivir formando grupos cuando los recursos fueran abundantes hasta hacerlo en parejas o incluso vivir en solitario cuando los recursos fueran limitados.

*Lycaon lycaonoides*, por su parte, sería sin duda un cánido hipercarnívoro. Los resultados del análisis biogeoquímico de la asociación de Venta Micena muestran que esta especie presenta el segundo valor más alto de  $\delta^{15}\text{N}$  (+5,8‰) entre los hipercarnívoros (detrás del félido con dientes de sable *Homotherium latidens*, cuyo valor medio es de +6,3‰), por lo que abatiría ungulados pacedores en ambientes despejados de árboles, tales como crías de caballo y bisontes o caprinos adultos (PALMQVIST et al. 2003, 2008a, 2008b). Su gran tamaño corporal y su dentición altamente especializada hacia una dieta hipercarnívora son consistentes con la idea de un depredador social capaz de abatir presas unguladas de gran tamaño en relación al propio. Los cánidos no utilizan sus extremidades para atrapar a sus presas, por lo que solo cuentan con sus mandíbulas a la hora de derribarlas. Es por esto que sólo aquellas especies que cazan en grupo son capaces de depredar sobre ungulados mayores que ellas. Por lo tanto, es razonable asumir que *L. lycaonoides* vivía en jaurías, posiblemente liderados por una pareja alfa, al igual que ocurre con los lobos y los licaones actuales. Otra evidencia en este mismo sentido es el espectacular hallazgo que supuso un cráneo completo de *L. lycaonoides* en el yacimiento de Venta Micena (VM-7000). Dicho

cráneo presenta una acusada asimetría bilateral, faltándole varias piezas de la dentición, patologías relacionadas posiblemente con un alto grado de endogamia en la población a la que pertenecía este individuo, tal y como se evidencia en ciertas poblaciones de lobo en las que se dan elevados niveles de homocigosis génica (ver referencias en PALMQVIST et al. 1999). Estas anomalías, especialmente la ausencia de uno de los caninos superiores, resultan tan severas como para imposibilitar en gran medida el éxito de este individuo a la hora de cazar. En consecuencia, su supervivencia debió depender del abastecimiento regular de alimento por parte de otros miembros del grupo, evidenciando pues un comportamiento eusocial altamente desarrollado, como el observado en los licaones modernos.

De esta forma, se puede efectuar la inferencia de que las dos especies simpátricas de cánidos que aparecen normalmente en diversas asociaciones de mamíferos ubicadas cronológicamente en el Pleistoceno inferior y medio, tales como Venta Micena, Untermassfeld o Apollonia, presentaban hábitos tróficos y adaptaciones paleoautoecológicas bien distintas, lo que permitió su segregación ecológica en las paleobiocenosis, evitando con ello los fenómenos de competencia interespecífica que inevitablemente se hubiesen traducido en la exclusión competitiva de una de ellas, tal y como permite predecir la "regla de Hutchinson".

Desde un punto de vista metodológico, los resultados obtenidos ponen de manifiesto que las técnicas de morfometría clásica combinadas con la estadística multivariable siguen siendo una herramienta válida para analizar los aspectos de la anatomía craneodental de los carnívoros que responden a patrones ecológicos concretos, permitiendo la caracterización paleoautoecológica de las especies extintas.

#### AGRADECIMIENTOS

Mi más sincero agradecimiento a los profesores Paul Palmqvist y Miquel De Renzi, por dirigir éste y otros trabajos que forman parte de mi tesis doctoral.

#### BIBLIOGRAFÍA

ACKERMAN, B.B., LINDZE, F.G. & HEMKER, T.P. (1984): Cougar food habits in southern

Utah. *Journal of Wildlife Management* 48: 147-155.

ALBERCH, P. (1980): Ontogenesis and morphological diversification. *American Zoologist* 20: 653-667.

ANDERSSON, K. (2005): Were there pack-hunting canids in the Tertiary, and how can we know? *Paleobiology* 31: 56-72.

ANTÓN, M., SALESA, M.J., PASTOR, J.F., SÁNCHEZ, I.M., FRAILE, S. & MORALES, J. (2004b): Implications of the mastoid anatomy of larger extant felids for the evolution and predatory behaviour of sabretoothed cats (Mammalia, Carnivora, Felidae). *Zoological Journal of the Linnean Society* 140: 207-221.

ANYONGE, W. (1996): Locomotor behaviour in Plio-Pleistocene sabre-tooth cats: a biomechanical analysis. *Journal of Zoology (London)* 238: 395-413.

ARRIBAS, A. & PALMQVIST, P. (1998): Taphonomy and paleoecology of an assemblage of large mammals: hyaenid activity in the lower Pleistocene site at Venta Micena (Orce, Guadix-Baza Basin, Granada, Spain). *Geobios* 31: 3-47.

BIKNEVICIUS, A. R. & RUFF, C.B. (1992): The structure of the mandibular corpus and its relationships to feeding behaviours in extant carnivores. *Journal of Zoology (London)* 228: 479-507.

BIKNEVICIUS, A.R., VAN VALKENBURGH, B. & WALKER, J. (1996). Incisor size and shape: Implications for feeding behaviors in saber-toothed "cats". *Journal of Vertebrate Paleontology* 16: 510-521.

BOCHERENS, H., FOGEL, M.L., TUROSS, N. & ZEDER, M. (1995): Trophic structure and climatic information from isotopic signatures in Pleistocene cave fauna of southern England. *Journal of Archaeological Sciences* 22: 327-340.

COLINVAUX, P. (1986). *Introducción a la Ecología*. Editorial Limusa, Méjico, 679 pp.

DE RENZI, M. (1982): *La forma orgànica: un pretext per establir contacte amb alguns problemes de fons de la biologia*. En Estudios dedicados a Juan Peset Aleixandre, tomo III, Universidad de Valencia, pp. 349-388.

- DE RENZI, M. (1999): El Neodarwinismo y las ciencias de la forma: el porqué de una alianza inicial imposible. *Revista Española de Paleontología*, nº extr. Homenaje al Prof. J. Truyols, pp. 115–120.
- DE RENZI, M. (2006): Una aproximación biomorfodinámica al esqueleto de los vertebrados y sus consecuencias en la inferencia paleoecológica. En Fernández-Martínez, E. (ed.). *XXII Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología. Libro de resúmenes*: 23–26. Universidad de León, Secretariado de publicaciones, León.
- DE RENZI, M. (2007): Biomorphodynamics as a framework for the understanding of the vertebrate skeleton. *Journal of Morphology* 268: 1065.
- FLOYD, T.J., MECH, L.D. & JORDAN, P.A. (1978): Relating wolf scat content to prey consumed. *Journal of Wildlife Management* 42: 528–532.
- FOX-DOBBS, K., LEONARD, J.A. & KOCH, P.L. (2008). Pleistocene megafauna from eastern Beringia: paleoecological and paleoenvironmental interpretations of stable carbon and nitrogen isotope and radiocarbon records. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 261: 30–46.
- GOULD, S. J. (1970): Evolutionary paleontology and science of form. *Earth-Science Reviews* 6: 77–119.
- GOULD, S. J. & LEWONTIN, R.C. (1979): The spandrels of San Marco and the panglossian paradigm: a critique of the adaptationist programme. *Proceedings of the Royal Society of London, Biological Sciences* 205: 581–598.
- GOULD, S. J. & VRBA, E. S. (1982): Exaptation: a missing term in the science of form. *Paleobiology* 8: 4–15.
- GREGORY, W.K. (1920): On the anatomy of the preorbital fossa of equidae and other ungulates. En *Studies of comparative myology and osteology*, Nº V. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 42: 265–283.
- HERRING, S., GRIMM, A. & GRIMM, B. (1979): Functional heterogeneity in the multipinnate muscle. *American Journal of Anatomy* 154: 563–575.
- JENKINS, F.A. JR & CAMAZINE, S.M. (1977): Hip structure and locomotion in ambulatory and cursorial carnivores. *Journal of Zoology (London)* 181: 351–370.
- JETHVA, B.D. & JHALA, Y.V. (2004): Computing biomass consumption from prey occurrences in Indian wolf scats. *Zoological Biology* 23: 513–520.
- KAY, R.F. (1975): The functional adaptations of primate molar teeth. *American Journal of Physical Anthropology* 43: 195–216.
- KAY, R.F. (1977): Diets of early Miocene African hominoids. *Nature* 268: 628–630.
- KAY, R.F. & CARTMILL, M. (1977). Cranial morphology and adaptations of *Palaechthon* naemieni and other *Paromomyidae* (Plesiadapoidea, Primates), with a description of a new genus and species. *Journal of Human Evolution* 6: 19–53.
- LEWIS, M.E. (1997): Carnivoran paleoguilds of Africa: implications for hominid food procurement strategies. *Journal of Human Evolution* 32: 257–288.
- MARKER, L.L., MUNTIFERING, J.R., DICKMAN, A.J., MILLS, M.G.L. & MACDONALD, D.W. (2003): Quantifying prey preferences of free-ranging Namibian cheetahs. *South African Journal of Wildlife Research* 33: 43–53.
- MATHEUS, P.E. (1995): Diet and co-ecology of Pleistocene short-faced bears and brown bears in eastern Beringia. *Quaternary Research* 44: 447–453.
- MCGHEE, G.R. JR. (1998): *Theoretical Morphology: the Concept and its Applications*. Columbia University Press, New York, 316 pp.
- MECH, L.D. (1970): *The wolf: ecology and behaviour of an endangered species*. University of Minnesota Press, Minneapolis, Minnesota.
- MENDOZA, M. (2002): *Algoritmos para la identificación de patrones ecomorfológicos en mamíferos: contribuciones en paleoecología evolutiva*. Tesis Doctoral, Departamento de Ecología y Geología, Facultad de Ciencias, Universidad de Málaga, Málaga, 359 pp.

- MENDOZA, M. (2005): Hacia una caracterización ecomorfológica compleja: una revisión de la paleoautoecología de los ungulados. *Ameghiniana* 42: 23–248.
- MENDOZA, M., JANIS, C.M. & PALMQVIST, P. (2002): Characterising complex craniodental patterns related to feeding behaviour in ungulates: a multivariate approach. *Journal of Zoology (London)* 258: 223–246.
- MENDOZA, M. & PALMQVIST, P. (2006a): Characterizing adaptive morphological patterns related to diet in bovidae (Mammalia, Artiodactyla). *Acta Zoologica Sinica* 52: 988–1008.
- MENDOZA, M. & PALMQVIST, P. (2006b): Characterizing adaptive morphological patterns related to habitat use and body mass in Bovidae (Mammalia, Artiodactyla). *Acta Zoologica Sinica* 52: 971–987.
- MENDOZA, M. & PALMQVIST, P. (2008): Hypsodonty in ungulates: an adaptation for grass consumption or for foraging in open habitat? *Journal of Zoology (London)* 274: 134–142.
- ODUM, E.P. (1972): *Ecología*, 3ª ed. Nueva Editorial Interamericana, Méjico, 639 pp.
- PALMQVIST, P. & ARRIBAS, A. (2001): Taphonomic decoding of the paleobiological information locked in a lower Pleistocene assemblage of large mammals. *Paleobiology* 27: 512–530.
- PALMQVIST, P., ARRIBAS, A. & MARTÍNEZ-NAVARRO, B. (1999): Ecomorphological study of large canids of southeastern Spain. *Lethaia* 32: 75–88.
- PALMQVIST, P., GRÖCKE, D.R., ARRIBAS, A. & FARIÑA, R.A. (2003): Paleoecological reconstruction of a Lower Pleistocene large mammal community using biogeochemical ( $\delta^{13}\text{C}$ ,  $\delta^{15}\text{N}$ ,  $\delta^{18}\text{O}$ , Sr:Zn) and ecomorphological approaches. *Paleobiology* 29: 205–229.
- PALMQVIST, P., MARTÍNEZ-NAVARRO, B. & ARRIBAS, A. (1996): Prey selection by terrestrial carnivores in a lower Pleistocene paleocommunity. *Paleobiology* 22: 514–534.
- PALMQVIST, P., PÉREZ-CLAROS, J.A., GRÖCKE, D.R. & JANIS, C.M. (2008a). Tracing the ecophysiology of ungulates and predator–prey relationships in an early Pleistocene large mammal community. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 266: 95–111.
- PALMQVIST, P., PÉREZ-CLAROS, J.A., JANIS, C.M., FIGUEIRIDO, B., TORREGROSA, V. & GRÖCKE, D.R. (2008b): Biogeochemical and ecomorphological inferences on prey selection and resource partitioning among mammalian carnivores in an early Pleistocene community. *Palaiois* 23: 724–737.
- RAUP, D.M. & MICHELSON, A. (1965): Theoretical morphology of the coiled shell. *Science* 147: 1292–1295.
- REIF, W.E., THOMAS, R.D.K. & FISCHER, M.S. (1985): Constructional morphology: the analysis of constraints in evolution. *Acta Biotheoretica* 34: 233–248.
- ROHLF, F.J. & MARCUS, L.F. (1993): A revolution in morphometrics. *Trends in Ecology and Evolution* 8: 129–132.
- RUEHE, F., BUSCHMANN, I. & WAMELING, A. (2003): Two models for assessing the prey mass of European ungulates from wolf scats. *Acta Theriologica* 48: 527–537.
- SALESA, M.J., ANTÓN, M., TURNER, A. & MORALES, J. (2005): Aspects of the functional morphology in the cranial and cervical skeleton of the sabre-toothed cat *Paramachairodus ogygia* (Kaup, 1832) (Felidae, Machairodontinae) from the Late Miocene of Spain: implications for the origins of the machairodont killing bite. *Zoological Journal of the Linnean Society* 144: 363–377.
- SEILACHER, A. (1991). Self-organizing mechanisms in morphogenesis and evolution. En Schmidt-Kittler, N. & Vogel, K. (eds). *Constructional Morphology and Evolution*: 251–271. Springer-Verlag, Berlin.
- TORREGROSA, V. (2008): *Análisis ecomorfológico de grandes carnívoros del Plio-Pleistoceno (Familias Canidae, Hyaenidae y Felidae)*. Tesis Doctoral, Departamento de Ecología y Geología, Facultad de Ciencias, Universidad de Málaga, Málaga, 240 pp.

- VAN VALKENBURH, B. (1987): Skeletal indicators of locomotor behavior in living and extinct carnivores. *Journal of Vertebrate Paleontology* 7: 162-182.
- VAN VALKENBURH, B. (1988): Trophic diversity in past and present guilds of large predatory mammals. *Paleobiology* 14: 155-173.
- VAN VALKENBURH, B. (1989): Carnivore dental adaptations and diet: a study of trophic diversity within guilds. En Gittleman, J.L. (ed). *Carnivore Behavior, Ecology, and Evolution*: 410-436. Cornell University Press, Ithaca, New York.
- VAN VALKENBURH, B. & HERTEL, F. (1993): Tough times at La Brea: tooth breakage in large carnivores of the Late Pleistocene. *Science* 261: 456-459.
- VAN VALKENBURH, B. & KOEPFLI, K. (1993): Cranial and dental adaptations for predation in canids. En Dunstone, N. & Gorman, M.L. (eds). *Mammals as Predators. Symposia of the Zoological Society of London* 65: 15-37. Oxford University Press, Oxford.
- VAN VALKENBURH, B. & RUFF, C.B. (1987): Canine tooth strength and killing behavior in large carnivores. *Journal of Zoology (London)* 212: 379-397.
- WEAVER, J.L. (1993). Refining the equation for interpreting prey occurrence in gray wolf scats. *Journal of Wildlife Management* 57: 534-538.
- WEIJS, W.A. (1980): Biomechanical models and the analysis of form: a study of the mammalian masticatory apparatus. *American Zoology* 20: 707-719.
- WEIJS, W.A. & DANTUMA, R. (1975): Electromyography and mechanics of mastication in the albino rat. *Journal of Morphology* 146: 1-34.