

# Nueva evidencia de *Panthera atrox* (Mammalia, Felidae) en el Pleistoceno Tardío de Chiapas

Gerardo Carbot-Chanona\*

Luis Enrique Gómez-Pérez

Museo de Paleontología Eliseo Palacios Aguilera, Dirección de Paleontología, Secretaría de Medio Ambiente e Historia Natural, calzada de Los Hombres Ilustres S/N, Antiguo Parque Madero, Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, México, Correo de autor principal: gfcarbot@gmail.com

## RESUMEN

El león americano *Panthera atrox*, fue un importante componente de la megafauna del Pleistoceno Tardío en América del Norte. Aquí documentamos un nuevo registro de *P. atrox* para Chiapas con base en un M, izquierdo parcialmente completo, rescatado de la localidad La Simpatía, en el municipio de Villa Corzo. Con este nuevo ejemplar se contabilizan tres registros para el estado, constatando que *P. atrox* fue un depredador común en esta región de México durante el Pleistoceno Tardío.

**Palabras clave:** Pleistoceno Tardío, Megafauna, *Panthera atrox*.

## ABSTRACT

The American lion *Panthera atrox*, was an important component of the late Pleistocene megafauna in North America. Here we document a new record of *P. atrox* from Chiapas, based on a partially complete left M, collected from La Simpatía locality, Villa Corzo municipality. With this new specimen there are accounted three records for Chiapas, which evidence that *P. atrox* was a common predator in this region of Mexico during the Late Pleistocene.

**Key words:** Late Pleistocene, Megafauna, *Panthera atrox*.

## INTRODUCCIÓN

El final del Pleistoceno Tardío fue una época caracterizada por los intensos periodos glaciares y la presencia de grandes mamíferos herbívoros, como los mamutes (*Mammuthus* spp.), mastodontes (*Cuvieronius*) y perezosos gigantes (*Eremotherium*, *Megatherium*, *Paramylodon*), y superdepredadores, como el oso cara corta (*Arctodus simus*), el tigre dientes de sable (*Smilodon* spp.) y el león americano (*Panthera atrox*). Este último fue un felino de grandes dimensiones, con una talla 25% mayor al del león africano (*Panthera leo*), considerado uno de los máximos depredadores de finales del Pleistoceno (Turner y Antón, 1997).

Se ha documentado que *P. atrox* estuvo distribuido desde Alaska hasta Chiapas (Whitmore y Foster, 1967; Montellano-Ballesteros y Carbot-Chanona, 2009) y es un fósil índice para el NALMA Rancholabreano (Bell *et al.*, 2004).

*Panthera atrox* (Carnivora, Felidae) fue descrito por Joseph Leidy (1852) al finalizar el siglo XIX, bajo el nombre de *Felis atrox*, con base en un fragmento de la rama mandibular

izquierda con los molares completos y parte del canino, proveniente de Natchez, Mississippi, Estados Unidos.

Varias especies y subespecies fueron erigidas a partir de material ahora referido como *P. atrox*. Leidy (1873), en su listado de las especies fósiles de Livermore Valley, California, describió una porción maxilar con dientes y nombró la especie *Felis imperialis*, bajo el argumento de que ésta nueva especie era similar, pero de menor tamaño, a *Felis atrox*. Posteriormente, Merriam (1909) propuso la subespecie *Felis atrox bebbi* al estudiar un ejemplar de menor tamaño que el ejemplar tipo descrito por Leidy (1852). Frick (1930) reportó sin describir una nueva subespecie, *Felis atrox alaskensis*, proveniente de Fairbanks, Alaska. Después, Merriam y Stock (1932) en su trabajo sobre los Felidae de Rancho La Brea, realizaron el estudio más detallado de *F. atrox* basados en 16 ejemplares rescatados de los depósitos de esa localidad y sinonimizan a *F. imperialis* con *F. atrox* relegando a nomina dubia las subespecies propuestas por Merriam (1909) y Frick (1930). Actualmente el género *Felis* es usado sólo para nombrar a pequeños felinos, los cuales están claramente diferenciados de los grandes gatos (leo-

nes, tigres, leopardos y jaguares), agrupados en el género *Panthera* (Turnery y Antón, 1997).

La taxonomía nomenclatural de *Panthera atrox* ha sido discutida ampliamente. Algunos autores sinonimizan a *P. atrox* con *Panthera leo atrox*, bajo la consigna de que el león americano del Pleistoceno es una subespecie del león africano *Panthera leo* (e.g. Kurtén y Anderson, 1980; Anderson, 1989; Burguer *et al.*, 2004). Por el contrario, muchos otros utilizan el nombre *P. atrox*, pues la consideran una especie bien diferenciada del león africano actual y de la subespecie *P. leo. speleae*, que habitó durante el Pleistoceno en Euroasia (e.g. Simpson, 1941; Whitmore y Foster, 1967; Martin y Gilbert, 1978; Wheeler y Jefferson, 2003). Christiansen y Harris (2009), realizaron un estudio comparativo del cráneo, mandíbula y dientes de *Panthera atrox*, leones (*Panthera leo*), tigres (*Panthera tigris*) y jaguares (*Panthera onca*) actuales, usando análisis morfológico bivariado y multivariado. Sus resultados muestran que el cráneo de *P. atrox* posee afinidades con el de león, mientras que la morfología de la mandíbula es más similar al de jaguares y tigres; no obstante, tanto el cráneo como la mandíbula de *P. atrox* tienen características no presentes en sus parientes vivientes. Debido a esto no puede ser asignado a ninguna especie actual y por lo tanto constituye una especie diferente.

**Registros de *Panthera atrox* en México.** El primer reporte de la existencia de *Panthera atrox* en México fue realizado por Freudenberg (1910), en su trabajo sobre los carnívoros del Plioceno y Post-Plioceno de Tequixquiatic, México. En dicho trabajo, Freudenberg refirió una rama mandibular incompleta con el  $P_4$  y  $M_1$  como *Felis atrox*. En ese mismo trabajo también se menciona a *Felis imperialis* como parte de la fauna de Tequixquiatic, basado en un fragmento de la maxila y el yugal. También existen registros de *P. atrox* para el Lago de Chapala, Jalisco (Rufolo, 1988), la fauna local El Cedazo, en Aguascalientes (Mooser y Dalquest, 1975); la cueva de San Josecito, en Nuevo León (Miller, 1943; Arroyo-Cabrales y Polaco, 2003) y Rancho La Amapola, en San Luis Potosí (Lorenzo y Mirambell, 1981). En Chiapas el primer reporte de un félido fue hecho por Aviña (1969), quien reporta un  $P^2$  (que en realidad es un  $P^3$ ) identificado por Ticul Álvarez como *Felis atrox*, procedente de una localidad incierta en Villa Corzo. Posteriormente Montellano-Ballesteros y Carbot-Chanona (2009) describieron un fragmento de mandíbula con dientes proveniente de la localidad La Tejería, en el ejido de San Pedro Buenavista, en el municipio de Villa Corzo. Como se constata en el párrafo anterior, el registro de esta especie en México es escaso. Por tal motivo, el

objetivo de este trabajo es describir y documentar nuevos restos del león americano *Panthera atrox* con base en material rescatado en La Simpatía, Villa Corzo, localidad de donde no se tenía registrada esta especie, adicionando así un nuevo registro para Chiapas.

## ÁREA DE ESTUDIO

El material registrado en este trabajo proviene del sitio de colecta denominado La Simpatía, en el municipio de Villa Corzo. La localidad se ubica en las coordenadas geográficas 16° 09' 05 " N y 93° 18' 55" O, cerca del rancho La Simpatía (de ahí el nombre referido), el cual se localiza en el tramo carretero entre la ciudad de Villa Corzo y el ejido Monterrey (figura 1). Los afloramientos fosilíferos están expuestos en las paredes de un arroyo. Dichos afloramientos tienen un espesor aproximado de 2-3 m y están compuestos principalmente por arena, limo y arcilla arenosa, de donde se han rescatado restos de tortugas, ratones, armadillos, bisontes, caballos, mamutes y gonfoterios (Carbot-Chanona y Vázquez-Bautista, 2006; Luna-Espinosa y Carbot-Chanona, 2009; Carbot-Chanona, 2010; Gómez- Pérez y Carbot-Chanona, 2013). La asociación faunística de la localidad indica un NALMA Rancholabreano que corresponde al Pleistoceno tardío.

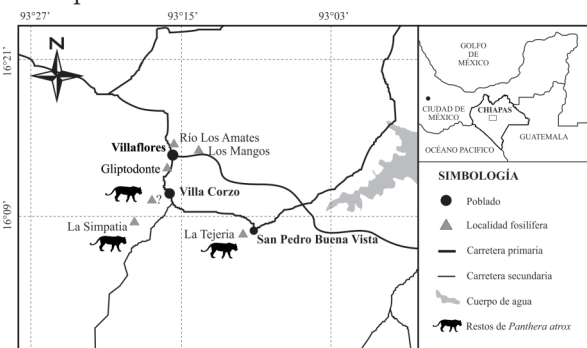


FIGURA 1

Localidades pleistocénicas en Chiapas con restos de *Panthera atrox*.

## METODOLOGÍA

El fósil fue recolectado de forma manual, envuelto en papel higiénico y depositado en una bolsa de plástico debidamente rotulada. En el laboratorio del Museo de Paleontología se retiró el sedimento adherido usando un cepillo de cerdas suaves y agua corriente. Las medidas se obtuvieron con un calibrador digital con una precisión de 0.1 mm y corresponden a las medidas señaladas en la figura 2. Las fotografías se tomaron con una cámara

Canon XS de 10 megapíxeles usando un lente 18-55 mm. La nomenclatura morfológica para nombrar las partes del molariforme fue siguiendo a Matthew (1910). El arreglo taxonómico es de acuerdo a McKenna y Bell (1988).

Abreviaturas morfológicas: ci, cíngulo; pac, paracónido; ptc, protocónido; ra, raíz anterior; rp, raíz posterior; ta, talónido.  $P^x$ , premolar superior;  $P_x$ , premolar inferior;  $M_x$ , molar inferior; el número indica la posición del diente ( $P_2$ ,  $M_1$ ).

Abreviaturas institucionales: IHNFG, Instituto de Historia Natural-Fósil Geográfico (acrónimo usado en la colección paleontológica de la Secretaría de Medio Ambiente e Historia Natural).

## RESULTADOS

### Paleontología sistemática

Clase Mammalia Linnaeus, 1758; Orden Carnivora Bowdich, 1821; Familia Felidae Gray, 1821; Subfamilia Pantherinae Pockock, 1917; Género *Panthera* Oken, 1816; *Panthera atrox* (Leidy, 1852).

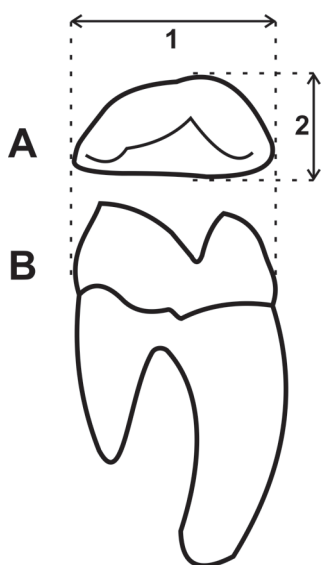


FIGURA 2

Esquema que muestra cómo fueron tomadas las medidas. Molariforme en vista A) Oclusal y B) labial. Medida 1: longitud anteroposterior. Medida 2: anchura transversal.

Material. IHNFG-4183, primer molar inferior izquierdo,  $M_1$  (figura 3 y cuadro 1). Localidad y horizonte. La Simpatía, Villa Corzo. Pleistoceno tardío. Descripción y comparación. El diente se encuentra en relativo buen estado de conservación. El paracónido y el protocónido están

casi completos y a ambos les falta parte del esmalte de la cara labial. El protocónido es casi dos veces el tamaño del paracónido. El protocónido se eleva ligeramente sobre el paracónido. El borde posterior del protocónido es casi recto, pero el borde anterior se inclina posteriormente cerca de  $50^\circ$ . El talónido es apenas notorio, mientras que en el ejemplar IHNFG-2678 y los de rancho La Brea, California, es más prominente (Merriam y Stock, 1932; Montellano-Ballesteros y Carbot-Chanona, 2009). El paracónido es pequeño; su borde anterior está ligeramente inclinado posteriormente, mientras que el borde posterior se inclina anteriormente en un ángulo de  $37^\circ$ . La raíz anterior está completa, es robusta y su longitud es más de dos veces el alto de la corona. El extremo distal de la raíz es obtuso y termina con un ligero ensanchamiento, que asemeja un tubérculo. Este ensanchamiento no se observa en las raíces del  $M_1$  de *Smilodon* pero si en los de *Panthera atrox* ilustrados por Merriam y Stock (1932). La raíz posterior está rota y sólo se conservó la base. No obstante puede notarse que esta raíz era de menor tamaño y más delgada que la raíz anterior. Sobre la cara lingual de la corona se observa un pequeño cíngulo que corre anterolateralmente desde el talónido hasta la parte anterior del paracónido; este cíngulo no se observa en el ejemplar Tipo, pero si en los ejemplares de rancho La Brea (Leidy, 1873; Merriam y Stock, 1932). Las medidas de IHNFG-4183 se resumen en el cuadro 1.

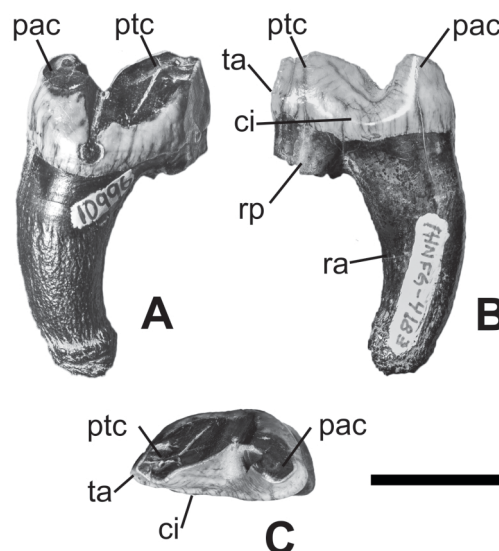


FIGURA 3

IHNFG- 4183,  $M_1$  izquierdo en vista A) lingual, B) labial y C) oclusal. Abreviaturas: ci, cíngulo; pac, paracónido; ptc, protocónido; ra, raíz anterior; rp, raíz posterior; ta, talónido. Barra de escala = 2 cm.

DISCUSIÓN

*Panthera atrox* fue un felino de gran tamaño que habitó sólo durante el Pleistoceno tardío en América del Norte (Kurtén y Anderson, 1980). Otros grandes felinos contemporáneos fueron *Panthera tigris*, que vivió únicamente en Asia (Hoojier, 1947), *Panthera leo spelaea*, que se distribuyó principalmente en Europa y Asia (Barnett *et al.*, 2011; Diedrich, 2011), *Panthera onca augusta* y *Smilodon fatalis*, los cuales se distribuyeron en América del Norte y compartieron espacio con *P. atrox* (Simpson, 1941; Kurtén y Anderson, 1980). Pese a que morfológicamente la corona del M<sub>1</sub> de *P. atrox* y el resto de las especies contemporáneas no difiere notablemente entre ellos, la morfología de la raíz anterior permite diferenciar entre *P. atrox* y *S. fatalis*, (ver apartado “Descripción y comparación”). Por su parte, la principal diferencia entre *P. atrox* y *P. onca augusta* es el tamaño (ver cuadro 1). El M<sub>1</sub> IHNFG-4183 presenta una morfología y medidas que permiten asignarlo a *Panthera atrox*.

Se ha propuesto un ambiente abierto, tipo pastizal con bosques bajos y clima seco para la región central de Chiapas durante el Pleistoceno tardío, con base en la asociación faunística y polen encontrado en las diferentes localidades de Villaflores y Villa Corzo (Carbot-Chanona *et al.*, 2008; Gómez-Pérez y Carbot-Chanona, 2012). Es posible que *P. atrox* prefiriera este tipo de ambientes abiertos, tal como lo hace el león africano actual (Haas *et al.*, 2005). Por otro lado, la gran diversidad de megamamí-

feros herbívoros encontrados en los mismos yacimientos, evidencia que existía gran disponibilidad de recursos alimentarios para esta especie.

CONCLUSIONES

Se confirma la presencia del león americano *Panthera atrox* en la Depresión Central de Chiapas durante el Pleistoceno Tardío, y se adiciona una nueva localidad con restos de esta especie, sumando así tres localidades en el estado. Hasta el momento, Villa Corzo continúa siendo la zona más sureñas en América del Norte con registros de *P. atrox*. Adicionalmente, el nuevo ejemplar aporta evidencias de que *P. atrox* era común en el territorio, favorecido tal vez por las condiciones ambientales y la gran disponibilidad de recursos alimentarios, siendo sin duda uno de los máximos depredadores del ecosistema.

AGRADECIMIENTOS

Queremos agradecer al personal del Museo de Paleontología Eliseo Palacios Aguilera por su apoyo en el trabajo de campo. El financiamiento para el trabajo de campo y laboratorio es otorgado a través del proyecto de gasto de inversión del Gobierno del Estado de Chiapas *Prospección y resguardo del patrimonio paleontológico de Chiapas*. También agradecemos de manera especial a Eduardo Jiménez Hidalgo (Universidad del Mar) por sus valiosos comentarios que ayudaron a mejorar el manuscrito.

|          | IHNFG-4183 | <i>Panthera atrox</i> <sup>1</sup><br>IHNFG-2678 | <i>Panthera atrox</i> 2 (Rancho La Brea) | <i>Panthera onca augusta</i> <sup>3</sup> (Florida) | <i>Smilodon fatalis</i> <sup>2</sup> (Rancho La Brea) |
|----------|------------|--------------------------------------------------|------------------------------------------|-----------------------------------------------------|-------------------------------------------------------|
| Longitud | 27.2       | 26.7                                             | 26.9-33.7                                | 21.6                                                | 25.0-32.1                                             |
| Anchura  | 13.1       | 13.2                                             | 13.0-17.5                                | 11.3                                                | 12.4-17.6                                             |

CUADRO 1      Medidas comparativas (rangos máximos y mínimos en mm) del M<sub>1</sub> de *Panthera atrox* y otros grandes felinos fósiles contemporáneos de América del Norte. Datos tomados de: <sup>1</sup>Montellano- Ballesteros y Carbot-Chanona (2009), <sup>2</sup>Merriam y Stock (1932), <sup>3</sup>Hemmer *et al.* (2010).

LITERATURA CITADA

ANDERSON, E., 1989. Who's who in the Pleistocene: a mammalian bestiary. En: Martin, P. & R. Klein (eds). *Quaternary Extinctions*. The University of Arizona Press, p. 40-89.

ARROYO-CABRALES, J. & O.J. POLACO, 2003. Caves and the Pleistocene vertebrate paleontology of Mexico. En: Schubert, B.W., J.I. Mead & R.W. Graham (Eds.). *Ice Age cave faunas of North America*. Indiana University Press, p. 273-291.

- AVIÑA, C., 1969. Nota sobre carnívoros fósiles del Pleistoceno de México. Instituto Nacional de Antropología e Historia. Depto. Prehistoria. *Paleoecología* 5:1-20.
- BARNETT, R., B. SHAPIRO, I. BARNES, S.Y.W. HO, J. BURGER, N. YAMAGUCHI, T.F.G. HIGHAM, H.T. WHEELER, W. ROSENDAHL, A.V. SHER, M. SOTNIKOVA, T. KUZNETSOVA, G.F. BARYSHNIKOV, L.D. MARTIN, C.R. HARINGTON, J.A. BURNS & A. COOPER, 2011. Phylogeography of lions (*Panthera leo* ssp.) reveals three distinct taxa and a late Pleistocene reduction in genetic diversity. *Molecular Ecology*, 18: 1668-1677.
- BELL, C.J., E.L. LUNDELIUS JR., A.D. BARNOSKY, W.H. GRANHAM, E.H. LINDSAY, D.R. RUEZ JR., H.A. SEMKEN JR., S.D. WEBB & R.J. ZAKRZEWSKI, 2004. The Blancan, Irvingtonian, and Rancholabrean mammal ages. En: M.O. Woodburne (ed.). *Late Cretaceous and Cenozoic mammals of North America: Biostratigraphy and geochronology*, Columbia University Press, pp. 232-314.
- BURGER, J., W. ROSENDAHL, O. LOREILLE, H. HEMMER, T. ERIKSSON, A. GÖTHERSTRÖM, J. HILLER, M.J. COLLINS, T. WESS, & K.W. ALT, 2004. Molecular phylogeny of the extinct cave lion *Panthera leo spelaea*. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 30:841-849.
- CARBOT-CHANONA, G., 2010. The first record of *Dasypus* (Xenarthra: Cingulata: Dasipodidae) in the late Pleistocene of México. *Current Research in the Pleistocene*, 27: 164-166.
- CARBOT-CHANONA, G., D. VÁZQUEZ-BAUTISTA, M. MONTELLANO- BALLESTEROS, G. DOMÍNGUEZ-VÁZQUEZ & G.A. ISLEBE, 2008. Reconstrucción paleoambiental del Pleistoceno tardío de Chiapas. IX Seminario Interno de Investigación (resúmenes), Instituto de Historia Natural y Ecología. Tuxtla Gutiérrez, Chiapas. 5 p.
- CARBOT-CHANONA, G. & D. VÁZQUEZ BAUTISTA, D., 2006. Presencia de *Bison* en Chiapas, México: Memoria X Congreso Nacional de Paleontología y Libro Guía Excursión a Tepexi de Rodríguez, Puebla. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, Publicación Especial 5, 96 p.
- CHRISTIANSEN, P. & J.M. HARRIS, 2009. Craniomandibular morphology and phylogenetic affinities of *Panthera atrox*: implications for the evolution and paleobiology of the lion lineage. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 29(3): 934-945.
- DIEDRICH, C.G., 2011. Late Pleistocene *Panthera leo spelaea* (Goldfuss, 1810) skeletons from the Czech Republic (central Europe); their pathological cranial features and injuries resulting from intraspecific fights, conflicts with hyenas, and attacks on cave bears. *Bulletin of Geosciences*, 86(4): 817-840.
- FREUDENBERG, W., 1910. Die säugetierfauna des Pliocäns und Postpliocäns von Mexiko. I. Carnivoren. *Geologische und Paläontologische Abhandlungen, Jena* 9(3): 195-231.
- GÓMEZ-PÉREZ, L.E. & G. CARBOT-CHANONA, 2012. Contribución al estudio de los megamamíferos del Pleistoceno tardío del municipio de Villaflores, Chiapas, México. *LACANDONIA, rev. Ciencias UNICACH* 6(1): 31-41.
- GÓMEZ-PÉREZ, L.E. & G. CARBOT-CHANONA, 2013. Los roedores del Pleistoceno Tardío de Chiapas, México. En: Reynoso, V.H., Oseguera-Montiel, B. & Flores-Mejía, P. (eds.), *Programa y resúmenes del VII Congreso Latinoamericano de Paleontología y XIII Congreso Mexicano de Paleontología. Programa y resúmenes, Sociedad Mexicana de Paleontología, A.C.-Museo Duges, Universidad de Guanajuato, Guanajuato, México*. p. 52.
- HAAS, S.K, V. HAYSEN & P.R. KRAUSMAN, 2005. *Panthera leo*. *Mammalian Species*, 762: 1-11.

- HEMMER, H., R.-D. KAHLKE & A. K. VEKUA, 2010. *Panthera onca georgica* ssp. nov. from the Early Pleistocene of Dmanisi (Republic of Georgia) and the phylogeography of jaguars (Mammalia, Carnivora, Felidae). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie*, 275 (1): 115-127.
- HOOIJER, D.A., 1947. Pleistocene remains of *Panthera tigris* (Linnaeus) subspecies from Wanhshien, Szechwan, China, compared with fossil and recent tigers from others localities. *American Museum Novitates*, 1346: 1-17.
- KURTÉN, B. & E. ANDERSON, 1980. *Pleistocene mammals of North America*. Columbia University Press, New York, 442 p.
- LEIDY, J., 1852. Description of an extinct species of American Lion: *Felix atrox*. *Transactions of the American Philosophical Society*, 10: 319-321.
- LEIDY, J., 1873. Remarks on extinct animals from California. *Proceedings of Academic Natural Sciences of Philadelphia*, 259-260.
- LORENZO, J.L., & L. MIRAMBELL, 1981. El Cedral, S.L.P., México: un sitio con presencia humana de más de 30,000 a.P. Pp. 112-124. X Congreso de la Unión Internacional de Ciencias Prehistóricas y Protohistóricas. Comisión XII: El Poblamiento de América. Coloquio: Evidencia arqueológica de ocupación humana en América anterior a 11,500 años a.p, *Unión Internacional de Ciencias Prehistóricas y Protohistóricas, México (1981)*.
- LUNA-ESPINOSA, J.R. & G. CARBOT-CHANONA, 2009. First record of late- Pleistocene turtles from Chiapas, Mexico. *Current Research in the Pleistocene*, 26: 162-164.
- MARTIN, L.D. & B.M. GILBERT, 1978. An American lion, *Panthera atrox*, from Natural Trap Cave, North Central Wyoming. University of Wyoming, *Contributions to Geology* 16:95-101.
- MATTHEW, W.D., 1910. The phylogeny of the Felidae. *Bulletin American Museum of Natural History*, 28: 289-316.
- McKENNA, M.C. & S.K. BELL, 1997. *Classification of mammals above the species Level*. Columbia University Press, 631 p.
- MERRIAM, J.C., 1909. The skull and dentition of an extinct cat closely allied to *Felis atrox* Leidy. *Bulletin Department of Geology University of California*, 5:291-304.
- MERRIAM, J.C. & C. STOCK, 1932. The Felidae of Rancho La Brea. *Carnegie Institution of Washington, Public. No. 422*, 231 p.
- MILLER, L., 1943. The Pleistocene birds of San Josecito Cavern, México. *University of California, Publications on Zoology*, 47: 143-168.
- MONTELLANO-BALLESTEROS, M. & G. CARBOT-CHANONA, 2009. *Panthera leo atrox* (Mammalia: Carnivora: Felidae) in Chiapas, Mexico. *The Southwestern Naturalist*, 54(2): 217-222.
- MOOSER, O. & W.W. DALQUEST, 1975. Pleistocene mammals from Aguascalientes, Central Mexico. *Journal of Mammalogy*, 56 (4): 781-820.
- RUFOLO, S.J., 1998. *Taxonomy and significance of the fossil mammals of Lake Chapala, Jalisco, México*. M S. thesis, Geology Department, Brigham Young University, Utah.

**SIMPSON, G.G., 1941.** Large Pleistocene felines of North America. *American Museum Novitates*, 1136: 1-27.

**TURNER, A. & M. ANTÓN, 1997.** *The big cats and their fossil relatives*. Columbia University Press, 234 p.

**WHEELER H.T. & G. JEFFERSON, 2003.** Fossil evidence of social behavior at Rancho La Brea by *Panthera atrox* between 14 and 11 kyr BP. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 23, Suppl. 109.

**WHITMORE, F.C., JR. & H.L. FOSTER, 1965.** *Panthera atrox* (Mammalia: Felidae) from Central Alaska. *Journal of Paleontology*, 41 (1): 247-251.