



LOS CÁNIDOS PREHISTÓRICOS MEXICANOS ANTES DE LA LLEGADA DEL PERRO

Joaquín Arroyo-Cabrales

Laboratorio de Arqueozoología "M. en C. Ticul Álvarez Solózano", Subdirección de Laboratorios y Apoyo Académico, Instituto Nacional de Antropología e Historia, Moneda # 16, Col. Centro, 06060 México, D. F., MÉXICO E-mail: arromatu5@yahoo.com.mx

Oscar Carranza Castañeda

Instituto de Geología, Campus Juriquilla, Querétaro, Querétaro, MÉXICO
E-mail: carranza@dragon.geociencias.unam.mx

Resumen

La familia *Canidae* (Mammalia) evolucionó en Norteamérica y, especialmente el género *Canis* se originó en México a fines del Mioceno (4,9 Ma), representado por *Canis ferox*. Mientras pocos fósiles de *Canis* aparecen en el Plioceno (4,7—2,6 Ma), es en el Pleistoceno (2,6—0,01 Ma), cuando esta la mayor diversidad del género, con 7 especies, siendo *C. lupus* un inmigrante asiático; otras 5 evolucionaron en el continente americano, a partir de otros asiáticos: *C. cedazoensis*, *C. edwardii*, *C. dirus*, *C. latrans* y *C. rufus*. Las primeras 2 sólo se conocen de principios del periodo Pleistocénico. *C. dirus* fue abundante en el Pleistoceno tardío, extinguiéndose a fines de dicha época; mientras las otras 3 especies aún viven en Norteamérica. La última especie es *C. familiaris* que pudo haber llegado al continente americano a fines del Pleistoceno.

Palabras clave: *Canidae*, registro fósil, *Canis*, México, Pleistoceno.

Abstract

Family *Canidae* (Mammalia) evolved in North America, and specially the genus *Canis* originated in México at the end of the Miocene (4,9 My), represented by *Canis ferox*. While few *Canis* fossils are known from the Pliocene (4,7—2,6 My), it is at the Pleistocene (2,6—0,1 My) when the genus largest diversity is known, with 7 species, being *C. lupus* an asiatic immigrant; other 5 species evolved in the american continent from other asian immigrants: *C. cedazoensis*, *C. edwardii*, *C. dirus*, *C. latrans*, and *C. rufus*. The first 2 species are only known from the beginning of the period. *C. dirus* was abundant at the late Pleistocene, extinguishing at the end of the epoch, while the other 3 species still survive in North America. The last species is *C. familiaris* that could arrive to the american continent at the end of the Pleistocene.

Key Words: *Canidae*, fossil record, *Canis*, México, Pleistocene.

Introducción

La familia *Canidae* (Mammalia, Carnivora) comparte con todas las demás familias del orden Carnivora, la transformación del 4º premolar superior y del 1º molar inferior en pares carnasiales o dientes carniceros con funciones cortantes (Wang et al. 2004). Los miembros de la familia se caracterizan por la estructura del basicráneo, en particular por una región ótica con una bula auditiva única que presenta un septo parcial antero-medial formado enteramente por el borde dorsal, doblado del hueso caudal endo-timpánico (Munthe, 1998).

La familia, que incluye a coyotes, lobos, zorras, chacales y perros, está constituida por 16 géneros y 36 especies y es cosmopolita, hallándose de manera natural en la mayor parte de las tierras emergidas, excepto en algunas islas de Eurasia y Australia, así como en las islas oceánicas; sin embargo, ha sido introducida en varias de ellas por el hombre. Habitan desde los desiertos calientes a los campos congelados del Ártico, usando como refugio agujeros, cuevas o árboles huecos. Son de tamaño mediano, con longitud que va de 0,3 a 2,0 m y peso entre 1 y 80 kg; la cola es relativamente larga de 11 a 55 cm, muy peluda y, generalmente, con glándulas odoríferas en el dorso de la base de la misma. La coloración es relativamente uniforme y va de blanco (*Alopex*) a gris, pardo, moteado (*Lycaon*) o listado (*Canis adustus*) (Sillero-Zubiri y Macdonald, 2004).

Los cánidos son carnívoros ampliamente adaptados, reflejándose ello en su morfología: el cráneo es típicamente alargado y almacena una cámara nasal grande con un complejo hueso turbinal, asociado con un sentido del olfato muy sensible. La mayoría de los cánidos tienen el complemento dental de los mamíferos euterianos (3/3, 1/1, 4/4, 2/3 = 42). Los caninos son generalmente alargados y fuertes y los pares carnasiales retienen las superficies cortantes. Los dientes postcarnasiales poseen superficies de molido, indicando una dieta más flexible que la familia *Felidae* que es estrictamente carnívora; ello explica que muchos cánidos puedan considerarse omnívoros. Las patas son largas y digitígradas y las garras están bien desarrolladas y no son retráctiles; tienen cinco dedos en la pata delantera y cuatro en la trasera⁴. No tienen clavícula y el húmero no presenta el forámen entepicondilar; el báculo está bien desarrollado y presenta un surco en la superficie (Wang et al, 2004).

El género *Canis* está constituido actualmente por ocho especies, cuatro de ellas habitantes de África, dos de América, una más con distribución holártica y una doméstica. Se caracteriza por un cuerpo relativamente alto, patas altas y cola peluda. El cráneo tiene grandes senos frontales y las crestas temporales, que están cercanas, usualmente se juntan para formar la cresta sagital (Nowak, 1999).

La mayoría de las especies de los *Canidae* son monoéstricas con una prolongada pseudo preñez en ausencia de preñez. El periodo de gestación es de 51 a 80 días, con un promedio de 63. Asimismo, maduran sexualmente al año, aunque los cánidos silvestres de Norteamérica tardan entre 2 y 3 años, y sólo tienen una camada anual que puede contener de 2 a 13 crías. La

longevidad potencial es de al menos 10 años y los machos son generalmente mayores que las hembras (Nowak, 1999; Stains, 1984).

Evolución de *Canidae* en Norteamérica

La familia *Canidae* tiene una larga historia evolutiva en Norteamérica, es en este continente donde aparecen y se desarrollan los primeros cánidos desde el Eoceno medio tardío (hace más de 37 millones de años–Ma), el género más conocido es *Hesperocyon* de principios del Oligoceno (33,9 Ma). Este grupo de cánidos primitivos constituye la subfamilia Hesperocyoninae. Esta subfamilia es descendiente de los miácidos (familia *Miacidae*) y sobrevivió en el continente hasta principios del Mioceno (17 Ma). Algunos de los representantes de ésta subfamilia ya presentaban caracteres que después evolucionarían en los cánidos, tales como el alargamiento de los miembros, el uso más especializado de los dientes carniceros y la expansión del cerebro. Sin embargo, otros caracteres, como el número de piezas dentales o la función de las mismas, se han mantenido desde sus orígenes (Martin, 1989; Wang et al, 2004).

Para fines del Oligoceno medio (30 Ma), se da una segunda radiación de los cánidos, representada por géneros como *Archaeocyon* y *Cynartoides*. Estos géneros poseían rostro corto y mandíbula muy fuerte, mostrando el inicio del alargamiento paraestilar del carnasial superior. A fines del Hemifordiano (17 Ma), durante el Mioceno, se consolida ésta radiación a través de *Tomarctus* con la aparición de *Cynarctos*, *Aelurodon* y *Boropaghus*, todos los géneros representando a otra subfamilia de *Canidae*, *Borophaginae*, los cánidos hienoides o rompedores de huesos. Este grupo estuvo formado por cánidos con un amplio espectro trófico, no sólo semejante a las hienas como originalmente se definió, sino otros parecidos a los prociónidos (familia *Procyonidae*) o a los caninos (sub-familia *Caninae*), indicando que eran más diversos de hábitos y extendiendo su existencia durante el terciario medio y tardío de Norteamérica (30-3,6 Ma) y siendo el depredador más común en los depósitos del terciario (Munthe, 1998; Wang et al, 2004), el género *Borophagus* aún estuvo presente en el Pleistoceno temprano (Kurtén y Anderson, 1980).

La tercera gran radiación de los cánidos y que dio origen a los animales modernos, se inició a principios del Mioceno (24 Ma) con la aparición del género *Leptocyon* (sub-familia *Caninae*, ver la reciente revisión de Tedford et al, 2009). Algunos caracteres que distinguen a esta subfamilia incluyen los pequeños y bien espaciados premolares y el metatarso I que está reducido a un rudimento proximal; asimismo, con caracteres del 2º premolar inferior exclusivos de la subfamilia, como es el cíngulo antero labial alargado, la presencia de un cíngulo posterior y el metacónido más alto que el protocónido (Munthe, 1998; Wang et al, 2004).

Una de las formas más tempranas de los *Caninae*, *Eocyon davisii*, del tamaño de un coyote pequeño, cruzó el Estrecho de Bering y penetró en Eurasia probablemente a fines del Mioceno (8 Ma). Dicho inmigrante originó una radiación mayor en Asia que resultó en la aparición de los cánidos modernos, como los lobos (*Canis lupus*), los chacales y perros cazadores

(*Cuon*) y las zorras rojas (*Vulpes*), así como probablemente el perro (*Canis familiaris*) (Martin, 1989; Wang et al. 2004). Es interesante hacer notar que la región donde originalmente evolucionaron los cánidos, Norteamérica, jugó un papel menor en la última gran radiación de la familia pues el centro de radiación debió estar en Asia después que los primeros cánidos arribaron allí durante el Blancano (4,5 – 1,8 Ma); en los depósitos contemporáneos en Norteamérica sólo se registra la presencia del posible ancestro del coyote *Canis lepophagus* y de la zorra gris *Urocyon*. El lobo, el perro cazador y la zorra roja parecen haber inmigrado de Asia a Norteamérica al comienzo del Pleistoceno (Irvingtoniano, 1,8 Ma); dicha edad coincidió con el momento del arribo de los cánidos a Sudamérica, incluyendo los géneros *Cerdocyon* y *Chrysocyon* (Wang et al, 2004).

Para el Pleistoceno de Norteamérica, hubo tres distintos linajes de lobos: el lobo *Canis lupus*, el lobo rojo *C. rufus* y el lobo pleistocénico *C. dirus*. Este último es la versión canina de los cánidos rompedores de huesos (borofaginos), del género *Aleurodon*, del Mioceno tardío. Asimismo, el coyote *C. latrans*, el perro cazador *Cuon texanus* y las zorras roja *Vulpes* sp. y gris *Urocyon* sp. también estaban presentes (Martin, 1989).

Canidae en México

En México se conoce un género de borofagino desde el Mioceno medio y hasta el Pleistoceno tardío, *Borophagus* (Miller y Carranza, 1998, 2002). Para el Henfiliano, se tiene representado a *B. secundus* (previamente conocido como *Osteoborus cyonoides*) con una amplia distribución en México en los estados de Chihuahua (fauna Yepómera), Aguascalientes, Guanajuato (cuenca de San Miguel Allende, Figuras 1A, B), Jalisco (cuenca de Tecolotlán), Michoacán y San Luis Potosí; recientemente se hallaron restos en la cuenca de Juchipila, estado de Zacatecas de edad lo mas temprano del Henfiliano tardío (aproximadamente 7 Ma), que implica ser el registro mas antiguo de México (Carranza et al, 2008).

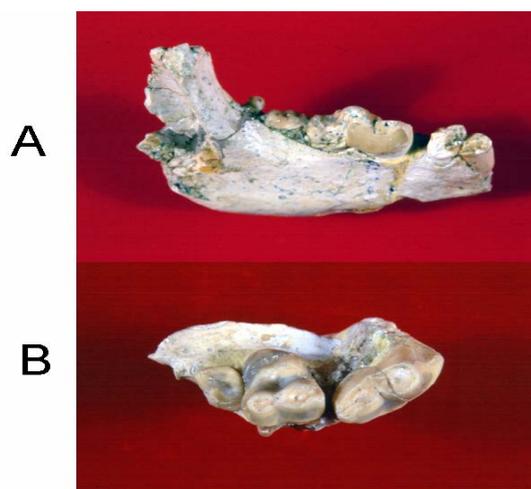


Figura 1. Fragmentos (A) posterior de dentario derecho y (B) anterior de maxilar de *Borophagus secundus* procedente de la cuenca de San Miguel Allende, Guanajuato. Los ejemplares pertenecen a la Colección Nacional de Paleontología, Instituto de Geología, UNAM.

Esta es la especie de cánido que se distribuyó más al sur en el continente americano durante el periodo pues fue identificada de la fauna de Gracias en Honduras (Webb y Perrigo, 1984).

Otra especie de la subfamilia es *Borophagus diversidens*, el cual se recolectó en las localidades de Rancho Viejo y en el Arroyo El Tanque, Guanajuato (Figura 2A). Esta especie también fue descrita de la fauna de Las Tunas y, recientemente (noviembre de 2008) se descubrió el maxilar completo de un adulto joven en el área de Miraflores, ambas faunas corresponden al municipio de San José del Cabo, en el estado de Baja California Sur, así como del estado de Hidalgo (Miller y Carranza, 2002).

Al mismo tiempo que en el norte del continente, *Eocyon davisii* apareció y emigró hacia Asia, en México se hallaba una especie que recientemente fue descrita como *Canis ferox* (Miller y Carranza, 1998), que primero se conoció de los depósitos del Henfiliano tardío (Mioceno más tardío) del estado de Guanajuato (Figura 2B). Inicialmente la especie fue descrita de la cuenca de San Miguel de Allende, en la localidad de Rancho San Martín, en el municipio de San Miguel Allende. Dentro de la misma cuenca estuvo ampliamente distribuido, se ha recolectado en tres localidades más, la fauna del Rancho El Ocote, en las localidades del área de la población de Rancho Viejo y en la localidad de Rinconada, todas estos registros están asociados con fauna típica de la edad de Henfiliano (4,8 Ma) (Miller y Carranza, 1998). Los registros de esta especie, no se restringen solo a esta cuenca de San Miguel de Allende, también se ha recolectado en la localidad de La Plegaria, en el municipio de Tepeji del Río del estado de Hidalgo. En el estado de Jalisco, esta especie se ha recolectado de dos localidades dentro de la cuenca de Tecolotlán, asignadas a la misma edad.



Figura 2. (A) Fragmento posterior de dentario derecho de *Borophagus diversidens*; (B) Cráneo y mandíbula de *Canis ferox*, ejemplar tipo; ambas especies proceden de la cuenca de San Miguel Allende, Guanajuato. Los ejemplares pertenecen a la Colección Nacional de Paleontología, Instituto de Geología, UNAM.

Este hallazgo resulta de gran importancia puesto que representa el fósil más antiguo asignado al género *Canis* en el continente americano (Miller y Carranza, 1998; Wang et al, 2004). Los autores citados indican que probablemente esta especie es el ancestro de *C. lepophagus*, especie que vivió de fines del Mioceno (7 Ma) a mediados del Plioceno (4 Ma), un cánido típico que fue abundante en las grandes planicies de América del Norte y, que a su vez, es considerada como el antecesor directo ya sea del coyote *C. latrans* (Nowak, 1979) o del lobo rojo *C. rufus*. Cabe mencionar que esta especie coexistió con *Borophagus secundus* en las localidades de edad Henfiliano: Rinconada, Rancho El Ocote y Arroyo Tepalcates, todas en el estado de Guanajuato, además de las localidades del Henfiliano tardío del área de Santa María en la cuenca de Tecolotlán, Jalisco.

Tabla 1. Especies del género *Canis* que se conocen de los depósitos fosilíferos en México. El arreglo es cronológico. Las abreviaturas de los estados son: Ags – Aguascalientes, BCS – Baja California Sur; Coah – Coahuila; Chih – Chihuahua; Edomex – Estado de México; Gto – Guanajuato; Hgo – Hidalgo; Jal – Jalisco; NL – Nuevo León; Oax – Oaxaca; Pue – Puebla; SLP – San Luis Potosí; Son – Sonora; Yuc – Yucatán.

Especie	Intervalo temporal (Ma)*	Distribución en México	Tamaño del cuerpo (kg)*
<i>Canis ferox</i>	10,3 – 5,33	Gto	
<i>Canis cedazoensis</i>	4,9 – 0,3	Ags	
<i>Canis edwardii</i>	4,9 – 0,3	Chih	31,3—35,0
<i>Canis rufus</i>	4,9 – 0,01	Son	
<i>Canis latrans</i>	1,8 – 0	Ags, Coah, Chih, Edomex, Jal, NL, Oax, Pue, SLP, Yuc	17,4—19,0
<i>Canis dirus</i>	1,8 – 0,01	Ags, BCS, Edomex, Jal, NL, Pue, SLP, Son, Yuc	74,5—87,9
<i>Canis lupus</i>	3,4 – 0	Chih, Edomex, Jal, NL, Pue, SLP, Yuc	41,9—47,9
<i>Canis familiaris</i>	0,01 – 0	Hgo	

* tomado de *The Paleobiology Database*. <http://paleodb.org/cgi-bin/bridge.pl>, 27 Agosto 2009

Pocos hallazgos de fósiles de *Canis* se conocen de las ricas localidades pliocénicas (5–2,6 Ma) del centro del país (Miller y Carranza, 2002). La mayor parte de estos registros se encuentran en la cuenca de San Miguel de Allende, en las localidades de la edad de mamíferos denominada Blancano (Plioceno temprano). En la cuenca de San Miguel de Allende, en la localidad de Arrastracaballos, se han recolectado molares superiores asignados a *Canis lepophagus*, de las localidades del Blancazo. Además, procedente del Municipio de San José del Cabo, Rancho Algodones, es de notarse el registro de *Cerdocyon avius* para el Blancano de Baja California Sur, único registro para México y que representa un taxón que eventualmente llegó a Sudamérica (Miller y Carranza, 2002; Torres y Ferrusquía, 1981). Asimismo, otro taxón que también se estableció en Sudamérica fue *Chrysocyon*, teniéndose en Norteamérica registros de *Chrysocyon nearcticus* del suroeste de EUA y Chihuahua, México (Tedford et al, 2009).

Canis del Pleistoceno Mexicano

Es en los depósitos del Pleistoceno (2,6–0,01 Ma, Figura 3), donde se encuentra la mayor diversidad de los cánidos para el territorio nacional de

todos los tiempos, 10 especies pertenecientes a cuatro géneros (Arroyo-Cabrales et al, 2002) (ver Figuras 4, 5, 6 para los registros de los géneros *Canis* y *Cuon*). La zorra roja *Vulpes* sp. solo está representada en Cuatro Ciénegas, Coahuila (Gilmore, 1947). La zorra gris *Urocyon cinereoargenteus* presenta registros en varias localidades de diversos estados que cubren la mayor parte del país, desde Sonora (Cucurpe, A. Ocaña M. y T. Álvarez, informe inédito, 1982) hasta Yucatán (Gruta de Loltún; Arroyo-Cabrales y Álvarez, 2003). El perro cazador *Cuon alpinus* tiene su registro más austral en la Cueva de San Josecito, Nuevo León (Kurtén y Anderson, 1980) (Figura 5).

El género *Canis* presenta una gran diversidad para el Pleistoceno con siete especies, aunque no todas son contemporáneas. *Canis cedazoensis*, *C. edwardii* y *C. rufus* sólo se conocen de principios del Pleistoceno (Figura 3); la primera procede de los depósitos irvingtonianos de Arroyo Cedazo, Aguascalientes (Mooser y Dalquest, 1975), mientras que la segunda fue registrada de la Mina Erupción, Chihuahua y ha sido propuesta como el ancestro del coyote (Nowak, 1979). El lobo rojo *C. rufus* sólo se conoce de la fauna El Golfo, Sonora (Shaw, 1990) y, no se ha vuelto a hallar en territorio mexicano, aunque poblaciones de este animal habitaron en tiempos históricos el estado de Texas, EUA, pero en el siglo XX fue extirpado del mismo (Schmidly, 2002).

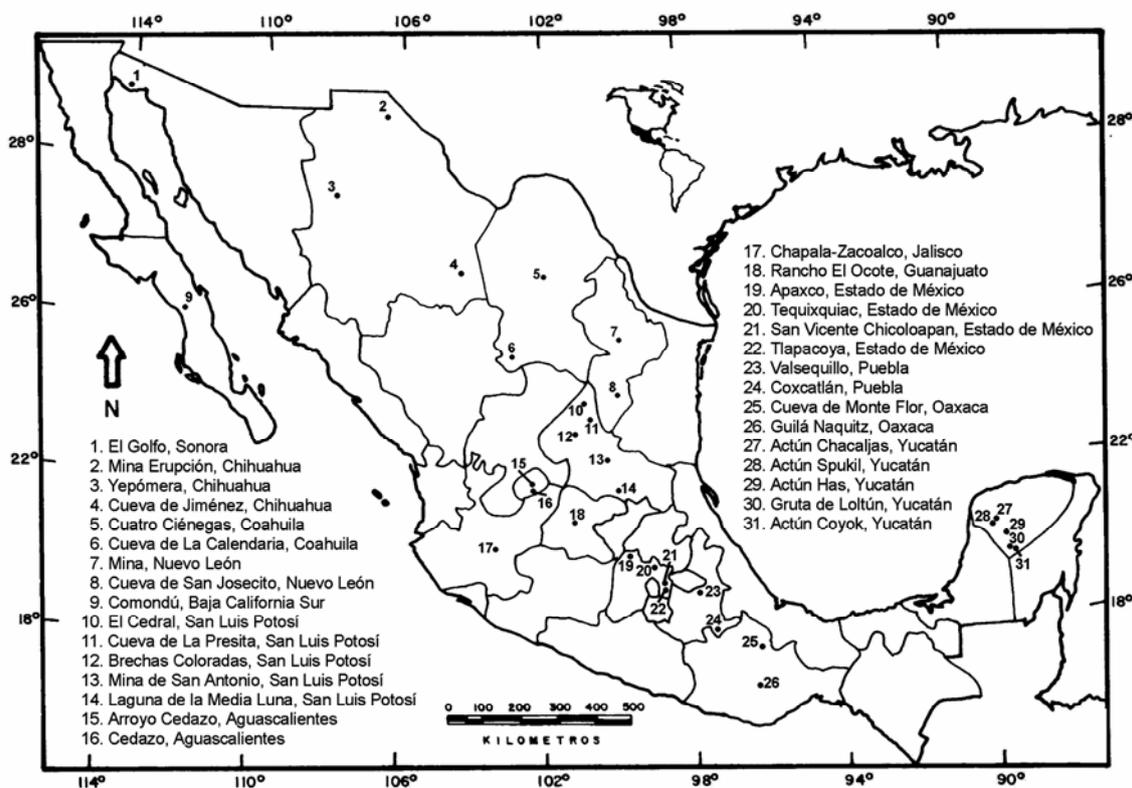


Figura 3. Mapa de México donde se indican las localidades de donde proceden la mayoría de restos óseos de cánidos del Cuaternario tardío, excepto *Canis ferox* (Guanajuato, localidad 18) que procede de sedimentos miocénicos. Datos tomados de Arroyo-Cabrales et al, (2005), con la adición de una nueva localidad en el estado de Sonora, Terapa (Mead et al, 2006).

Los otros cuatro cánidos se consideran rancholabreanos, incluyendo al lobo *Canis lupus* y al perro *C. familiaris* que son inmigrantes asiáticos; las restantes dos evolucionaron en el continente americano: el lobo pleistocénico *C. dirus* y el coyote *C. latrans* (Figura 7). El lobo pleistocénico fue abundante en el Pleistoceno tardío, extinguiéndose al final de dicha época; mientras las otras tres especies aún viven actualmente en Norteamérica, sin embargo el lobo se considera como extirpado de México (Ceballos et al, 2002).

El perro debió arribar al continente acompañando a los primeros pobladores puesto que su origen se ubica en Asia (Figura 6); como parte de la controversia existente acerca del poblamiento del continente, no se tienen evidencias concluyentes del momento del arribo de este animal doméstico, con algunos datos aislados fechando la presencia del perro de fines del Pleistoceno a principios del Holoceno (20000—8000 años antes del presente) (Anderson, 1984; Schwartz, 1997).

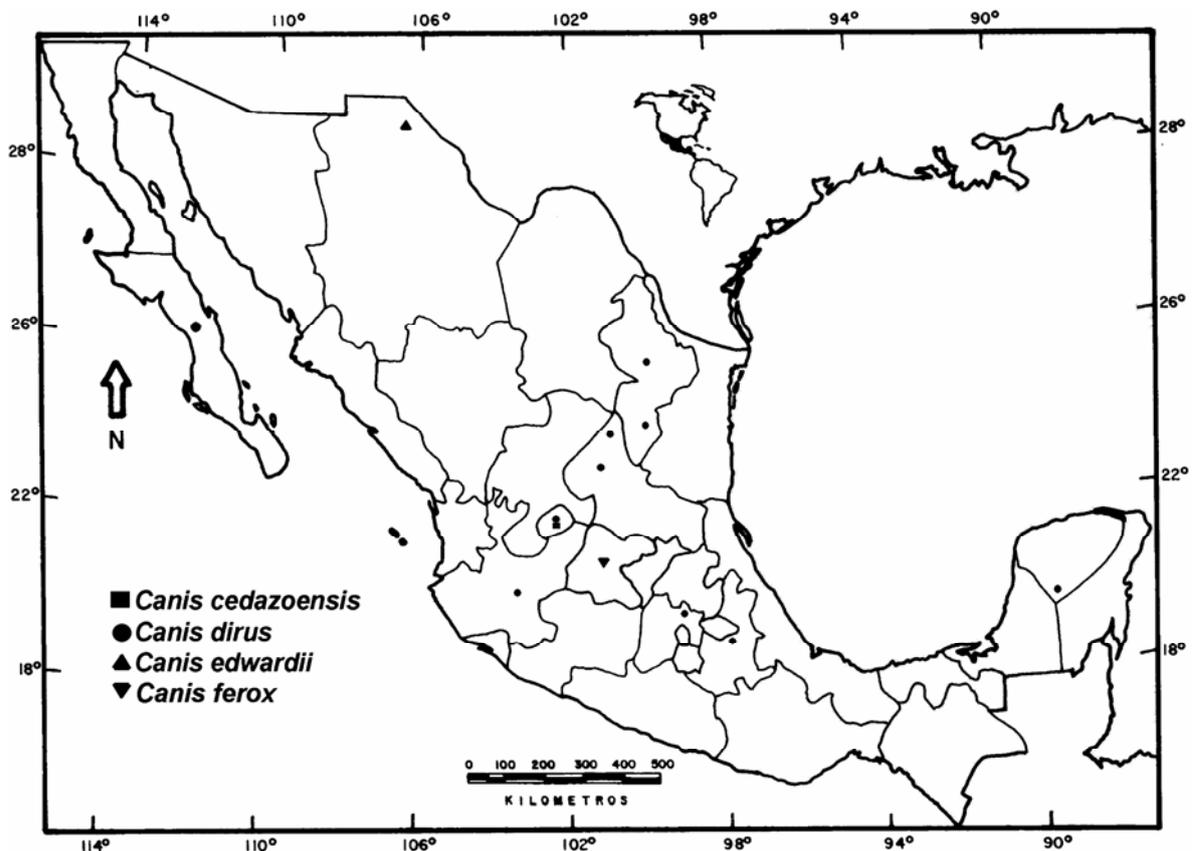


Figura 4. Mapa de México donde se indica la distribución de algunas especies extintas del género *Canis* que existieron en México, en el Plioceno y el Pleistoceno. Datos tomados de Arroyo-Cabrales et al, (2005), con la adición de una nueva localidad en el estado de Sonora, Terapa (Mead et al, 2006).

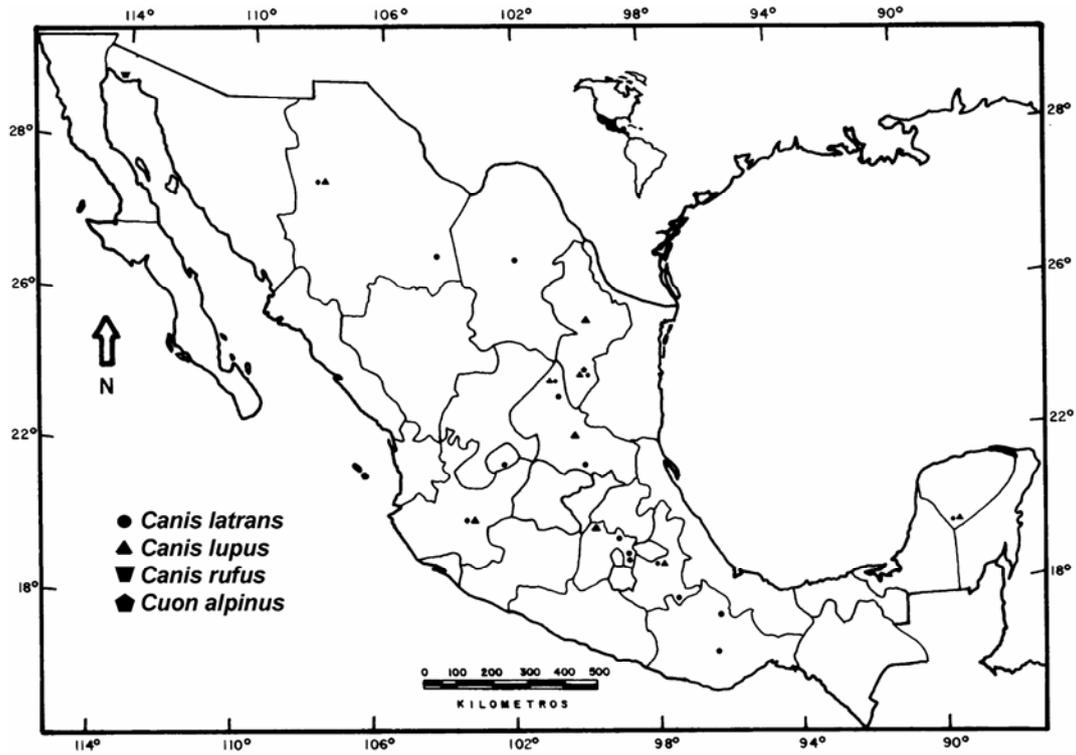


Figura 5. Mapa de México donde se indica la distribución de las especies recientes del género *Canis* y sus registros para el Cuaternario tardío. Datos tomados de Arroyo-Cabrales et al, (2005).

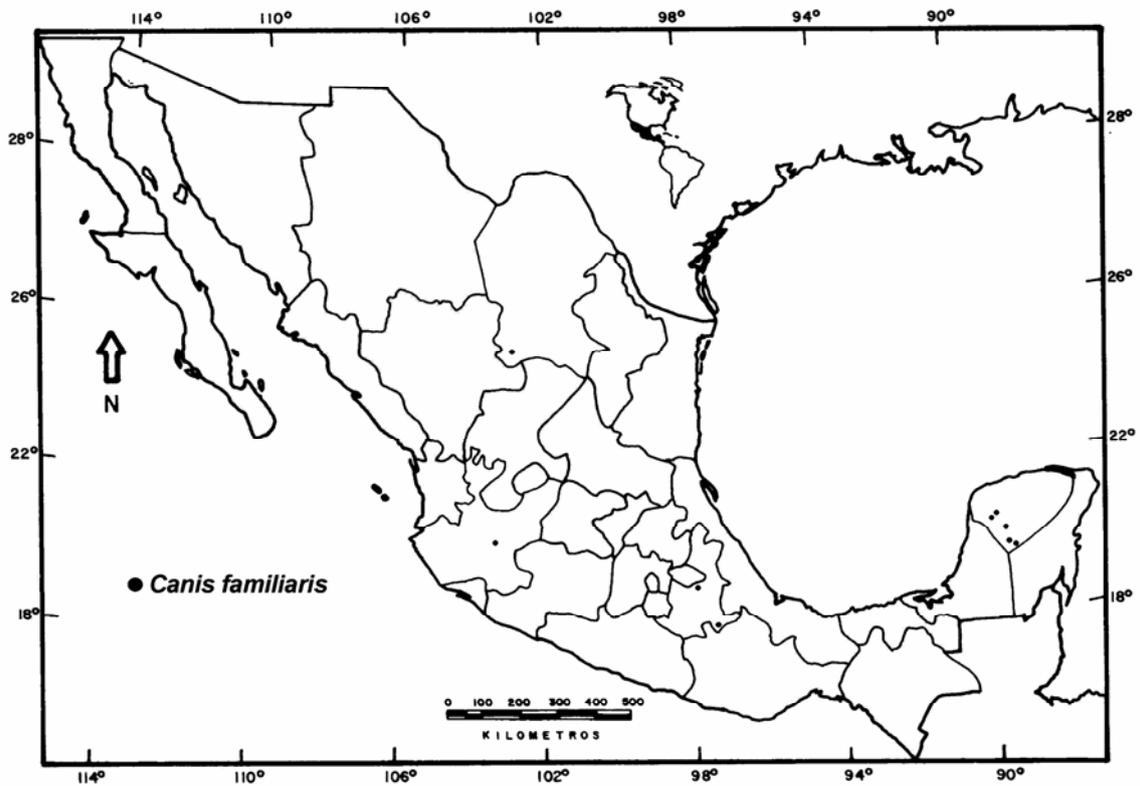


Figura 6. Mapa de México donde se señalan los registros de perro *Canis familiaris* que se conocen para sedimentos del Cuaternario tardío. Datos tomados de Arroyo-Cabrales et al, (2005).



Figura 7. Vista dorsal de ejemplares de las cuatro especies de *Canis* del Cuaternario tardío de México. Las especies ilustradas en orden descendente de tamaño, son. *Canis dirus*, *C. lupus*, *C. familiaris* y *C. latrans*. Los ejemplares proceden de la colección osteológica de referencia del Instituto Nacional de Antropología e Historia.

La especie más conocida fue el lobo pleistocénico que se distribuyó desde el sur de Alberta (Canadá) hasta Perú. Derivado probablemente de *C. arnbrusteri* (Nowak, 1979) de Sudamérica, este lobo era más grande y corpulento que el lobo actual con dientes más poderosos, era cazador y carroñero (Anderson, 1984). No ha habido asociación directa con el hombre en algún sitio, aunque esta pudiera existir en el sitio arqueológico de El Cedral, San Luis Potosí, México (Álvarez y Polaco, 1981). Su extinción se pudo deber a la competencia con el lobo actual y se ha fechado alrededor de 9500 años antes del presente (Anderson, 1984).

Agradecimientos

Le agradecemos al Dr. Raúl Valadez, co-organizador del simposio, quien tuvo la gentileza de invitar a los autores a participar en el mismo. Óscar J. Polaco revisó críticamente el texto, lo que permitió mejorarlo considerablemente; Felisa Aguilar amablemente preparó los mapas; a ambos colegas y amigos les agradecemos su deferencia. Finalmente, Víctor Vásquez Sánchez nos animó a someter este escrito a Archaeobios, lo cual le agradecemos.

Referencias Bibliográficas

- Álvarez T, Polaco, OJ (1981): Anexo 1. Fauna obtenida de las excavaciones realizadas en el sitio Rancho La Amapola–El Cedral, S.L.P. In: El Cedral, S.L.P., México: Un sitio con presencia humana de más de 30,000 AP, Edited by José Luis Lorenzo, Lorena Mirambell. X Congreso de la Unión Internacional de Ciencias Prehistóricas y Protohistóricas, México, Pp: 123-124.
- Arroyo-Cabrales J, Alvarez T (2003): A preliminary report of the late Quaternary mammal fauna from Loltún Cave, Yucatán, México. In: Ice age cave faunas of North America, Edited by Blaire W. Schubert, Jim I. Mead, Russell W. Graham. Indiana University Press y Denver Museum of Nature & Science, Denver, Colorado, Chapter 10, Pp: 262-272.
- Arroyo-Cabrales J, Polaco OJ, Johnson E (2002): La mastofauna del Cuaternario tardío en México. In: Avances en los estudios paleomastozoológicos, Edited by Marisol Montellano-Ballesteros y Joaquín Arroyo-Cabrales. Instituto Nacional de Antropología e Historia, México, Colección Científica 443: 103-123.
- Arroyo-Cabrales J, Polaco OJ, Johnson E (2005): La mastofauna del cuaternario tardío de México. Instituto Nacional de Antropología e Historia. Bases de datos SNIB-CONABIO proyecto No. G012, México, D. F.
- Anderson E (1984): Who's who in the Pleistocene: a mammalian bestiary. In: Quaternary Extinctions. A Prehistoric Revolution, Edited by Paul S. Martin, Richard G. Klein. The University of Arizona Press, Tucson, Pp. 40-89.
- Carranza O, Wang X, Aranda JJ, Tzeng J, Troncos H, Cervantes J (2008): Mastofauna del Terciario tardío de la Formación Juchipila, Estado de Zacatecas y su Correlación Bioestratigráfica con las Faunas del Centro de México. *Geobios* 20: 191
- Ceballos G, Arroyo-Cabrales J, Medellín RA (2002): Mamíferos de México. In: Diversidad y Conservación de los Mamíferos Neotropicales, Edited by Gerardo Ceballos, Javier A. Simonetti. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad e Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, Pp. 377-413.
- Gilmore RM (1947): Report on a collection of mammal bones from archaeological cave-sites in Coahuila, Mexico. *Journal of Mammalogy* 28:147-165.
- Kurtén B, Anderson E (1980): Pleistocene Mammals of North America, 442 pp. Columbia University Press, New York.
- Mead JI, Baez A, Swift SL, Carpenter MC, Hollenshead M, Czaplewski NJ, Steadman DW, Jordon B, Arroyo-Cabrales J (2006): Tropical marsh and savanna of the Late Pleistocene in northeastern Sonora, Mexico. *The Southwestern Naturalist* 51: 226-239.
- Miller WE, Carranza O (1998): Late Tertiary canids from central Mexico. *Journal of Paleontology* 72: 546-556.
- Miller WE, Carranza O (2002): Importance of Mexico's late Tertiary mammalian faunas. In: Avances en los estudios paleomastozoológicos, Edited by Marisol Montellano-Ballesteros y Joaquín Arroyo-Cabrales. Instituto Nacional de Antropología e Historia, México, Colección Científica 443: 83-102.

- Martin LD (1989): Fossil history of the terrestrial Carnivora. In: Carnivore Behavior, Ecology, and Evolution, Edited by John L. Gittleman. Comstock Publishing Associates, Ithaca, New York, Pp. 536-568.
- Mooser O, Dalquest, WW (1975): Pleistocene mammals from Aguascalientes, central Mexico. *Journal of Mammalogy* 56: 781-820.
- Munthe K (1998): Canidae. In: Evolution of Tertiary Mammals of North America. Volume 1: Terrestrial Carnivores, Ungulates, and Ungulatelike Mammals, Edited by Christine M. Janis, Kathleen M. Scott y Louis L. Jacobs. Cambridge University Press, Cambridge, UK, Pp. 124-143.
- Nowak RM (1979): North American Quaternary *Canis*. Monograph of the Museum of Natural History, University of Kansas 6: 1-154.
- Nowak RM (1999): Walker's Mammals of the World. Volumen 1. 6ª edición. The John Hopkins University Press, Baltimore.
- Schmidly DJ (2002): Texas Natural History. A Century of Change, 534 p. Texas Tech University Press, Lubbock.
- Schwartz M (1997): A History of Dogs in the Early Americas, 233 p. Yale University Press, New Heaven.
- Shaw CA (1990): The El Golfo vertebrate fauna. In: Quaternary Geology of Bahia Adair and the Grand Desierto Region. Deserts Past and Future Evolution, Edited by Owen K. Davis. International Geological Correlation Program, Pp. 5-7.
- Sillero C, Macdonald DW (2004): Introduction. In: Canids: Foxes, Wolves, Jackals and Dogs. Status Survey and Conservation Action Plan, Edited by Claudio Sillero-Zubiri, Michael Hoffmann, David W. Macdonald. IUCN, The World Conservation Union, Chapter 1, Pp. 2-7.
- Stains HJ (1984): Carnivores. In: Orders and Families of Recent Mammals of the World, Edited by Sydney Anderson S. y J. Knox Jones, Jr. John Wiley & Sons, New York, Pp. 491-521.
- Tedford RH, Wang X, Taylor BE (2009): Phylogenetic systematics of the North American fossil Caninae (Carnivora: Canidae). *Bulletin of the American Museum of Natural History* 325: 1-218.
- Torres V, Ferrusquía I (1981): *Cerdocyon* sp. nov. A. (Mammalia, Carnívora [sic]) en México y su significación evolutiva y zoogeográfica en relación a los cánidos sudamericanos. In: Anais do Congresso Latino Americano de Paleontología, Porto Alegre 2: 709-719.
- Vaughan TA, Ryan JM, Czaplewski NJ (2000): Mammalogy. 4ª edición, 565 p. Saunders College Publishing, Fort Worth, Texas.
- Wang X, Tedford RH, Taylor BE (1999): Phylogenetic systematics of the Borophaginae (Carnivora, Canidae). *Bulletin of the American Museum of Natural History* 243: 1-391.
- Wang X, Tedford RH, VanValkenburgh B, Wayne RK (2004): Phylogeny, Classification, and Evolutionary Ecology of the Canidae. In: Canids: Foxes, Wolves, Jackals and Dogs. Status Survey and Conservation Action Plan, Edited by Claudio Sillero-Zubiri, Michael Hoffmann, David W. Macdonald. IUCN, The World Conservation Union, Chapter 2, Pp. 8-20.
- Webb SD, Perrigo SC (1984): Late Cenozoic vertebrates from Honduras and El Salvador. *Journal of Vertebrate Paleontology* 4: 237-254.