

Taxonomía y biogeografía del extinto lobo gigante, *Canis dirus* Leidy, 1858, en México

Damián Ruiz-Ramoni, Marisol Montellano-Ballesteros

Damián Ruiz-Ramoni

dramoni@gmail.com

Marisol Montellano-Ballesteros

Departamento de Paleontología, Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad Universitaria, Coyoacán 04510, CDMX, México.

RESUMEN

En la década de los años 80 se propuso que el extinto lobo gigante, *Canis dirus* Leidy, 1858, estaba conformado por dos subespecies: *C. dirus dirus* Leidy, 1858, que se extendía desde el noreste de Estados Unidos hasta Canadá y *C. dirus guildayi* Kurtén, 1984, que se distribuía en México y la costa occidental de Estados Unidos. En México, esta clasificación se basó principalmente en ejemplares provenientes de la Cueva de San Josecito, Nuevo León. Con el objetivo de evaluar la asignación taxonómica propuesta para los ejemplares mexicanos, realizamos un análisis morfométrico comparando el material de México con ejemplares de ambas subespecies provenientes de Estados Unidos. México es la segunda región con mayor cantidad de registros fósiles de este cánido, y aunque estos registros no están, en su mayoría, en buen estado, los resultados indican que no hay diferencias entre las dos subespecies, por lo tanto, el material recolectado en México debe de identificarse solamente como *Canis dirus*.

Palabras clave: *Canis dirus dirus*, *Canis dirus guildayi*, Pleistoceno, Norteamérica.

ABSTRACT

In the 80's it was proposed that the extinct dire wolf, *Canis dirus* Leidy, 1858, was conformed by two subspecies: *C. dirus dirus* Leidy, 1858, which extended from the northeast of the United States to Canada and *C. dirus guildayi* Kurtén, 1984, which lived in Mexico and the western coast of United States. In Mexico, this classification was based mainly on specimens from the San Josecito Cave, Nuevo León. With the aim of evaluating the proposed taxonomic assignment of the Mexican record we performed a morphometric analysis comparing the Mexican material with specimens of both subspecies from United States. Mexico is the second region with the most abundant fossil record of this canid and, although most of the material is not well preserved, our results indicate that there are no differences between both subspecies, as a consequence the collected material from Mexico must be identified only as *Canis dirus*.

Keywords: *Canis dirus dirus*, *Canis dirus guildayi*, Pleistocene, North America.

BOL. SOC. GEOL. MEX. 2019

VOL. 71 NO. 1

P. 121 – 137

<http://dx.doi.org/10.18268/BSGM2019v71n1a7>

Manuscrito recibido: Noviembre 29, 2017.

Manuscrito corregido: Enero 20, 2018.

Manuscrito aceptado: Enero 24, 2018.

1. Introducción

El extinto lobo gigante, *Canis dirus* Leidy, 1858, se distingue por ser la especie de mayor talla y con mayor grado de hipercarnivoría dentro del género (Merriam, 1911; Nowak, 1979; Berta, 1988; Tedford *et al.*, 2009). Esto se ve reflejado en una masa corporal estimada entre los 60 y 68 kg (Anyonge y Roman, 2006) y en un aumento del contacto de cizallamiento entre los dientes superiores e inferiores (Anyonge y Baker, 2006; Wang y Tedford, 2010).

Su distribución geográfica se extiende desde Alberta, Canadá, hasta Tarija, Bolivia (Nowak, 1979; Berta, 1988; Dundas, 1999). Los registros de esta especie están concentrados principalmente en Estados Unidos con 123 localidades, luego en México con 15 localidades, Canadá y Venezuela con dos localidades cada uno y finalmente Perú y Bolivia con una localidad cada país (Dundas, 1999; Prevosti y Rincón, 2007; Carbot-Chanona *et al.*, 2016; el presente trabajo). Cronológicamente esta especie abarcó desde el Irvingtoniano tardío hasta el Rancholabreano (NALMA) en Norteamérica (Tedford *et al.*, 2009) y el Lujanense (SALMA) en Suramérica (Berta, 1988). En ambos casos, la biocronología va desde el Pleistoceno tardío al Holoceno (Dundas, 1999; Berta, 1988), aunque Wang y Tedford (2010) la restringen solamente al Pleistoceno tardío.

Se ha propuesto que, debido a la amplia distribución geográfica de este lobo durante el Pleistoceno, existieron varias poblaciones morfológicamente distintas en Norteamérica. Frick (1930) fue el primero que nombró dos subespecies de *Aenocyon* (= *Canis*) *dirus*: *A. dirus alaskensis* para Alaska y *A. dirus nebrascensis* para Nebraska, sin embargo, éstas no son válidas debido a que no contaron con una descripción formal (Nowak, 1979). Más adelante, Kurtén (1984) evidenció ligeras diferencias a nivel de la talla de los huesos de las extremidades y el largo del segundo premolar superior (P2), concluyendo que los individuos colectados desde noreste de Estados Unidos hasta Canadá eran corporalmente más grandes y tenían un P2 más

corto, contrariamente a los individuos colectados en México y la costa occidental de Estados Unidos. Bajo este argumento, este autor dividió a esta especie en *C. dirus dirus* Leidy, 1858 y *C. dirus guildayi* Kurtén, 1984 (Figura 1).

Kurtén (1984) también señaló biocrones para ambas subespecies. En la diagnosis, describe que *C. dirus dirus* vivió durante el Rancholabreano (240000 – 11000 años AP) mientras que *C. dirus guildayi* durante el interglaciar Sangamoniano (125000 – 75000 años AP) y la glaciación Wisconsiniana (85000 – 11000 años AP). Sin embargo, existe una confusión al respecto de los biocrones, porque en otra sección del mismo artículo se menciona que *C. dirus dirus* y *C. dirus guildayi* habitaron durante el mismo período. Posteriormente, Wang (1990) publicó un estudio donde compara miembros de *C. dirus dirus* de la glaciación Wisconsiniana con respecto a los de *C. dirus guildayi* del Rancholabreano, destacando que hay diferencias en cuanto a la talla de los dientes entre los dos grupos de cánido, apoyando así la propuesta de Kurtén (1984). Casi dos décadas después, Tedford *et al.* (2009) realizaron la última revisión de la especie en Norteamérica, pero no hicieron referencia a las subespecies anteriormente mencionadas. En cambio, sí realizaron una distinción entre las poblaciones que vivieron durante el Irvingtoniano tardío con respecto a las del Rancholabreano en Estados Unidos, sugiriendo que existen ligeras diferencias a nivel de la talla de los dientes, sin atribuir las a ninguna de las subespecies descritas previamente.

En el caso de México, a la fecha no se ha realizado ninguna revisión de los restos de *C. dirus* descubiertos, y se sigue la asignación taxonómica propuesta por Kurtén (1984) (*i.e.*, *C. dirus guildayi*). México cuenta con 15 localidades donde se han registrado restos fósiles de *C. dirus* (Figura 2, Tabla 1). Pese a esto, Kurtén (1984) se basó, para su propuesta biogeográfica y taxonómica, solamente en los individuos de la Cueva de San Josecito, Nuevo León, y un polémico ejemplar de El Tajo de Tequiquiac, Estado de México (el cual será discutido más adelante). Cabe mencionar que el

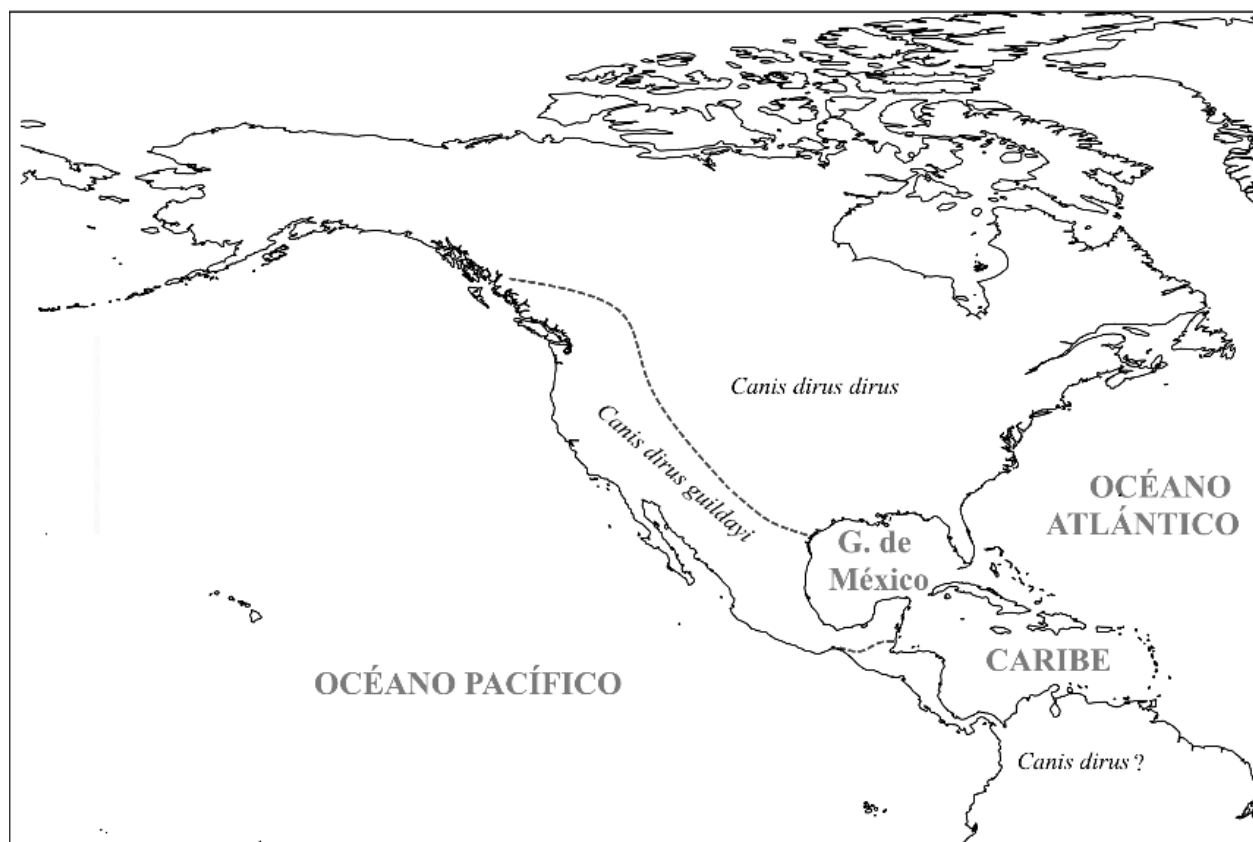


Figura 1 Distribución de las subespecies de *Canis dirus* según Kurtén (1984) y Wang (1990).

material mexicano en el que se basó Kurtén (1984) es el más completo y mejor preservado hasta la fecha. El resto del material asignado a *C. dirus* en México consiste en elementos dentales y postcra-neales aislados, fragmentados y muy desgastados. En este trabajo se presenta una actualización del estado del conocimiento de esta especie para México, y se evalúa si es posible apoyar la asignación a nivel de subespecie propuesta por Kurtén (1984). Para esto nos basamos en un mayor número de especímenes mexicanos que los utilizados por este autor, donde además incluimos ejemplares ya publicados y otros depositados en colecciones (Instituto Nacional de Antropología e Historia, INAH, en México y la del Natural History Museum, Los Angeles County, LACM, en Los Ángeles, California, Estados Unidos).

2. Materiales y métodos

2.1. ABREVIACIONES

2.1.1. GENERALES

AP: Antes del presente.

Ca: California.

Ce: El Cedral.

CP: Componente principal.

Fl: Florida.

IrvT: Irvingtoniano tardío.

Ma: Millones de años.

MC: Maricopa.

MK: McKittrick.

MX: México.

NALMA: North American Land Mammal Ages (Edades Mamíferos de Norteamérica).

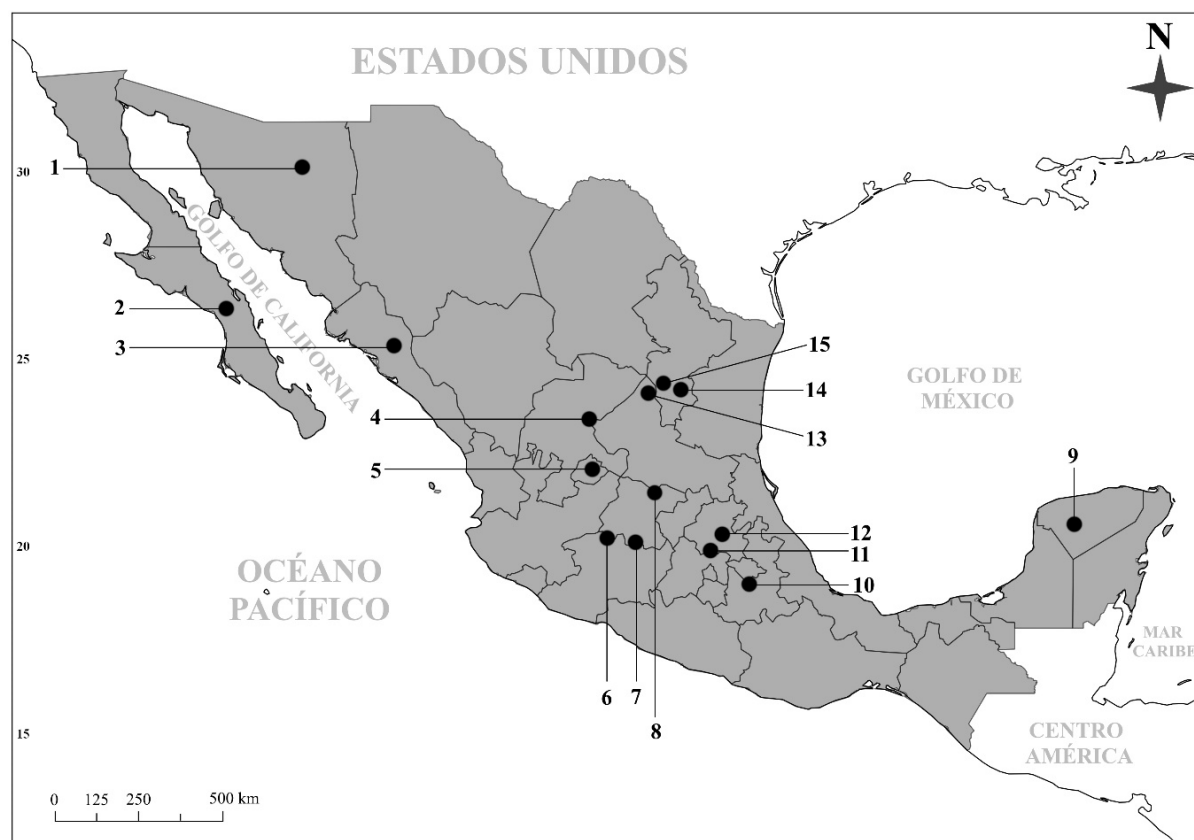


Figura 2 Localidades referidas para *Canis dirus* en México. 1-Térapa, Sonora; 2-Comondú, Baja California Sur; 3-Potrecito, Sinaloa; 4-Chupaderos, Zacatecas; 5-Cedazo, Aguascalientes; 6-La Cinta-Portalitos, Michoacán; 7-La Piedad-Santa Ana, Michoacán; 8-Cuitzeo, Michoacán; 9-Gruta de Ioltún, Yucatán; 10-Valsequillo, Puebla; 11-El Tajo de Tequixquiac, Estado de México; 12-Pachuca-Tulancingo/San Agustín Tlaxiaca, Hidalgo; 13-El Cedral, San Luis Potosí; 14-Cueva de San Josecito, Nuevo León; 15-Minas, Nuevo León.

Ne: Nebraska.

Ran: Rancholabreano.

RLB y RB: Rancho La Brea.

SALMA: South American Land Mammal Ages (Edades Mamíferos de Suramérica).

SJ: Cueva de San Josecito.

So: Sonora.

USA: Estados Unidos.

Wis: Glaciación Wisconsiniana.

2.1.2. ANATÓMICAS

P: Premolar superior.

p: Premolar inferior.

m: molar inferior.

(El número que acompaña la abreviatura dental significa la posición del diente).

2.2. ANÁLISIS MORFOMÉTRICOS

Se tomaron datos morfométricos de los ejemplares depositados en las siguientes colecciones: Colección Nacional de Paleontología, Instituto de Geología (IGM), Ciudad de México, México; Florida Museum of Natural History (UF), Gainesville, Florida, Estados Unidos; Instituto Nacional de Antropología e Historia, Departamento de Prehistoria (INAH, DP), Ciudad de México, México; La Brea Tar Pit & Museum, Los Ángeles, California, Estados Unidos; Natural History Museum, Los Angeles County (LACM), Los Ángeles, California, Estados Unidos; Royal Ontario Museum (ROM), Toronto, Canadá (ver Apéndice donde se detallan los ejemplares revisados).

Tabla 1. Registros fósiles de *Canis dirus* en México.

Localidad	Edad	Referencia
Térapa, Sonora	Pleistoceno tardío (Rancholabreano)	Hodnett <i>et al.</i> (2009)
Comondú, Baja California Sur	Pleistoceno tardío	Berta, 1988; Dundas (1999)
Potrecito, Sinaloa	Pleistoceno tardío (Rancholabreano)	Kurtén (1984)
Chupaderos, Zacatecas	Pleistoceno tardío	Barrón-Ortiz <i>et al.</i> (2009); Ferrusquía-Villafranca <i>et al.</i> (2017)
Cedazo, Aguascalientes	Pleistoceno (Irvingtoniano-Rancholabreano)	Mooser y Dalquest (1975); Montellano-Ballesterios (1990)
La Piedad-Santa Ana, Michoacán	Cuaternario	Cervantes (2015)
La Cinta-Portalitos, Michoacán	Pleistoceno tardío	Cervantes (2015)
Cuitzeo, Michoacán	Pleistoceno	Este trabajo.
Gruta de Loltún, Yucatán	Pleistoceno tardío-Holoceno (G. Wisconsin)	Álvarez y Polaco (1982); Dundas (1999)
Valsequillo, Puebla	Pleistoceno tardío	Thenius (1970) Carbot-Chanona (2016)
Tequixquiac/El Tajo, Estado de México	Pleistoceno tardío	Freudenberg (1910); Maldonado-Koerdell (1953); Kurtén (1984)
Pachuca-Tulancingo/San Agustín Tlaxiaca, Hidalgo	Pleistoceno	Bravo-Cuevas <i>et al.</i> (2009)
Rancho "La Amapola" (El Cedral), San Luis Potosí	Pleistoceno tardío-Holoceno	Álvarez <i>et al.</i> (2012)
Cueva San Josecito, Nuevo León.	Pleistoceno tardío	Arroyo-Cabrales <i>et al.</i> (1995)
Minas, Nuevo León	Pleistoceno tardío (Rancholabreano)	Ferrusquía-Villafranca <i>et al.</i> (2017)

Las variables dentales consideradas fueron el largo (mesio-distal) y ancho (bucu-lingual) del P3, P4, M1 (largo tomado en la cara bucal), M2, p4, m1 (ancho tomado a la altura del trigónido) y m2. Las medidas fueron tomadas con un vernier analógico (± 0.1 mm, máx. 150 mm) y fueron representadas en milímetros (mm). Adicionalmente se consideraron las medidas reportadas por Tedford *et al.* (2009) para especímenes de Estados Unidos; por Wang (1990) para un espécimen de Kansas; por Maldonado-Koerdell (1953) para el espécimen de Tequixquiac y por Hodnett *et al.* (2009) para el espécimen de Térapa, Sonora.

La base de este estudio se fundamentó en evaluar si existían diferencias morfométricas entre grupos definidos de *Canis dirus* para Norteamérica: (1) *C. dirus dirus* con respecto *C. dirus guildayi*, (2) *C. dirus*

del Irvingtoniano con respecto a los del Rancholabreano y finalmente (3) miembros recolectados en México con respecto a los miembros de Estados Unidos.

Por otro lado, se realizaron análisis estadísticos para evaluar la propuesta taxonómica de Kurtén (1984). Para esto se aplicó una prueba de T ($p = 0.05$) mediante el uso del software libre PAST (v. 3.17) (Hammer *et al.*, 2001). Con el fin de analizar la existencia de agrupaciones basadas en las variables morfométricas descritas anteriormente, se aplicó un análisis multivariado de ordenación y clasificación llamado Análisis de Componentes Principales (ACP) con el mismo software PAST. Los valores analizados no fueron estandarizados, esto con el objetivo de evidenciar con mayor exactitud la existencia de diferencias en las magnitudes

Tabla 2. Valores de p obtenidos de una prueba de T ($p = 0.05$) utilizando los datos reportados por Kurtén (1984) para el largo del P2 de dos subespecies de *Canis dirus*.

	<i>Canis dirus dirus</i> Sangamoniano	<i>Canis dirus dirus</i> Wisconsiniano
<i>Canis dirus guildayi</i> Rancho La Brea	$T = -0.511; p = 0.616$	$T = 2.369; p = 0.029$
<i>Canis dirus guildayi</i> Cueva San Josecito	$T = 0.811; p = 0.436$	$T = 3.658; p = 0.003$

de las estructuras dentales. Análisis y gráficas adicionales fueron realizadas mediante el uso del software Excel, Microsoft Office 365.

2.3. ESTIMACIÓN DE MASA CORPORAL

La masa corporal fue estimada mediante la regresión propuesta por Van Valkenburgh (1990) basada en el largo del m1 ($\log_{10} Y = [K * \log_{10} X] + \log_{10} b$), donde “Y” es la masa corporal (en kg), “X” es el largo mesiodistal del m1 (en mm), “K (= 1.82)” es un coeficiente alométrico y “b (= -1.22)” es la intercepción con el eje “y” ($r = 0.87$).

3. Resultados

3.1. TAXONOMÍA

Kurtén (1984) definió a *Canis dirus dirus* por tener el P2 más corto que *C. dirus guildayi*. Para este argumento, el autor realizó una prueba estadística bajo la cual reportó que existían diferencias significativas entre ambos grupos. Retomamos los datos que este autor utilizó, y bajo una prueba de T encontramos que no existen diferencias significativas entre los individuos de Rancho La Brea y Cueva de San Josecito (*C. dirus guildayi*) con respecto a los individuos reportados del noreste de Estados Unidos para el interglaciario Sangamoniano (*C. dirus dirus*). Pero sí se encontraron diferencias significativas entre los miembros de *C. dirus guildayi* con respecto a los *C. dirus dirus* de la glaciación Wisconsiniana (Tabla 2).

Para evaluar si existían diferencias bajo la perspectiva cronológica de Tedford *et al.* (2009), se tomaron los valores del P2 reportados por estos autores para miembros del Irvingtoniano tardío de Nebraska y California y se compararon con individuos del Rancholabreano de California. La prueba T ($p = 0.5705$) indica que tampoco hay diferencias significativas bajo este criterio cronológico (Tabla 3).

Otro carácter que describió Kurtén (1984) para diferenciar entre las subespecies de *C. dirus*, es un alargamiento mayor de las extremidades en *C. dirus dirus* con respecto a su contraparte *C. dirus guildayi*. Bajo esta perspectiva los miembros mexicanos y californianos deberían ser ligeramente más pequeños que sus contrapartes del noreste de Norteamérica. Sin embargo, como se mencionó anteriormente, el material mexicano es escaso para realizar esta comparación. A la falta de esta información se evaluó el tamaño utilizando una estimación de masa corporal (Figura 3) mediante la ecuación de Van Valkenburgh (1990) (véase apartado 2 del presente trabajo, Materiales y métodos).

La masa corporal para *C. dirus* tiene un rango que va desde 31.52 hasta 48.06 kg. Curiosamente este rango se evidenció para la población de El Cedral, Rancho “La Amapola”, San Luis Potosí. En las localidades restantes, tanto de México como de Estados Unidos, los individuos tuvieron rangos más restringidos, y se incluyeron dentro del espectro de los de El Cedral.

Descartando esta localidad mexicana, no se evidencia una distinción entre la masa corporal de

Tabla 3. Prueba de T para el largo del P2 de individuos de *Canis dirus* del Irvingtoniano tardío con respecto a individuos del Rancholabreano.

Nº Catálogo	Localidad/Edad	Largo P2 (mm)
F:AM 25511	Nebraska/Irvingtoniano tardío	14.8
UCMP 156048	California/Irvingtoniano tardío	14.8
AMNH 14339	California (Rancho La Brea)/Rancholabreano	15.7
AMNH 15867	California (Rancho La Brea)/Rancholabreano	14.7

Irvingtoniano tardío	Rancholabreano
n: 2	n: 2
Media: 14.8	Media: 15.2
T = -0.8; p = 0.57045	

miembros de *C. dirus guildayi* con respecto a los de *C. dirus dirus*. Sólo se evidencia un máximo entre las masas corporales de los individuos de Rancho La Brea Pit 16 y Pit 23, donde las medias son 40.89 y 41.59 kg respectivamente.

3.2. OTRAS CONSIDERACIONES MORFOMÉTRICAS

Tanto Wang (1990) como Hodnett *et al.* (2009) se basaron en variables de los dientes inferiores para asignar algunos especímenes de *Canis dirus* a alguna de las subespecies propuestas por Kurtén (1984). De acuerdo con Hodnett *et al.* (2009), el ejemplar TERA-154 (Sonora) mostró un valor dental similar (largo del p4) acorde a *C. dirus guildayi* propuesto por Kurtén (1984). Replicando la prueba de T para este carácter encontramos que no hay diferencias significativas entre los miembros descritos para *C. dirus guildayi* con respecto a *C. dirus dirus* en cuanto al largo del p4 (Tabla 4). Sólo existe una ligera diferencia entre los miembros rancholabreanos de Rancho La Brea con respecto a los miembros de la glaciación Wisconsiniana del noreste de Estados Unidos.

Los valores reportados por Kurtén (1984) para el largo del p4 tienen un rango que va de 15.0 a 21.8 mm para *C. dirus guildayi*, mientras que para *C. dirus dirus* los valores van de 13.5 a 15.5 mm.

Sin embargo, hay individuos identificados como *C. dirus dirus* con valores que pueden llegar a 20.5 mm (UNSM-21432 de Nebraska), lo que amplía el rango de medidas (tamaño) para este grupo de cánidos, haciendo que el valor de TERA-154 (19.5 mm) quede dentro del rango de ambas subespecies, incluso dentro de los grupos cronológicos sugeridos por Tedford *et al.* (2009) (Figura 4). Esto no sólo se evidencia en el ejemplar de Sonora, sino que también ocurre en individuos de El Cedral y la Cueva de San Josecito en México.

También se aplicó un análisis de componentes principales para considerar la relación entre distintas variables dentales, tanto de dientes superiores como de inferiores (véase el apartado 2, Materiales y métodos, para la descripción de las variables consideradas). Pese a que el número de individuos asignados a *C. dirus dirus* es considerablemente menor con respecto a los de *C. dirus guildayi*, no se encontraron claras diferencias entre los miembros de ambas subespecies. Esto ocurre tanto en dientes inferiores (Figura 5A) como dientes superiores (Figura 5B). En ambos casos se observaron solapamientos entre los taxones que Kurtén (1984) diferenció (véanse las áreas demarcadas en Figura 5). Tampoco se observa una distinción entre los individuos del Irvingtoniano con respecto a los del Rancholabreano o glaciación Wisconsiniana.

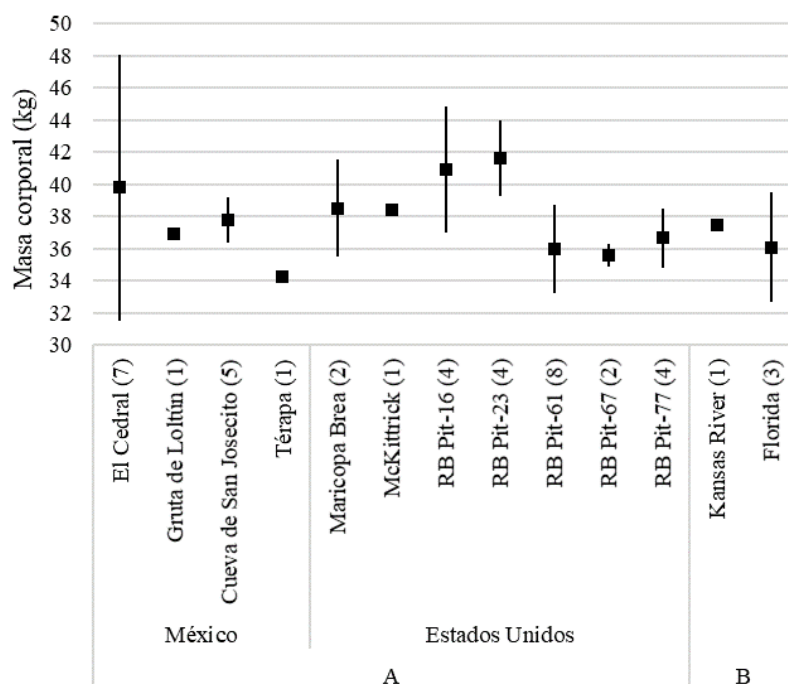


Figura 3 Masa corporal en kg estimada para *Canis dirus* en localidades de Norteamérica. Se representa el promedio con un cuadrado (■) acompañado de barras que indican la Desviación Estándar. Los valores entre paréntesis significan el número de individuos. A - *Canis dirus guildayi*; B - *C. dirus dirus*.

Finalmente, en ambos ACP no se encontraron agrupamientos diferenciales entre los individuos de México y los de Estados Unidos. Lo que indica que no hay diferencias evidentes entre estos grupos bajo los caracteres dentales utilizados.

4. Discusión

4.1. TAXONOMÍA

Si bien la propuesta taxonómica de Kurtén (1984) es actualmente aceptada, pocos autores la han seguido. Wang (1990) mencionó que, aunque las diferencias entre *Canis dirus dirus* y *C. dirus guildayi* son muy pequeñas, esta subdivisión se justifica bajo la consideración de que el actual lobo gris americano (*C. lupus*) tiene múltiples subespecies reconocidas.

Posteriormente, Anyonge y Roman (2006) realizaron estimaciones de masa corporal donde

concluyeron que *C. dirus dirus* era más grande que *C. dirus guildayi*, con una masa promedio entre 68 y 60 kg respectivamente. Nuestras estimaciones, utilizando la ecuación de Van Valkenburgh (1990), no se aproximan a los valores de Anyonge y Roman (2006), esto es probablemente debido a diferencias metodológicas que consideran distintas estructuras óseas, lo que modifica las ecuaciones de regresión para esta estimación. Nuestros resultados obtenidos indican que las masas corporales promedio fueron muy similares en ambas subespecies: *C. dirus dirus* (36.97 kg) y *C. dirus guildayi* (37.64 kg).

Algunos estudios han medido la evolución del tamaño corporal a lo largo del tiempo en el mismo yacimiento como en Rancho La Brea, California. Los análisis realizados para las poblaciones de *C. dirus* apuntan que durante las épocas más frías (Pit 16; 68000 a 11503 años AP) las poblaciones de este lobo eran más pequeñas con respecto a las épocas más calientes (Pit 61, 67 y 77; época interglaciaria,

Tabla 4. Valores de p obtenidos de una prueba de T ($p = 0.05$) utilizando los datos reportados por Kurtén (1984) para el largo del p4 de dos subespecies de *Canis dirus*.

	<i>Canis dirus dirus</i> Sangamoniano	<i>Canis dirus dirus</i> Wisconsiniano
<i>Canis dirus guildayi</i> Rancho La Brea	$T = -0.749; p = 0.459$	$T = 2.530; p = 0.015$
<i>Canis dirus guildayi</i> Cueva San Josecito	$T = -1.684; p = 0.101$	$T = 1.571; p = 0.123$

4450 a 40570 años AP) (O'Keefe *et al.*, 2009, 2014; Brannick *et al.*, 2015), lo cual es congruente con nuestros resultados para Rancho La Brea (véase Figura 3).

De manera peculiar, la masa corporal estimada para los individuos de los pozos o Pit 61, 67 y 77 es parecida a la de los individuos de la Cueva de San Josecito, la cual está fechada entre 27000 y 45000 años AP y correspondería a una época menos fría (Arroyo-Cabrales *et al.*, 1995).

Por otro lado, Hodnett *et al.* (2009) identificaron el ejemplar de Térapa, Sonora (TERA 154), como *C. dirus guildayi*, basándose en la talla de los dientes de la mandíbula. Sin embargo, nuestros resultados indican que este ejemplar no presenta información suficiente que lo permita asignar a *C. dirus dirus* o *C. dirus guildayi*, más allá de su ubicación geográfica. Adicionalmente, los rangos morfométricos reportados por Kurtén (1984) difieren cuando se consideran otros individuos de la misma especie (ej. UNSM-21432 de Nebraska), de lo que se desprende que los rangos morfométricos no son parámetros diagnósticos para separar las subespecies.

Aunque Tedford *et al.* (2009) no consideraron las diferencias biogeográficas y morfométricas propuestas por Kurtén (1984), reportaron que las tallas difieren entre los individuos del Irvingtoniano y del Rancholabreano de Norteamérica. Pese a que no todos los ejemplares fósiles estudiados por nosotros provienen de localidades con un fechamiento exacto, no encontramos diferencias en el tamaño o talla de los dientes de individuos de estos períodos.

4.2. CANIS DIRUS EN MÉXICO

Anteriormente se mencionó que México cuenta con 15 registros fósiles de *C. dirus*. Algunos de estos registros provienen de listas faunísticas publicadas en las que no se incluyen detalles del material, tales como descripciones, figuras, números de catálogo o medidas. Este es el caso del registro de Comondú en Baja California Sur (Berta, 1988). Una situación similar se repite con los reportes de Potrecito (Sinaloa), Minas (Nuevo León) y Chupaderos (Zacatecas) (Barrón-Ortiz *et al.*, 2009; Ferrusquía-Villafranca *et al.*, 2017).

La situación es contraria en localidades como Térapa (Sonora), El Cedral (San Luis Potosí), Cedazo (Aguascalientes), La Piedad-Santa Ana y La Cinta-Portalitos (Michoacán), San Agustín Tlaxiaca (Hidalgo), El Tajo/Tequixquiac (Estado de México), Valsequillo (Puebla), Gruta de Loltún (Yucatán) y la Cueva de San Josecito (Nuevo León). Los registros de *C. dirus* en México están principalmente concentrados al centro del país. Sin embargo, algunos reportes como el de Hodnett *et al.* (2009), donde descubrieron una mandíbula y un húmero de *C. dirus*, se localizan en región norte del país (Térapa, Sonora). Por otro lado, la Cueva de San Josecito es la localidad con mayor abundancia de elementos esqueléticos asignados a *C. dirus*, más de 90 elementos fósiles (según la base de datos de la Colección Paleontológica de Vertebrados del Natural History Museum Los Angeles County, <https://collections.nhm.org/vertebrate-paleontology>), y con el mejor estado de preservación (Figura 6A).

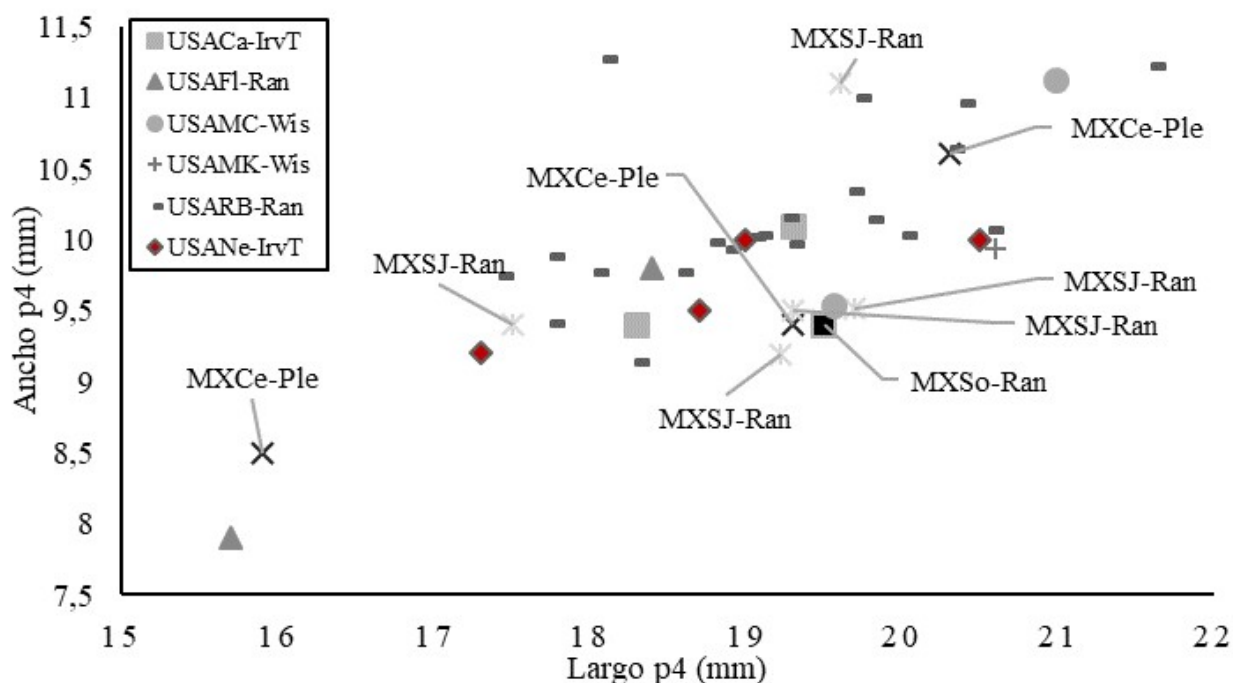


Figura 4 Distribución de la talla del p4 en distintas asociaciones de *Canis dirus* en Norteamérica. Los símbolos en gris-negro equivalen a los miembros de *C. dirus guildayi*, mientras que los símbolos en rombo de color rojo equivalen a *C. dirus dirus* según la propuesta de Kurtén (1984).

Cercana a esta cueva está la localidad de El Cedral, en “El Rancho La Amapola”, San Luis Potosí. Aunque Álvarez *et al.* (2012) mencionaron que el tamaño de los ejemplares de esta localidad es similar a los de Rancho La Brea en California, los siete individuos examinados en el presente estudio indican una variabilidad mayor en la masa corporal que la descrita para los ejemplares de Estados Unidos. Hacia el centro de México se ubica la localidad de Cedazo, en el Estado de Aguascalientes. Aunque las referencias son escasas, Mooser y Dalquest (1975) reportaron restos mandibulares y postcraneales de un cánido que tiene una talla similar a *C. dirus* de Rancho La Brea.

En la colección del INAH hay un ejemplar DP 5100 que corresponde a un primer molar superior (M1) proveniente de la región de Cuitzeo, Michoacán, el cual no está citado en la literatura. El ejemplar presenta un carácter diagnóstico de *C. dirus* (*i.e.*, hipocono reducido), por lo cual se incluyó en este trabajo. En la frontera de Michoacán y Guanajuato, Cervantes (2015) reportó dos

localidades (La Piedad-Santa Ana y La Cinta-Portalitos) donde fueron descubiertos elementos muy deteriorados de cánidos, los cuales presentan una talla similar a la *C. dirus*. Para el Estado de Hidalgo, Bravo-Cuevas *et al.* (2009) reportaron un radio al cual asignaron a *C. dirus*, aunque no lo describieron.

Después de la Cueva de San Josecito, Tequixquiác, en el Estado de México, representa la localidad con los ejemplares fósiles más completos asignados a *C. dirus* en México. Un espécimen interesante es un cráneo completo descrito por Maldonado-Koerdell (1953) (Figura 6B). Sin embargo, se desconoce la ubicación actual de este fósil, ya que este autor no reporta número de catálogo. Dundas (1999) marca como distintas a Tequixquiác y a El Tajo. Para El Tajo hace referencia a Furlong (1925), pero este autor nunca mencionó la presencia de restos de *C. dirus*, en cambio mencionó la presencia del género *Canis* para los estratos pleistocénicos de la localidad de Tequixquiác. Este mismo autor, cuando hizo referencia a este taxa, se refirió a

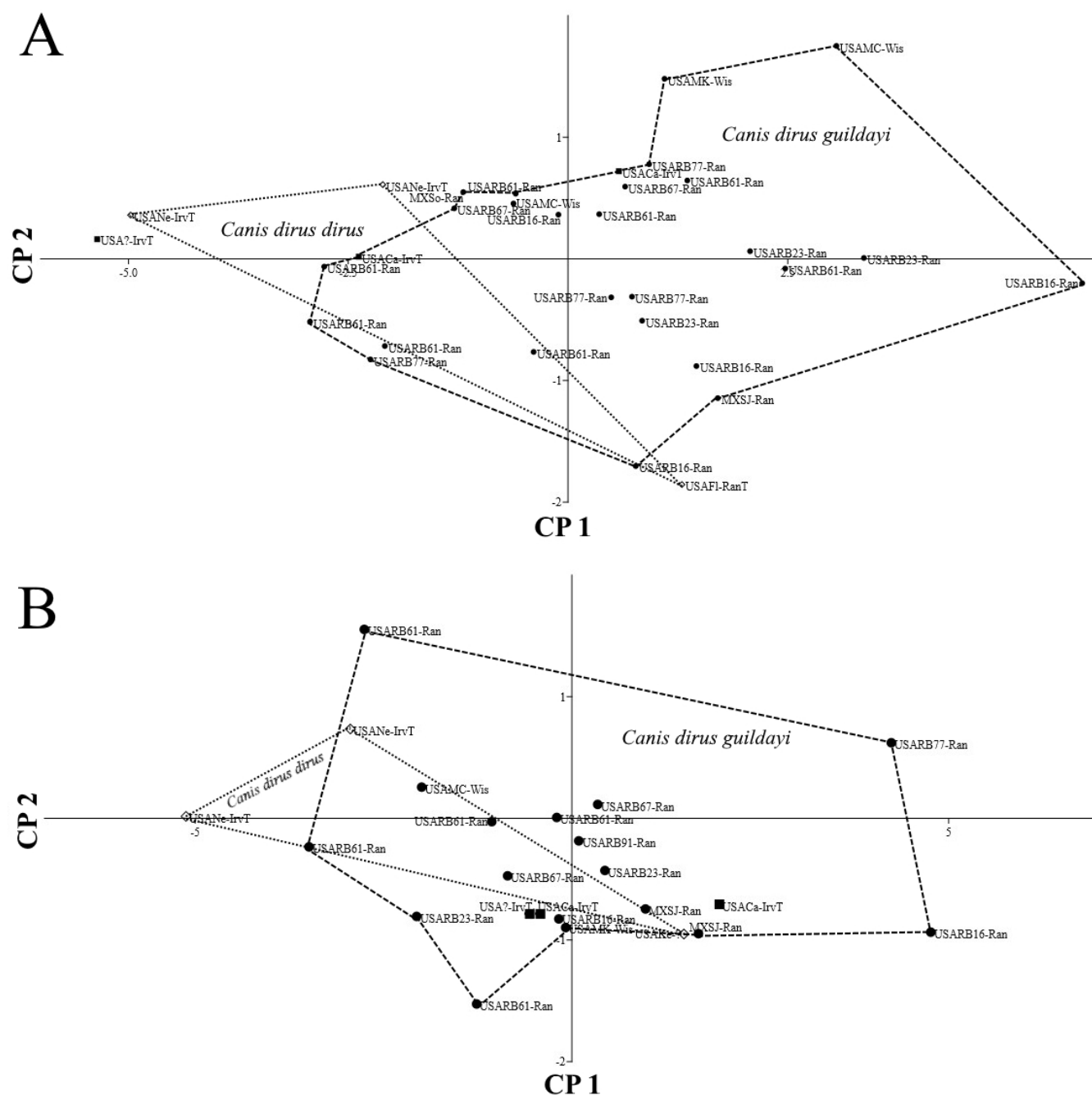


Figura 5 Análisis de componentes principales (ACP) para variables dentales de *Canis dirus* de Norteamérica (variables definidas en Materiales y métodos). Los puntos representan ejemplares de *C. dirus guildayi* del Rancholabreano, los cuadrados equivalen a miembros del Irvingtoniano tardío, los rombos equivalen a ejemplares de *C. dirus dirus*. Se muestra el área que ocupa cada subespecie; notar que en algunas regiones estas áreas se solapan. A - Dientes inferiores (CP 1 = 76.45% de Varianza; CP 2 = 8.84% de Varianza). B - Dientes superiores (CP 1 = 48.87% de Varianza; CP 2 = 22.92% de Varianza).

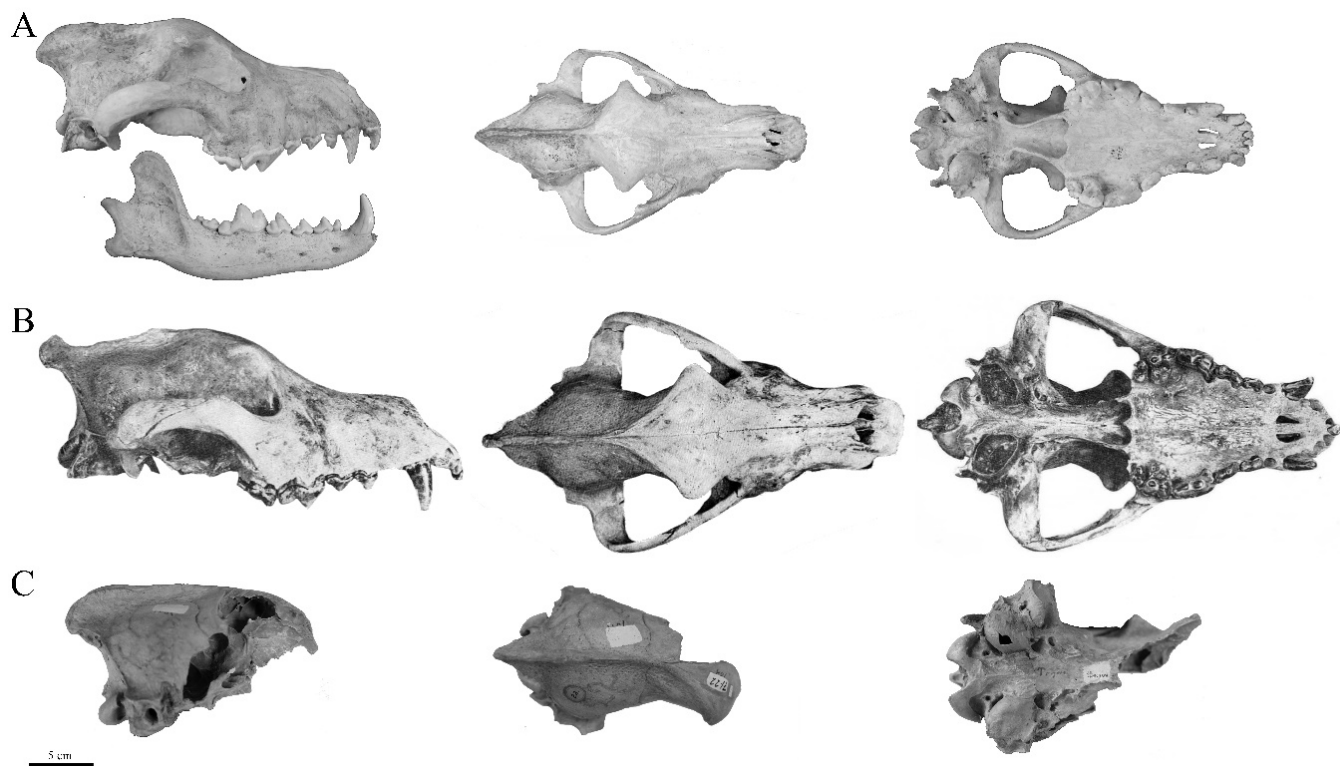


Figura 6 *Canis dirus*. A - LACM 9795 (cráneo) y LACM 9229 (mandíbula), Cueva de San Josecito, Nuevo León; B - Sin número de catálogo, tomado y modificado de Maldonado-Koerdell (1953), Tequixquiac, Estado de México; C - IGM 5239, Tequixquiac, Estado de México.

“possibly n. sp. cf. *ocropus*”. Esta nueva especie nunca fue formalmente propuesta, por lo cual es inválida. Por otro lado, también nombró a un cánido (sin asignación taxonómica específica) para las cercanías de la cantera El Tajo. La confusión ocurre cuando Kurtén (1984) hace referencia a un cráneo y mandíbulas (UCMP 26650) provenientes de esta región, pero lamentablemente no ha sido posible confirmar si el cráneo del que hace referencia este autor es el mismo reportado por Maldonado-Koerdell (1953). Otro fósil proveniente de Tequixquiac es un basicráneo (IGM 5239) asignado a *C. dirus* (Figura 6C). Históricamente, este fósil representa el primer reporte de *C. dirus* para México, aunque su autor, Freudenberg (1910), lo asignó originalmente a *C. indianensis*, y un año después Merriam (1911) lo nombró *C. dirus*, e indicó que no existen diferencias entre este ejemplar y el material de Rancho La Brea, California. Las localidades más al sur de México y, por ende, de Norteamérica, son las de Valsequillo, en Puebla

y Gruta de Loltún, en Yucatán. Para Valsequillo fue Thenius (1970) quien realizó uno de los primeros reportes de *C. dirus* en la localidad y recientemente Carbot-Chanona *et al.* (2016) reportaron nuevos elementos mandibulares. Por su lado, Álvarez y Polaco (1982) fueron los primeros en mencionar la presencia de *C. dirus* en la Gruta de Loltún, reportando diversos elementos craneales y postcraneales. Estos autores basaron su identificación en la talla de los elementos: su clasificación queda confirmada con los caracteres diagnósticos presentes en un primer molar inferior (m1) y un cuarto premolar superior (P4) asociados (DP 269) (*i.e.*, presencia de cresta entre el metacónido y el hipocónido del m1 y el protocono del P4 está muy reducido).

El registro fósil de México es aún mayor del que se enumera en este trabajo. En la colección paleontológica del INAH, están almacenados dos fragmentos mandibulares (DP 2907 y 1924), los cuales sólo tienen como referencia “La Paz”. Debido a que

no hay mayor información de la localidad, no es posible distinguir si proviene del Estado de México o de Baja California Sur.

Finalmente, en múltiples ocasiones se ha mencionado la presencia de *C. dirus* en Chapala, Jalisco (Nowak, 1979; Berta, 1988; Dundas, 1999, Ferrusquía-Villafranca *et al.*, 2017), sin embargo, Rufolo (1998) identificó un M2 izquierdo, anteriormente asignado a *C. dirus*, como posiblemente perteneciente a *C. latrans*.

Luego de la aceptación de este trabajo se descubrió dentro de la Colección Geográfica de Referencia del Instituto de Geología de la UNAM un basi-cráneo fósil (IGM 8871) correspondiente a *Canis dirus*, proveniente de la caverna La Cieneguilla en el Municipio Indé en el Estado de Durango, el cual fue donado por el Sr. Abel Chávez Ramírez en 1974.

5. Conclusiones

México es el segundo país con registros fósiles de *Canis dirus*, esto representa casi el 10% de la distribución total de este lobo en América. Aunque anteriormente todos estos registros habían sido clasificados bajo la subespecie *C. dirus guildayi*, nuestros resultados no apoyan la separación de esta especie en subespecies, como lo propuso Kurtén (1984). Infortunadamente, el material de *C. dirus* en América no es muy abundante, y no se descarta la idea de Wang (1990) de que dentro de la amplia distribución geográfica de esta especie pudieran haber existido variaciones morfológicas o morfométricas. Sin embargo, en nuestros análisis no encontramos diferencias significativas que permitan algún tipo de fragmentación o subdivisión taxonómica de esta especie en Norteamérica. Es probable que exista mayor claridad en el tema si se realizan nuevos estudios, considerando mayor cantidad de ejemplares completos provenientes del noreste de Estados Unidos.

Después de haber realizado esta revisión del material mexicano hay varios puntos que sobresalen y que plantean nuevas interrogantes, como por qué el material de El Cedral tiene el rango de talla más grande que cualquier otra muestra.

Agradecimientos

Queremos agradecer a: G. Takeuchi, A. Farrell y E. Lindsey de La Brea Tar Pit & Museum; K. Seymour del Royal Ontario Museum (ROM); R. Hulbert Jr. del Florida Museum of Natural History; J. Alvarado y V. Romero de la Colección Nacional de Paleontología, Museo Ma del Carmen Perrilliat, Instituto de Geología (IGM); A. Martínez-Melo (UNAM), A. Boscaini (Instituto Argentino de Nivología, Glaciología y Ciencias Ambientales), J. Arroyo-Cabrales del Instituto Nacional de Antropología e Historia (INAH) y a X. Wang del Natural History Museum Los Angeles County, por las facilidades prestadas en las visitas a las colecciones a su cargo, discusiones, y comentarios durante el desarrollo del proyecto. De igual manera, agradecemos al Dr. A. Rincón por sus comentarios sobre el manuscrito final. DRR agradece al Instituto de Geología por todo el apoyo dado durante el desarrollo de este proyecto y a la Dirección General de Asuntos del Personal Académico (DGAPA) por el apoyo económico.

Referencias

- Álvarez, T., Polaco, O.J., 1982, Restos de mamíferos recientes y pleistocénicos procedentes de las grutas de Loltún, Yucatán, México: Instituto Nacional de Antropología e Historia, Departamento de Prehistoria, Cuadernos de Trabajo, 26, 7–35.
- Álvarez, T., Ocaña, A., Arroyo-Cabrales, J., 2012, Restos de mamíferos, *en* Mirambell, L. (ed.),

- Rancho “La Amapola”, Cedral, un sitio Arqueológico-Paleontológico, Pleistocénico-Holocénico con restos de actividad humana: México, D.F., México, Instituto Nacional de Antropología e Historia, 147–194.
- Anyonge, W., Baker, A., 2006, Craniofacial morphology and feeding behavior in *Canis dirus*, the extinct Pleistocene dire wolf. *Journal of Zoology*, 269(3), 309–316.
- Anyonge, W., Roman, C., 2006, New body mass estimates for *Canis dirus*, the extinct Pleistocene dire wolf. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 26(1), 209–212.
- Arroyo-Cabrales, J., Johnson, E., Haas, H., De Los Ríos-Paredes, M., Ralph, R.W., Hartwell, W T., 1995, First radiocarbon dates for San Josecito Cave, Nuevo León, México: *Quaternary Research*, 43(2), 255–258.
- Barrón-Ortiz, C.R., González-Sánchez, V.H., Guzmán-Gutiérrez, J.R., 2009, Mastofauna de Chupaderos (Pleistoceno tardío), Municipio de Villa de Cos, Zacatecas, *en* Memoria del XI Congreso Nacional de Paleontología: Juriquilla, México, 88.
- Berta, A., 1988, Quaternary evolution and biogeography of the large South American Canidae (Mammalia: Carnivora): Berkeley, E.U.A., University of California Press, 161 p.
- Brannick, A.L., Meachen, J.A., O’Keefe, F.R., 2015, Microevolution of jaw shape in the dire wolf, *Canis dirus*, at Rancho La Brea, *en* Harris, J.M. (ed.), *La Brea and beyond: The paleontology of asphalt-preserved biotas*: Natural History Museum of Los Angeles County Science Series, 42, 23–32.
- Bravo-Cuevas, V., Cabral-Perdomo, M., Ortiz-Caballero, E., Priego-Vargas, J., 2009, La megafauna del Pleistoceno, *en* González-Rodríguez, K., Cuevas-Cardona, C., Castillo-Cerón, J. (eds.), *Los fósiles del Estado de Hidalgo*: Pachuca, México, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, 85–96.
- Carbot-Chanona, G., Jiménez-Moreno, F., Gálvez B., Robles, M., 2016, Coexistencia de *Canis dirus* Leydi y *C. lupus* Linnaeus en el Pleistoceno tardío del área de Valsequillo, Puebla (resumen), *en* Bravo, V., Estrada, E., Guerrero, A., Jiménez, E. (eds.), *III Simposio de Paleontología en el Sureste de México*: Puebla, México, 22.
- Cervantes, B., 2015, Especies del orden Carnivora del Rancholabreano de dos localidades del centro-occidente de México: Michoacán, México, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Facultad de Biología, 82 p.
- Dundas, R.G., 1999, Quaternary records of the dire wolf, *Canis dirus*, in North and South America: *Boreas*, 28, 375–385.
- Ferrusquía-Villafranca, I., Arroyo-Cabrales, J., Johnson, E., Ruiz-González, J., Martínez-Hernández, E., Gama-Castro, J., de Anda-Hurtado, P., Polaco, O.J., 2017, Quaternary mammals, people, and climate change: a view from southern North America, *en* Monks, G. (ed.), *Climate Change and Human Responses, A Zooarchaeological Perspective*: Países Bajos, Springer, 27–67.
- Freudenberg, W., 1910, Die säugetierfauna des Pliocäns und post-Pliocäns von México, 2. Mastodonten und Elefanten: Jena, Alemania, Gustav Fischer, 76 p.
- Frick, C., 1930, Alaska’s frozen fauna: *Natural History*, 30, 71–80.
- Furlong, E.L., 1925, Notes on the Occurrence of Mammalian Remains in the Pleistocene of México: With a description of a new species *Capromeryx mexicana*: Berkeley, E.U.A., University of California Press, 158 p.
- Hammer, Ø., Harper, D., Ryan, P., 2001, PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis: *Palaeontologia Electronica*, 4(1), 9 p.
- Hodnett, J.P., Mead, J.I., Baez, A., 2009, Dire wolf, *Canis dirus* (Mammalia; Carnivora; Canidae), from the late Pleistocene (Rancholabrean) of east-central Sonora, México: *The Southwestern Naturalist*, 54(1), 74–81.

- Kurtén, B., 1984, Geographic differentiation in the Rancholabrean dire wolf (*Canis dirus* Leidy) in North America: Contributions in Quaternary vertebrate paleontology, a memorial volume to John E. Guilday, Special Publication of Carnegie Museum of Natural History, 8, 218–227.
- Maldonado-Koerdell, M., 1953, Sobre un cráneo de *Aenocyon dirus* (Leidy) del Pleistoceno superior de Tequixquiac, México: Anales del Instituto Nacional de Antropología e Historia, 7, 51–58.
- Merriam, J.C., 1911, The fauna of Rancho La Brea, part II, Canidae: Berkeley, E.U.A., The University California Press, Memoirs of the University of California, 1(2), 215–272.
- Montellano-Ballesteros, M., 1990, Una edad del Irvingtoniano al Rancholabreano para la fauna Cedazo del Estado de Aguascalientes: Revista Mexicana de Ciencias Geológicas, 9(2), 195–203.
- Mooser, O., Dalquest, W.W., 1975, Pleistocene mammals from Aguascalientes, central Mexico: Journal of Mammalogy, 56(4), 781–820.
- Nowak, R.M., 1979, North American Quaternary Canis: Lawrence, E.U.A., Museum of Natural History, University of Kansas, 154 p.
- O’Keefe, F.R., Fet, E.V., Harris, J.M., 2009, Compilation, calibration, and synthesis of faunal and floral radiocarbon dates, Rancho La Brea, California: Contributions in Science, 518, 1–16.
- O’Keefe, F.R., Binder, W.J., Frost, S.R., Sadlier, R.W., Van Valkenburgh, B., 2014, Cranial morphometrics of the dire wolf, *Canis dirus*, at Rancho La Brea: temporal variability and its links to nutrient stress and climate: Palaeontologia Electronica, 17(1), 17A.
- Prevosti, F.J., Rincón, A.D., 2007, A new fossil canid assemblage from the Late Pleistocene of northern South America: the canids of the Inciarte asphalt pit (Zulia, Venezuela), fossil record and biogeography: Journal of Paleontology, 81(5), 1053–1065.
- Rufolo, S.J., 1998, Taxonomy and significance of the fossil mammals of Lake Chapala, Jalisco, Mexico: Provo, E.U.A., Brigham Young University, Department of Geology, 292 p.
- 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, 325, 1–218.
- Thenius, E., 1970, Einige jungpleistozane Säugetiere (Platygonus, Arctodus und Canis dirus) aus dem Valsequillo, Mexiko: Quartar, Jahrbuch für Erforschung des Eiszeitalters und der Steinzeit, 21, 57–66.
- Van Valkenburgh, B., 1990, Skeletal and dental predictors of body mass in carnivores, en Damuth J., MacFadden, B. (eds.), Body size in mammalian paleobiology: estimation and biological implications: Cambridge, R.U., Cambridge University Press, 181–205.
- Wang, X., 1990, Pleistocene dire wolf remains from the Kansas River with notes on dire wolves in Kansas: Occasional Papers of the Museum of Natural History, The University of Kansas, 137, 1–7.
- Wang, X., Tedford, R.H., 2010, Dogs: their fossil relatives and evolutionary history: New York, E.U.A., Columbia University Press, 232 p.

Apéndice 1

Tabla A1. Ejemplares fósiles *Canis dirus* examinados en este estudio. *Continúa en la siguiente página.*

Número de Catálogo	Localidad	Fecha
UCMP 140265	California, Estados Unidos	Irvingtoniano
UCMP 156047	California, Estados Unidos	Irvingtoniano
UCMP 156048	California, Estados Unidos	Irvingtoniano
LACM 9795	Cueva de San Josecito; México	Rancholabreano
LACM ? 9229	Cueva de San Josecito; México	Rancholabreano
LACM 9230	Cueva de San Josecito; México	Rancholabreano
LACM 9231	Cueva de San Josecito; México	Rancholabreano
LACM 9232	Cueva de San Josecito; México	Rancholabreano
LACM 9794	Cueva de San Josecito; México	Rancholabreano
LACM 10269	Cueva de San Josecito; México	Rancholabreano
LACM 10290	Cueva de San Josecito; México	Rancholabreano
LACM 10272	Cueva de San Josecito; México	Rancholabreano
LACM 9245	Cueva de San Josecito; México	Rancholabreano
DP 5100	Cuitzeo, México	Pleistoceno
DP 2500	El Cedral, México	Rancholabreano
DP 2499	El Cedral, México	Rancholabreano
DP 2497	El Cedral, México	Rancholabreano
DP 2504	El Cedral, México	Rancholabreano
DP 3671	El Cedral, México	Rancholabreano
DP 2498	El Cedral, México	Rancholabreano
DP 3674	El Cedral, México	Rancholabreano
DP 2498	El Cedral, México	Rancholabreano
DP 2497	El Cedral, México	Rancholabreano
DP 3670	El Cedral, México	Rancholabreano
DP 3673	El Cedral, México	Rancholabreano
DP 3665	El Cedral, México	Rancholabreano
DP 3666	El Cedral, México	Rancholabreano
DP 3672	El Cedral, México	Rancholabreano
UF 9246	Florida, Estados Unidos	Rancholabreano
UF 2259	Florida, Estados Unidos	Rancholabreano
UF 3276	Florida, Estados Unidos	Rancholabreano
DP 269	Gruta de Loltún, México	Pleistoceno tardío
DP 122	Gruta de Loltún, México	Pleistoceno tardío
DP 269	Gruta de Loltún, México	Pleistoceno tardío
DP 257	Gruta de Loltún, México	Pleistoceno tardío
CM 12625 (Cast)	Kentucky, Estados Unidos	Pleistoceno tardío
DP 2907	La Paz, México	?
LACM 20864	Maricopa, Estados Unidos	Rancholabreano
LACM 18155	Maricopa, Estados Unidos	Rancholabreano
LACM 2011	McKittrick, Estados Unidos	Rancholabreano
LACM 104927	McKittrick, Estados Unidos	Rancholabreano
F:AM 25511	Nebraska, Estados Unidos	Irvingtoniano
F:AM 25511M	Nebraska, Estados Unidos	Irvingtoniano
F:AM 25509	Nebraska, Estados Unidos	Irvingtoniano
F:AM 25510	Nebraska, Estados Unidos	Irvingtoniano
UNSM 2912	Nebraska, Estados Unidos	Irvingtoniano

Tabla A1. (Continuación) Ejemplares fósiles *Canis dirus* examinados en este estudio.

Número de Catálogo	Localidad	Fecha
UNSM 15486-38	Nebraska, Estados Unidos	Irvingtoniano
UNSM 4026-71	Nebraska, Estados Unidos	Irvingtoniano
UNSM 25691	Nebraska, Estados Unidos	Irvingtoniano
UNSM 21431	Nebraska, Estados Unidos	Irvingtoniano
UNSM 21432	Nebraska, Estados Unidos	Irvingtoniano
AMNH 2300-2b	Rancho La Brea, Pit 16, Estados Unidos	Rancholabreano
AMNH 2300-b11	Rancho La Brea, Pit 16, Estados Unidos	Rancholabreano
AMNH 2301-R.14	Rancho La Brea, Pit 16, Estados Unidos	Rancholabreano
AMNH 2301-L.88	Rancho La Brea, Pit 16, Estados Unidos	Rancholabreano
AMNH 2301-L.179	Rancho La Brea, Pit 16, Estados Unidos	Rancholabreano
AMNH 2301-R.167	Rancho La Brea, Pit 16, Estados Unidos	Rancholabreano
LACMP23-7388	Rancho La Brea, Pit 23, Estados Unidos	Rancholabreano
LACMP23-18909	Rancho La Brea, Pit 23, Estados Unidos	Rancholabreano
LACMP23-18908	Rancho La Brea, Pit 23, Estados Unidos	Rancholabreano
LACMP23-18910	Rancho La Brea, Pit 23, Estados Unidos	Rancholabreano
LACMP23-1408	Rancho La Brea, Pit 23, Estados Unidos	Rancholabreano
LACMP23-1360	Rancho La Brea, Pit 23, Estados Unidos	Rancholabreano
LACMP23-7502	Rancho La Brea, Pit 23, Estados Unidos	Rancholabreano
LACMP23-17604	Rancho La Brea, Pit 23, Estados Unidos	Rancholabreano
AMNH 2309-32b/2301-L.44	Rancho La Brea, Pit 61, Estados Unidos	Rancholabreano
AMNH 2300-24/2301-R.12	Rancho La Brea, Pit 61, Estados Unidos	Rancholabreano
AMNH 2300-31	Rancho La Brea, Pit 61, Estados Unidos	Rancholabreano
AMNH 2301-R.4	Rancho La Brea, Pit 61, Estados Unidos	Rancholabreano
AMNH 2300-28/2301-L.12	Rancho La Brea, Pit 61, Estados Unidos	Rancholabreano
AMNH 2300-32/2301-R.16	Rancho La Brea, Pit 61, Estados Unidos	Rancholabreano
AMNH 2300-310/2301-L.28	Rancho La Brea, Pit 61, Estados Unidos	Rancholabreano
AMNH 2300-18/2301-R.8	Rancho La Brea, Pit 61, Estados Unidos	Rancholabreano
AMNH 2300-8/2301-R.3	Rancho La Brea, Pit 61, Estados Unidos	Rancholabreano
AMNH 2300-325/2301-R.43	Rancho La Brea, Pit 67, Estados Unidos	Rancholabreano
AMNH 2300-311/2301-L.29	Rancho La Brea, Pit 67, Estados Unidos	Rancholabreano
AMNH 2300-245	Rancho La Brea, Pit 77, Estados Unidos	Rancholabreano
AMNH 23603	Rancho La Brea, Pit 77, Estados Unidos	Rancholabreano
AMNH 2301-L.375	Rancho La Brea, Pit 77, Estados Unidos	Rancholabreano
AMNH 2301-L.377	Rancho La Brea, Pit 77, Estados Unidos	Rancholabreano
AMNH 2301-L.462	Rancho La Brea, Pit 77, Estados Unidos	Rancholabreano
AMNH 56079	Rancho La Brea, Pit 77, Estados Unidos	Rancholabreano
DP 685	Valsequillo, México	Pleistoceno tardío