# SOBRE UN CRÁNEO DE AENOCYON DIRUS (LEIDY) DEL PLEISTOCENO SUPERIOR DE TEQUIXQUIAC, MEXICO\*

MANUEL MALDONADO-KOERDELL

### INTRODUCCIÓN

El origen de la familia Canidae se pierde en el Terciario Inferior, entre el Eoceno y el Oligoceno. Algunos pequeños carnívoros de esa época (Miacis), tal vez arborícolas, fueron los más remotos ancestros de aquella familia y los primeros cánidos, Daphaenus y Cynodictis, del Oligoceno Superior de la América del Norte se consideran como "descendientes lineales" de los miácidos del Eoceno y Oligoceno. A su vez, Daphaenus dio origen a ciertas formas ancestrales de los osos del Terciario Superior y del Cuaternario y de Cynodictis derivaron otras formas colocadas en el tronco evolutivo de los verdaderos cánidos (Cynodesmus, Tomarctus). La filogenia general de dichos grupos se expone en la figura 1, inspirada en el trabajo de Colbert sobre el origen del perro.

Entre los cánidos, durante el Pleistoceno Superior, contaron de modo importante los perros-lobos del género Aenocyon Merriam, 1918, relativamente abundantes en depósitos de aquella edad en la América del Norte. Se han encontrado sus restos fosilizados en el famoso Rancho de La Brea, cerca de los Angeles, en el Estado de California y en otras localidades del oeste, centro y este de los Estados Unidos, así como en México, en la Cueva de San Josecito, en la parte central —sur del Estado de Nuevo León y en la región de Tequixquiac, al norte de la capital del país. La abundancia de materiales ha permitido que el conocimiento de su anatomía esquelética sea amplio y que se haya podido reconstruir con suficiente aproximación su morfología corporal. Tratábase de cánidos de tamaño medio a grande, con una cabeza bien desarrollada, cuerpo ligero y patas cortas y débiles, aptos para atacar en manadas a pequeños mamíferos y desgarrarlos con sus poderosos caninos. Sin embargo, parece improbable que se enfrentaran con otros ani-

<sup>\*</sup> Trabajo realizado con la ayuda del Instituto Nacional de la Investigación Científica.

<sup>&</sup>lt;sup>1</sup> Colbert, E. H. 1953, pp. 4-6.

males, prefiriendo el asalto a seres débiles por su tamaño, edad o estado de salud. Ahora están totalmente extinguidos.

Parte de un opistocráneo, colectado en Tequixquiac, que dejaba ver ciertas características de la especie dirus, fue descrita por W. Freudenberg.<sup>2</sup> Este material provenía de un horizonte pleistocénico (entonces simplemente considerado por el autor como "postpliocénico") en dicha localidad, cuya estratigrafía ha sido bastante estudiada después. Por desgracia, lo fragmentario del cráneo y ciertos defectos en las ilustraciones no permiten ahora formarse una idea clara de su morfología, pero no parece haber duda sobre su identidad taxonómica. Entonces fue llamado Canis indianensis, uno de los nombres usados por Leidy a mediados del siglo XIX para aquel carnívoro fósil. Debe mencionarse respecto a México, el hallazgo de piezas esqueléticas de la misma forma en la Cueva de San Josecito, en el Estado de Nuevo León, descritas por J. E. Cushing, Jr., a también de edad pleistocénica.

Los cánidos del Pleistoceno del Rancho de La Brea, entre los cuales destaca el grupo dirus por su tamaño y abundancia en restos fósiles, fueron ampliamente descritos en la clásica memoria de J. C. Merriam.<sup>4</sup> Este trabajo es la base del conocimiento actual de aquellas formas y contiene una historia de los hallazgos anteriores, un estudio comparativo de los materiales conocidos hasta esa fecha, una descripción de los restos de cánidos fósiles de aquella localidad con las correspondientes ilustraciones y la bibliografía pertinente a su estudio. Todavía entonces, el autor consideraba que Aenocyon dirus (Leidy) era una especie del género Canis Linnaeus, 1758, cuya sinonimia indicaba también.

Otra especie, ayersi, descrita por Sellards,<sup>5</sup> fue encontrada en la famosa localidad de Vero, en el Estado de Florida, en el vecino país, en una capa de edad pleistocénica y asociada con otras formas de mamíferos fósiles. Sobre las condiciones geológicas del yacimiento y sus restos deben consultarse ese trabajo y otro de O. P. Hay.<sup>6</sup> Un análisis más reciente de los restos encontrados en dicha localidad ha sido publicado por el propio Sellards.<sup>7</sup>

El subgénero Aenocyon fue establecido por Merriam <sup>8</sup> para incluir las especies del grupo dirus, pero después adquirió categoría genérica y así figura en la clasificación de los mamíferos fósiles y recientes de G. G. Simpson, <sup>9</sup> dentro de la subfamilia Caninae, aunque este autor apunta al pie de la página que frecuentemente y "con razón considerable, sólo se considera como un subgénero de Canis". En este trabajo, provisionalmente, se acepta como válido el género Aenocyon Merrian, 1918, entre cuyas especies se cuentan A. dirus (Leidy) y A. ayersi (Sellards), del Pleistoceno Superior de la América del Norte.

```
<sup>2</sup> Freudenberg, W. 1910, pp. 125-29; lám. XXV y figs. 1 y 2.
```

<sup>&</sup>lt;sup>3</sup> Cushing Jr., J. E. 1945, p. 182.

<sup>&</sup>lt;sup>4</sup> Merriam, J. C. 1912, pp. 216-62; láms. 24-28.

<sup>&</sup>lt;sup>5</sup> Sellards, E. H. 1916, pp. 152-57; láms. 23 y 30; figs. 1 y 3.

<sup>&</sup>lt;sup>6</sup> Hay, O. P. 1923, pp. 381-83.

<sup>&</sup>lt;sup>7</sup> Sellards, E. H. 1952, pp. 90-94.

<sup>&</sup>lt;sup>8</sup> Merriam, J. C. 1918, pp. 531-33.

<sup>&</sup>lt;sup>9</sup> Simpson, G. G. 1945, p. 109.

#### MATERIAL

En agosto de 1952, durante una de las frecuentes visitas que hace a Tequixquiac, Estado de México, a unos 60 Km. al N. de la capital del país, el grupo del Departamento de Prehistoria, fue colectado un cráneo completo de Aenocyon dirus (Leidy), en buen estado de conservación, excepto la falta de una pequeña porción de la cresta sagital, por delante del inion y de algunas piezas dentarias o de su abrasión, así como de la superficie ósea de las bolas timpánicas. Hasta donde se sabe, este cráneo es el primero que se recobra completo en México de aquella forma, pues como se ha dicho, la pieza descrita por Freudenberg, sólo corresponde al opistocráneo de otro individuo, también proveniente de dicha localidad.

El cránco que se va a describir parece corresponder a un individuo bien desarrollado, probablemente del sexo masculino, de edad adulta. La fosilización ha sido completa y prácticamente no hubo necesidad de mayor cuidado en su preparación. El material arcilloso-arenoso, típico de la parte inferior de la formación Becerra Superior, del Pleistoceno Superior de México, que llenaba el interior y cubría la superficie, fue fácilmente lavado y posteriormente, el cráneo se barnizó para mejor conservación. El color café cremoso del cráneo fósil de Tequixquiac contrasta con el fuerte tono obscuro del material del Rancho de La Brea, que se debe al asfalto bituminoso que por tantos siglos los cubrió. Sin embargo, en el cráneo de Tequixquiac, diseminadas en la superficie y particularmente extendidas en el paladar y regiones nasomaxilares, se aprecian manchas obscuras o casi negras, originadas por la intensa fosilización. Las piezas dentarias que se conservaron también muestran un color gris obscuro, con aspecto veteado en las superficies laterales.

La región de Tequixquiac ha dado ya una gran cantidad de restos de mamíferos del Pleistoceno Superior y todavía puede considerarse que apenas se ha comenzado a estimar la riqueza y variedad de su fauna fósil. El cráneo de Aenocyon dirus (Leidy) es solamente una pieza entre muchas que se conservan en el Departamento de Prehistoria para estudio futuro, las cuales incluyen ejemplares de formas ya conocidas y de otras que seguramente resultarán adiciones novedosas a la larga lista de géneros y especies que se han mencionado de tan rica localidad en anterior ocasión.<sup>10</sup>

La estratigrafía regional ha sido bastante estudiada en los últimos años, pero aún falta un reconocimiento geológico metódico y que se conozcan en sus detalles muchos aspectos de la estratigrafía y correlaciones. El horizonte fosilífero, como se ha dicho, corresponde a la parte inferior de la formación Becerra Superior, del Pleistoceno Superior de México, posiblemente contemporáneo de otros depósitos que han rendido faunas semejantes en el resto de la América del Norte, entre ellos el Rancho de La Brea. Precisamente, el Departamento de Prehistoria tiene proyectada para el año de 1954, una comparación de ejemplares de su colección de mamíferos fósiles del Pleistoceno de Tequixquiac y otras localidades con materiales

<sup>&</sup>lt;sup>10</sup> Maldonado-Koerdell, M. 1948, pp. 17-27.

de esa edad que se conservan en diversas instituciones de los Estados Unidos, con fines de correlación.

Para el estudio comparativo del cráneo de Tequixquiac, el autor aprovechó un reciente viaje a ese país, donde examinó algunos ejemplares de cráneos de Aenocyon dirus (Leidy), procedentes del Rancho de La Brea, en el U. S. National Museum, Washington, D. C., y en el American Museum of Natural History, New York, que también posee un maxilar con piezas dentarias de A. ayersi (Sellards), colectado con otros fósiles en la localidad de Vero, Estado de Florida. Se agradecen profundamente las facilidades y atenciones que se tuvieron en ambas instituciones a los Dres. Remington Kellog, Director del U. S. National Museum, C. L. Gazin, Jefe de su División de Paleontología de Vertebrados y David H. Dunkle, Conservador Asociado de la misma y a los Dres. Edwin H. Colbert, Conservador de Reptiles y Anfibios Fósiles y Bobb Schaeffer, Conservador Asociado de Peces Fósiles, así como a la Sra. Rachel Husband Nichols, Encargada de la Biblioteca Henry Fairfield Osborn, del Departamento de Geología y Paleontología del American Museum of Natural History. En los dos museos se pudo trabajar cómodamente y aprovechar sus magníficas instalaciones.

#### DESCRIPCION

Cráneo bien desarrollado, de forma y proporciones semejantes a los cráneos de ciertos lobos actuales; muy alargado sagitalmente y con máxima anchura entre los arcos cigomáticos; el hocico es tan ancho como la caja craneana propiamente dicha, en su mitad anterior y se ensancha transversalmente en su mitad posterior; las apófisis post-orbitales de los frontales forman con el resto de la superficie frontal un rombo truncado anteriormente; los arcos cigomáticos son fuertes; la cresta sagital está incompleta por desaparición de una parte de su borde superior; el inion es grueso y saliente; el paladar es más bien ancho desde su extremo anterior, pero su diámetro transversal aumenta hacia atrás y los orificios nasales posteriores están casi al nivel de una línea tangente a los segundos molares superiores; los pterigoides se aproximan notablemente en sus bordes libres, aunque su verticalidad no cambia; la superficie ósea de las bolas timpánicas ha desaparecido en buena parte, pero se nota que eran prominentes, por detrás y adentro de las cavidades glenoideas; los cóndilos occipitales son salientes y la escotadura entre ambos perfectamente semicircular; en el occipucio las cretas lambdoideas forman un ángulo agudo con vértice en el inion y son rugosas y salientes; el foramen occipital es regularmente ovalado.

a—VISTA DORSAL (lám. I). Como es usual en A. dirus (Leidy), los nasales son muy largos y sobrepasan hacia atrás una línea transversal que uniese los dos puntos más próximos de las órbitas; el rombo formado por los frontales se alarga posteriormente y se confunde con el extremo anterior de la cresta sagital, algo por detrás de las suturas frontoparietales; el grosor del inion es casi el doble de dicha

cresta; el orificio nasal anterior es regularmente ovalado, a diferencia de los verdaderos perros en que tiene cierta tendencia a ser piriforme, con menor diámetro entre los extremos posteriores de los premaxilares.

b—VISTA LATERAL (lám. II). Los extremos posteriores de los premaxilares casi llegan a la mitad de los bordes laterales externos de los nasales, al nivel de una línea vertical que cayese entre los segundos y terceros premolares superiores; los forámenes infraorbitarios están encima o poco atrás de los terceros premolares superiores; la depresión ante-cigomática se marca más en el lado izquierdo que en el derecho; las superficies de inserción de los maseteros, en los bordes ántero-inferiores de los arcos cigomáticos, están fuertemente marcadas y terminan anteriormente en unas salientes situadas precisamente en la unión de los yugales y maxilares. En la región posterior del cráneo, el inion es saliente por detrás de los cóndilos occipitales, aunque no tanto como en los ejemplares del Rancho de La Brea y las crestas lambdoideas no describen tan fuerte curva hacia abajo y afuera, en lo cual el cráneo de Tequixquiac se acerca más a los verdaderos perros. Pero, el ángulo fronto-nasal, por delante y arriba de las órbitas, se parece completamente al que se observa en aquellos ejemplares fósiles del vecino país.

c—VISTA VENTRAL (lám. III). La longitud del paladar, medida desde el borde anterior de la sutura inter-premaxilar al extremo posterior de la apófisis media formada por los palatinos, es más de dos veces mayor que la anchura entre los bordes anteriores de los segundos premolares superiores y poco más de un tercio mayor que la anchura antre los bordes posteriores de los cuartos premolares superiores. En otras palabras, tomando como unidad la longitud del paladar, la anchura corresponde al 41.5% en el primer caso y al 67% en el segundo. Los forámenes palatinos anteriores están entre ambos caninos y los posteriores casi al nivel de una línea transversal que uniese los bordes posteriores de los cuartos premolares superiores; el aspecto de la depresión sagital formada por los palatinos y pterigoides es piriforme, algo más alargada que en los ejemplares del Rancho de La Brea y muy semejante a Aenocyon ayersi (Sellards). El resto del opistocráneo, en su aspecto ventral, en el ejemplar de Tequixquiac, es enteramente idéntico al de los ejemplares del Rancho de La Brea.

Incisivos: sólo se conservó el primer incisivo izquierdo, cuya corona sufrió fuerte abrasión en la punta. Su anchura más grande es de 6.1 mm.

Caninos: Existen ambos, el derecho con el borde anterior y la punta y el izquierdo con la punta y el borde posterior rotos. En el primero el diámetro ántero-posterior es de 15 mm. y en el segundo de 16 mm. en el margen superior del esmalte.

Premolares: Faltan ambos P<sup>1</sup>. P<sup>2</sup> y P<sup>3</sup> son bastante pequeños en comparación con P<sup>4</sup>, cada uno con tubérculos posteriores poco o nada desarrollados en P<sup>2</sup> y bien perceptibles en P<sup>3</sup>. En P<sup>2</sup> el diámetro ántero-posterior es de 13 mm. en el derecho y de 14 mm. en el izquierdo, mientras que en P<sup>3</sup> es de 17 mm. en ambos lados. P<sup>4</sup> se ajusta a la descripción dada por Merrian. Su diámetro ántero-posterior, en el lado izquierdo, es de 28 mm.

Molares: M¹ en cada lado presenta la peculiar reducción del hipocono y otros rasgos que distinguen estos molares de los correspondientes a los lobos modernos. M² en cada lado también es más pequeño que la pieza anterior.

Las dimensiones del cráneo de Tequixquiac se expresan en el cuadro anexo, agradeciéndose al antropólogo físico del Departamento de Prehistoria, Arturo Romano, su colaboración en obtenerlas, así como las fotografías que acompañan a este trabajo. Para estas mediciones se usaron dos compases, uno de corredera y otro de espesores, empleándose la nomenclatura habitual en craneometría.

# DIMENSIONES DEL CRÁNEO DE Aenocyon dirus (Leidy) DE TEQUIXQUIAC, MÉX.

Diámetro	máximo, prostion-inion	271	mm.
,,	prostion-cóndilos	250	mm.
"	del paladar, prostion-metakantion (apófisis media de los pa-		
73	latinos)	137	mm.
",	bicigomático, zygion-zygion (puntos opuestos de los arcos		
*3	cigomáticos)	158	mm.
,,	inter-orbitario mínimo	57	mm.
,,	transversal mínimo del paladar (por detrás de ambos ca-		
,,	ninos)	33	mm.
**	transversal máximo del paladar (por detrás de ambos P4)	71	mm.

## DISCUSION Y CONCLUSIONES

Poco tiempo después del descubrimiento del cráneo de A. ayersi (Sellards), Merriam revisó la posición taxonómica y las relaciones entre esa forma y otras del Rancho de La Brea, postulando sus estrechas afinidades y considerándolas dentro del grupo dirus del nuevo subgénero Aenocyon. Entre A. dirus (Leidy) y A. ayersi (Sellards) señaló varias diferencias que justificaban la separación de ambas especies y que esencialmente eran:

- a) mayor tamaño relativo del cráneo en la primera,
- b) paladar más estrecho y alargado en la segunda, y
- c) premolares más espaciados en el arco maxilar de la segunda.

Podrían agregarse otros rasgos diferenciales que una comparación de las fotografías de las dos formas en los trabajos de Merriam y Sellards revelan en la vista ventral de los cráneos. Por ejemplo, en *A. dirus* (Leidy) los forámenes palatinos posteriores parecen situados un poco más atrás que en *A. ayersi* (Se-

<sup>&</sup>lt;sup>11</sup> Merriam, J. C. 1918, pp. 531-33.

llards), en relación con P<sup>4</sup>; en cada lado P<sup>4</sup> forma un ángulo casi recto con M<sup>1</sup> en A. ayersi (Sellards), mientras que en A. dirus (Leidy) el ángulo es más agudo; en A. ayersi (Sellards) M<sup>1</sup> se acerca más en cada lado a la línea media del paladar que en A. dirus (Leidy); el orificio nasal posterior y el canal que forman los palatinos y los pterigoides tienen mayor anchura y menor longitud (y casi aspecto piriforme) en A. dirus (Leidy) y menor anchura y mayor longitud en A. ayersi (Sellards).

Ahora bien, el cráneo de Tequixquiac presenta una suma de rasgos que lo asemejan a A. dirus (Leidy), pues su aspecto es masivo y tiene paladar ancho, con premolares juntos, mientras los forámenes palatinos posteriores se sitúan más bien atrás; P<sup>4</sup> en cada lado forma un ángulo agudo con M<sup>1</sup>; estas piezas dentarias no parecen acercarse mucho a la línea media del paladar. Sin embargo, el orificio nasal posterior y el canal que forman los palatinos y pterigoides en el cráneo de Tequixquiac se parecen más en proporciones y forma a los que se presentan en A. ayersi (Sellards), aunque ello podría resultar de variación individual.

La falta de otros cráneos de *A. dirus* (Leidy) provenientes de dicha localidad impide ir más allá en toda consideración taxonómica, aunque debe expresarse que no se elimina la posibilidad de que haya existido en esa región una subespecie o variedad geográfica, hacia fines del Pleistoceno, que sólo el hallazgo de nuevos materiales y su estudio comparativo con las formas del Rancho de La Brea permitirán aceptar o rechazar. Por lo pronto, el cráneo que se ha descrito queda considerado como perteneciente a dicha especie.

# OBRAS CITADAS

COLBERT, E. H. 1953. The Origin of the Dog. Science Guide No. 102 (reprinted from Natural History, Vol. XLIII, No. 2, Feb. 1939) New York, the American Museum of Natural History, 14 pp. con ilustraciones.

CUSHING, jr., E. 1945. Quaternary Rodents and Lagomorphs of San Josecito Cave, Nuevo León. Journal of Mammalogy, Vol. 26, No. 2, pp. 182-86.

FREUDENBERG, W. 1910. Die Säugetierfauna des Pliocäns und Postpliocäns von Mexico, I — Carnivoren. Geologisches und Paläntologisches Abhandlungen, N. F., Vol. XIV, No. 3, pp. 103-76, láms. XX-XXVIII, 5 figs.

HAY, O. P. 1923. The Pleistocene of North America and its Vertebrated Animals from the States east of the Mississipi River and from the Canadian Provinces east of Longitude 95°. Publications of the Carnegie Institution of Washington, No. 322, VIII, 500 pp., 25 figs. y 41 mapas.

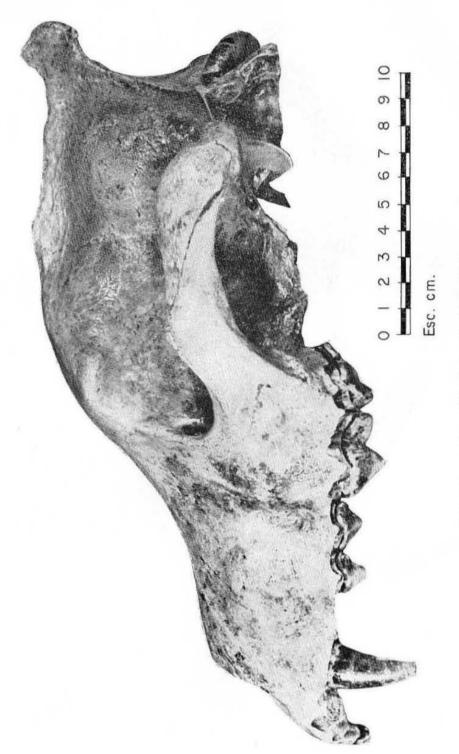
MALDONADO-KOERDELL, M. 1948. Los vertebrados fósiles del Cuaternario de México (con un catálogo de los mamíferos del Pleistoceno de México). Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural, Vol. IX, Nos. 1-2, pp. 1-35.

MERRIAM, J. C. 1912. The Fauna of Rancho La Brea, Part II. Canidae. Memoirs of the University of California, Vol. I, No. 2, pp. 215-72, 43 figs., láms. XXIV-XXVIII.

- MERRIAM, J. C. 1918. Note on the Systematic position of the Wolves of the Canis dirus group. University of California Publications in Geology, Vol. 10, No. 27, pp. 531-33.
- SELLARDS, E. H. 1916. Human Remains and Associated Fossils from the Pleistocene of Florida. Florida Geological Survey, 8th. Annual Report, pp. 121-60, 15 figs., láms. 15-31.
- SIMPSON, G. G. 1945. The Principles of Classification and the Classification of Mammals. Bulletin of the American Museum of Natural History, Vol. 85, XVI, 350 pp.



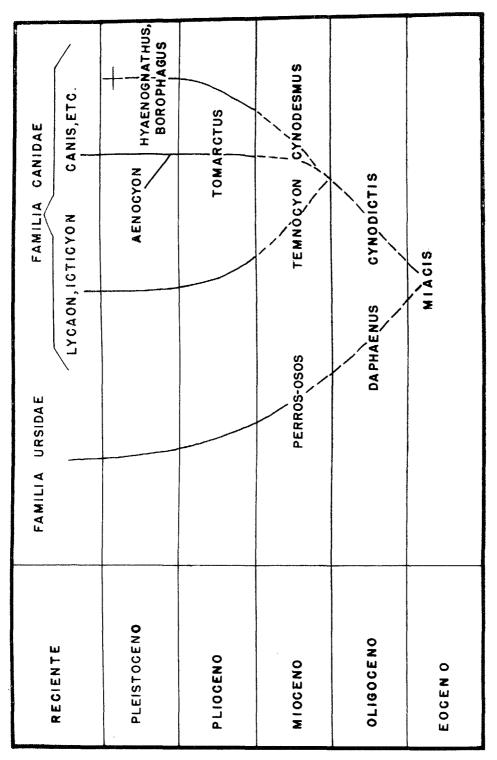
Lám. I. Vista dorsal del cráneo de A. dirus (Leidy), de Tequixquiac, Méx.



Lám. II. Vista lateral izquierda del mismo cráneo.



Lám. III. Vista ventral del mismo cránco.



Filogenia general de las familias Ursidae y Canidae.