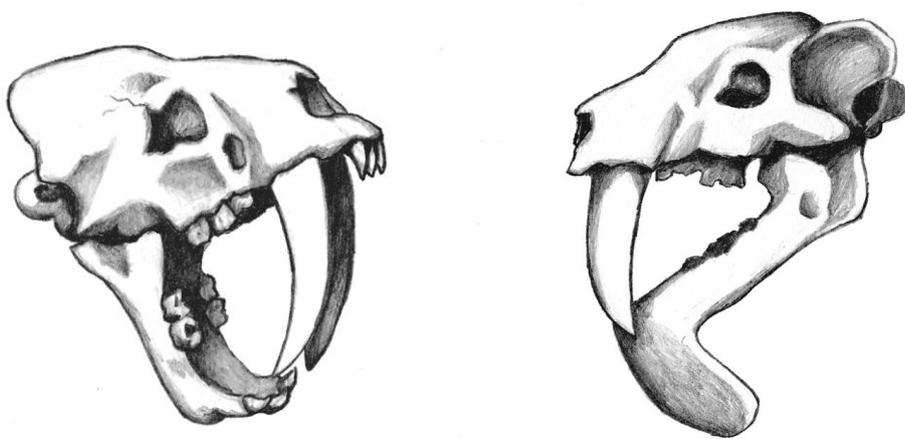


**Análisis morfológico-comparativo entre el marsupial
Thylacosmilus atrox y el placentario *Smilodon populator***

Revisión de la condición “dientes de sable”



**Aldo S. Manzuetti Berón
Licenciatura en Ciencias Biológicas
Orientación Paleontología**

2012

Orientador: Dr. Daniel Perea

**Depto. de Evolución de Cuencas
Facultad de Ciencias
UdelaR**

Agradecimientos

En primer lugar, y ante todo, agradecer a mi familia, a mi madre, Elba (ex- Nana), a mi padre, Negro (Luis), y a mi hermano, Leonardo, por todo el apoyo incondicional brindado a lo largo de toda mi vida, especialmente en estos últimos seis años, cuando decidí iniciar este periplo por tierras extrañas. Porque han estado siempre, no solo en las épocas cuando todo parece marchar sobre rieles (sms: "...festejen, uruguayos, festejen..." ta!) sino también en las otras, cuando el tren descarrila (sms: "que le hace otra mancha más al tigre").

En segundo lugar a Daniel Perea, por haber sacado al paleontólogo que hay en mí (o por lo menos haber tratado). Por las oportunidades que me ha dado, no solo de crecer en este ámbito, sino también como persona; y también por habérsela jugado a ser el tutor de esta pasantía, sin casi conocerme y sin saber cómo podría haber terminado todo esto.

A toda la gente del Depto. de Evolución de Cuencas, por abrirme las puertas y tratarme como a uno más desde un comienzo, en especial a Graciela Piñeiro y a Mariano Verde, quienes fueron los que, sin saberlo, me ayudaron a elegir este camino, con su seminario de Biología II sobre paleontología (los "Pygos").

A la muchachada del Piso 12, porque me adoptaron como a uno más del grupo, en particular al "tío" Guille Roland y a Felipe Montenegro por haber confiado en mí para la primer y hasta ahora única experiencia en un proyecto de investigación de la cual tengo grandes recuerdos (la Cantera Casil); y fue el impulso de ese proyecto y el entusiasmo que ellos me contagiaron lo que propició la finalización del grueso de esta pasantía.

A Mariela Felice, que en un momento complejo (de más dudas que certezas) confió en mí, me tiró una sogá impresionante y me "ancló" a Montevideo.

A Alvez (así nomás, a secas), quien fue el último puntal por quien yo no me rendí, cuando ya no había combustible en el tanque para seguir, por sus palabras y sus consejos.

A todos Muchas Gracias!!!!

Índice

| | Pág. |
|--|------|
| <u>Prólogo</u> | 4 |
| <u>Resumen</u> | 5 |
| <u>Introducción</u> | 6 |
| <u>Objetivos</u> | 13 |
| General..... | 13 |
| Específicos..... | 13 |
| <u>Materiales y métodos</u> | 14 |
| <u>Resultados</u> | 17 |
| Cráneo, mandíbula y “sables”..... | 17 |
| Esqueleto post-craneal..... | 23 |
| Otros parámetros..... | 26 |
| Rango de visión..... | 26 |
| Fuerza de mordida..... | 26 |
| Locomoción..... | 26 |
| Garras y cola..... | 26 |
| Vértebras cervicales..... | 26 |
| Articulación de la cadera..... | 27 |
| <u>Discusión</u> | 28 |
| <u>Conclusiones y perspectivas</u> | 36 |
| <u>Bibliografía</u> | 37 |

Prólogo

“La gran victoria que hoy parece fácil fue el resultado de pequeñas victorias que pasaron desapercibidas. Entonces el guerrero entiende lo que sucedió y duerme tranquilo. En vez de culparse por haber tardado tanto tiempo en llegar, se alegra por saber que terminó llegando.”

(Fragmento de “Manual del guerrero de la luz”, de Paulo Coelho)

La paleontología, por definición, es una disciplina que trata sobre los organismos, tanto plantas como animales, que vivieron en el pasado remoto, en épocas tan anteriores a la nuestra, que muchas veces se nos complica el poder entender de cuan atrás en el tiempo estamos hablando, generalmente modificando o adaptando nuestra concepción cotidiana del mismo (horas, días, semanas, meses o años) a miles y millones de años. Es, según mi entender, por esta lejanía temporal a la actualidad que pareciera que es una asignatura obsoleta y carente de valor alguno para el común denominador de las personas. En algunas oportunidades me han preguntado por qué estudio paleontología, que es lo que me motiva a hacerlo o simplemente un “para qué?!!!”, como si estuviese perdiendo mi tiempo en esto y no dedicarlo a algo más productivo, económicamente hablando supongo o con un mayor nivel de inserción en el campo laboral. En estos casos, trato de esbozar una respuesta que radica básicamente en recalcar la importancia de conocer cómo vivió la fauna (y flora) extinta, para saber cómo es que se dieron las extinciones de especies, si el hombre tuvo que ver en ese proceso o no y tal vez poder aplicar dicho conocimiento para tratar de que se tome conciencia de donde nos encontramos y hacia donde nos dirigimos. Otra buena “excusa” sería subrayar la importancia de los fósiles en sí, al valor que en ellos reside en lo respectivo al acervo paleontológico que cada región posee. En fin, cuanto más veces lo repito, ese discurso pierde aún más su significado. En pocas palabras, lo que pienso acerca de la paleontología es que parte de mí está de acuerdo con las personas que lo ven como algo con poca aplicación (por suavizar el comentario). Sin embargo, y debido a la dualidad de criterio que inunda a ser humano racional y de la cual mi persona no es ajena, la otra parte de mí, el paleontólogo, no encuentra las palabras adecuadas para expresar sus ideas, porque estas están más cercanas a un sentimiento subjetivo y no tanto a un pensamiento objetivo. La forma más honesta que encuentro de responder dicha interrogante es decir que simplemente me gusta, aunque ello resulte en una explicación de poco nivel científico. De igual manera que uno elige, por ejemplo un determinado equipo de fútbol, yo elegí este camino (aunque aquí entre nos, en ambos casos, intuyo que es una elección mutua). Son simplemente preferencias, solo eso.

La realización de la presente tesis de pasantía es la culminación de una etapa, la concreción de un objetivo que parecía inalcanzable, pero que con perseverancia como principal estandarte se pudo conseguir. Y quien sabe, aunque se haya llegado a un mojón importante en dicho camino, el mismo continúa sin fin y siempre lo seguiré recorriendo en búsqueda del conocimiento y del disfrute personal, virtudes que van juntas una con la otra, aunque no necesariamente en ese orden.

Resumen

La condición “dientes de sables” (relacionada básicamente a la hipertrofia de los caninos superiores) es un claro y bien conocido ejemplo de convergencia. La misma ha aparecido varias veces a lo largo de la evolución (por ej. en dinosaurios, terápsidos y mamíferos). En mamíferos carnívoros esta condición se desarrolló tanto en placentarios del género *Smilodon* (Plioceno tardío-Holoceno temprano), entre otros tantos, como en marsupiales “tipo gato” del género *Thylacosmilus* (Mioceno tardío- Plioceno tardío). El análisis morfológico- comparativo del presente informe se basó en réplicas de ejemplares pertenecientes a la colección de vertebrados fósiles de la Facultad de Ciencias, Universidad de la República (UdelaR) y de la bibliografía disponible. Los resultados aquí obtenidos indican que mas allá de las similitudes morfológicas aparentes en lo que respecta a la robustez de su conformación anatómica, existen marcadas diferencias entre ambos tipos de organismos, derivado principalmente del linaje al cual pertenecen. Estos difieren en las proporciones craneales, mandibulares y de los “sables”. También se evidencia un marcado contraste relacionado con otros parámetros tenidos en cuenta en esta investigación. Por ejemplo en el rango de visión, en la fuerza de mordida, en las vértebras y musculatura de la región cervical, en parte del esqueleto post-craneal (garras y apéndice caudal), en la articulación cadera-fémur, y en el tipo de locomoción, entre otros. Por otro lado, coinciden en la gran mayoría de las proporciones del esqueleto post-craneal (extremidades anteriores y posteriores). No obstante las diferencias aquí documentadas, este tipo de formato de carnívoro fue lo suficientemente exitoso en términos evolutivos, apareciendo una y otra vez en el transcurso del tiempo, para establecerse como eficaces predadores terrestres, particularmente con la capacidad de cazar a los grandes herbívoros en sus respectivos ecosistemas.

Introducción

Las similitudes entre los linajes, es decir las relaciones de semejanzas, cuando estas ocurren, se pueden dar a través de una combinación de vías diferentes: por continuidad de origen (continuidad de genotipo debido a la continuidad por descendencia), por continuidad de procesos (de carácter selectivos) e incluso de manera accidental (si las razones que causan la similitud son distintas). La continuidad de origen implica la herencia de un sistema de desarrollo particular a partir de un ancestro común que da lugar a fenotipos particulares, las cuales se conocen como homologías (Fig. 1 A). La continuidad de procesos se debe a una continuidad de nicho, teniendo en cuenta orígenes independientes en respuesta al mismo ambiente selectivo, lo que se denomina homoplasias (analogías) (Fig. 1 B). Dicho de otra forma, una homología es cuando se da una similitud entre dos linajes, la cual está también presente en el ancestro común mas reciente a ambos (implica descendencia común); y una analogía (homoplasia) es cuando la similitud de caracteres se desarrolla de manera independiente en diversos taxas y que no se identifica por ancestría común (es un carácter compartido entre linajes, el cual es no-homólogo) (Currie, 2010). Dentro de lo que son las homoplasias, se pueden distinguir entre varios tipos de ellas, como lo son las convergencias, paralelismos y pérdidas secundarias. Se hará foco en las primeras dos.

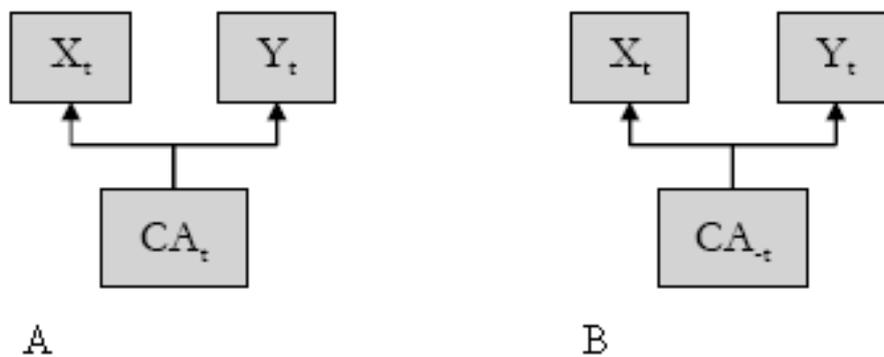


Fig. 1: Homología y homoplasia (analogía): A) el ancestro común (CA) de X e Y posee el rasgo “t”, por eso dicho rasgo es homólogo entre X e Y; B) el ancestro común (CA) carece del rasgo “t” (“-t”), por eso el rasgo “t” de X e Y es análogo. Modificado de Currie, 2010.

Desde un punto de vista evolutivo, se entiende por convergencia a la obtención de una determinada estructura y/o rasgo (equivalente en función y morfología) por parte de dos o más linajes filogenéticamente distantes entre sí, bajo similares condiciones ambientales, que los llevan a tener las mismas adaptaciones funcionales (Cojocar, 2006). Por ser un caso particular de homoplasia (analogía), dichos caracteres surgen de manera independiente en los taxas involucrados.

Es importante considerar dos aspectos de esta definición: la distancia en la filogenia y el rol del ambiente. Las distancias filogenéticas indican el grado de divergencia (alejamiento o separación) existente entre dos taxones, o dicho de otra manera, reflejan el nivel de parentesco. Si no hay diferencias la distancia será cero, en cambio si las poblaciones no tienen alelos en común la distancia alcanzara su máximo valor. Para que ocurra una convergencia los linajes deben ser filogenéticamente distantes entre sí (lo que significa muy poco a nada de parentesco), en caso contrario se estaría en presencia de un paralelismo (otro caso particular de homoplasia), por que los organismos estarían más cercanamente emparentados.

En términos generales, se hace referencia a una convergencia para taxones que difieren en su Orden, y de paralelismo para aquellos que integran el mismo Orden (indistinto de la Familia o Género que constituyan); aunque lo determinante en la cuestión sea la distancia filogenética (Cojocarú, 2006).

Con respecto al ambiente se ha puntualizado que un mismo nicho ecológico es a menudo ocupado en diferentes continentes por organismos extremadamente similares pero no relacionados entre sí. Las oportunidades ofrecidas por dicha zona adaptativa llevan al desarrollo de algunos fenotipos similarmente adaptados (Mayr, 2001; en Cojocarú, 2006).

Se pueden citar muchos y variados ejemplos sobre convergencias, tanto a nivel molecular (la lisozima del estómago de la vaca y el mono langur) (Stewart y Wilson, 1987; en Álvarez-Valín, 2000; Kreitman y Akashi, 1995), como a un nivel morfológico *a priori* más evidente: mamíferos acuáticos (tipo delfín o ballena) con peces en lo que respecta a su forma hidrodinámica y aletas; el vuelo del pterodáctilo, de las aves y del murciélago; comiendo todos lo mismo, se desarrolló el mismo aparato bucal en el tatú carreta, el pangolín africano, el oso hormiguero africano y el equidna. A su vez, las espinas del equidna se desarrollaron en el mismo sentido que las del puercoespín. Y los patrones de convergencia se extienden también a faunas completas (Fig. 2), tanto de la actualidad como del pasado.

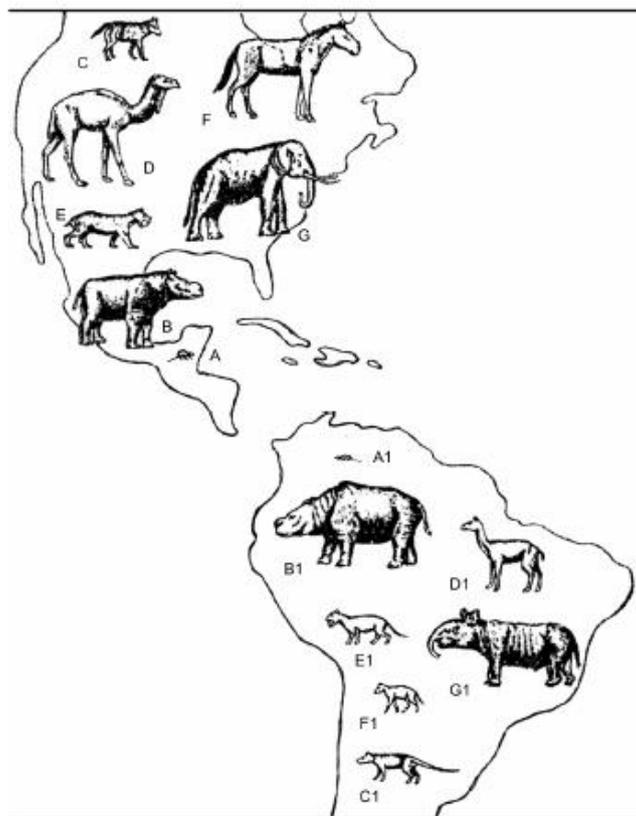


Figura 2: Equivalencia evolutiva de las faunas de mamíferos de Norte y Sudamérica. A- ratón placentario, A1- ratón marsupial; B- *Rhinoceros* (Perissodactyla), B1- *Toxodon* sp. (Notoungulado); C- lobo, C1- lobo marsupial; D- camello (Artiodactyla), D1- *Theosodon* sp. (Litopterna); E- “sable” placentario, E1- “sable” marsupial (*Thylacosmilus* sp.); F- caballo (Perissodactyla), F1- *Thoatherium* (Litopterna), G- Proboscídeo; G1- Astrapoterio (según R. May). Modificado de Cojocarú, 2006.

Un caso llamativo de convergencia es el hiperdesarrollo de los caninos superiores, situación que se repite tanto en grupos de dieta carnívora como en aquellos que llevan a cabo una de dieta herbívora. Sobre este punto, cabe aclarar que la convergencia

propriadamente dicha se advierte entre organismos de alimentación carnívora por un lado y herbívora por otro (Fig. 3) (Cojocarú, 2006), debido a que las presiones selectivas (Feranec, 2004) que causaron dicha cualidad son diferentes en ambos casos (en las formas carnívoras interviene en la nutrición mientras que en las herbívoras en la defensa).

La condición “dientes de sable” en entidades de régimen carnívoro; referida a la articulación de la mandíbula, a cambios en la articulación cabeza-cuello, a la hipertrofia de los caninos superiores y a la fijación de la musculatura de la mandíbula; ha aparecido repetidas veces en la evolución. Por ejemplo en algunos dinosaurios (alosaurios) de finales del Jurásico (Bakker, 1998), así como también en integrantes de la línea de los sinápsidos (línea mamaliana), entre ellos los terápsidos (Fig. 3 A) (Van Valkenburgh y Jenkins, 2002) y los mamíferos propriadamente dichos, tanto en placentarios como en marsupiales (Fig. 3 B y C) (Gingerich, 1977).

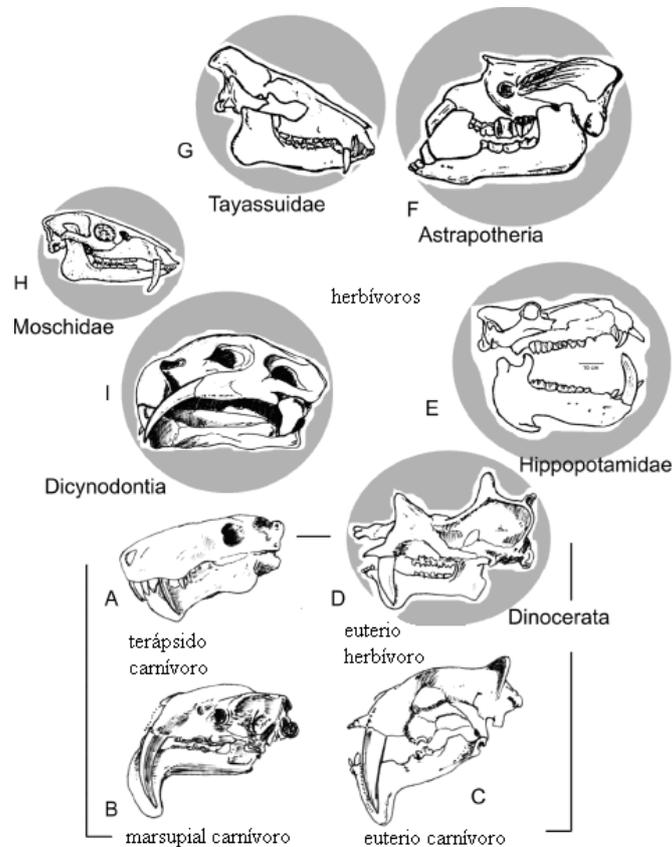


Figura 3: Evolución convergente respecto al hiperdesarrollo de los caninos en tetrápodos carnívoros (A-C) y herbívoros (D-I) según Hutchinson, Scott, Riggs y Abel, en Rensch, 1972; en Ceapoiu, 1988. Modificado de Cojocarú, 2006.

En este último caso, esta condición se desarrolló de manera muy espectacular (Turner y Antón, 1997; Janis *et al.*, 1998; en Benton, 2005), de cuatro a seis ocasiones según como se clasifiquen los grupos involucrados (Fig. 4). En placentarios se encuentra representada en el Orden Creodonta (en Machaeroidinos de Norte América), y en el Orden Carnívora (en Nimrávidos de Norte América, en Barbourofélidos de África, Eurasia y Norte América, en Félidos, tanto Machairodontinos de África, Eurasia, Norte y Sud América, como Felinos de África y Eurasia). También está presente en marsupiales del Orden Sparassodonta (en Thylacosmilinos de Sud América) (Emerson y Radinsky, 1980; Van Valkenburgh y Jenkins, 2002; Therrien, 2005; van den Hoek Ostende *et al.*, 2006; Forasiepi y Carlini, 2010).

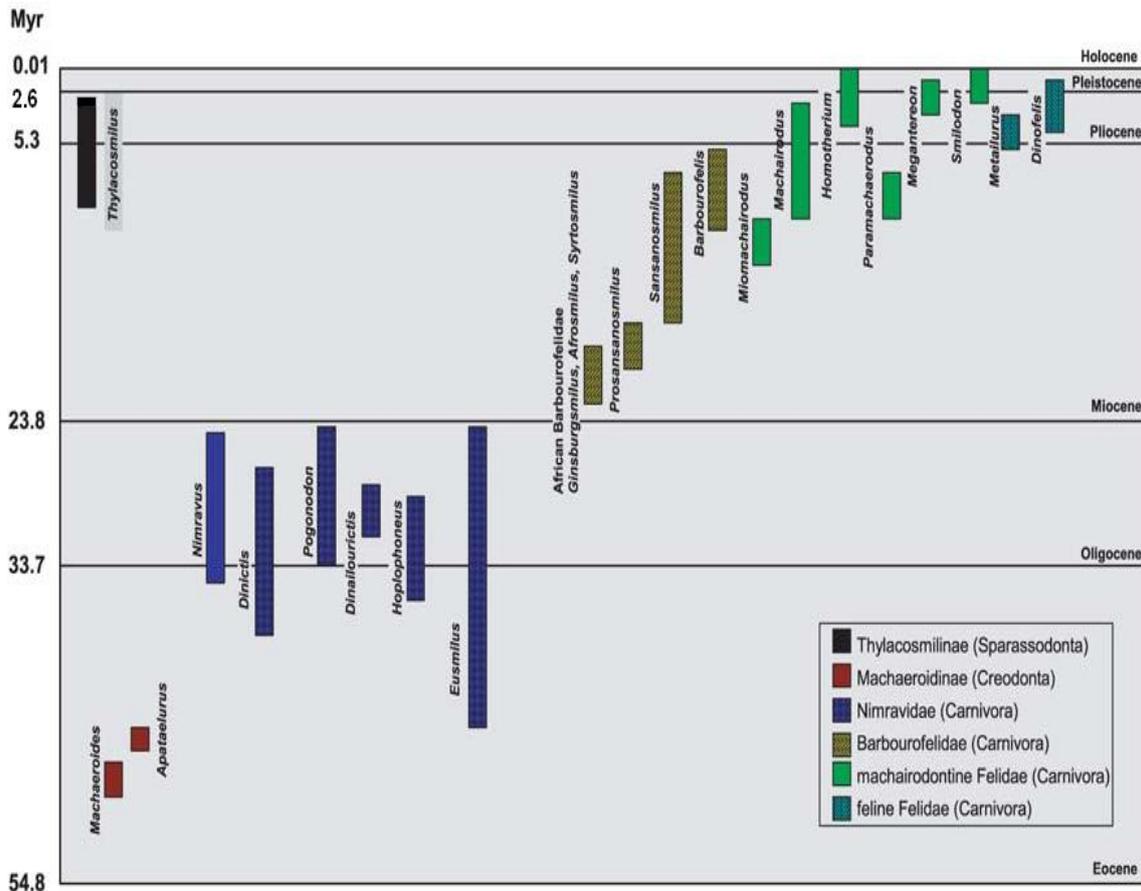


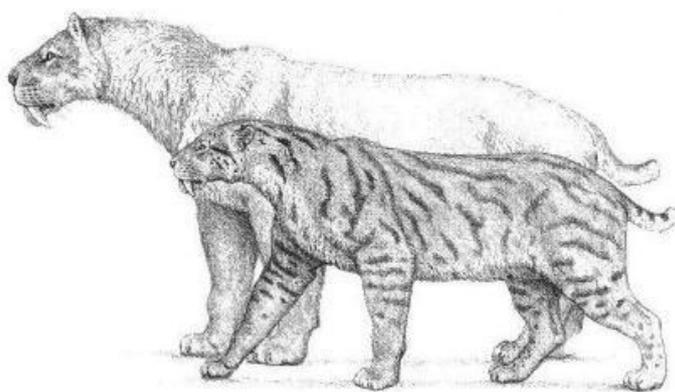
Figura 4: Distribución de varios tipos de organismos “dientes de sable” en el tiempo. Nótese que una vez que este tipo de especímenes aparecieron, varios de ellos coexistieron en la misma Época, ya sea en diferentes o en el mismo continente. Modificado de van den Hoek Ostende *et al.*, 2006.

Los ejemplares más reconocidos y estudiados que poseen este carácter y en base a los cuales se desarrollará el presente trabajo pertenecen al género *Smilodon* (placentario) y al género *Thylacosmilus* (marsupial).

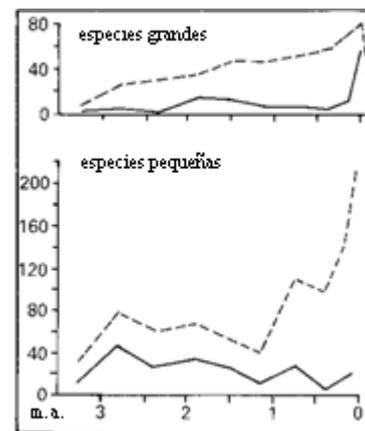
El género *Smilodon*, los “tigres dientes de sable” placentarios, (Clase Mammalia, Infraclase Eutheria, Superorden Placentalia, Orden Carnívora, Suborden Feliformia, Familia Felidae, Subfamilia Machairodontinae) (Turnbull y Segall, 1984; Rodrigues *et al.*, 2004; Cordeiro de Castro y Cardoso-Langer, 2008; Forasiepi y Carlini, 2010) surgió en Norteamérica en el Plioceno tardío y sus registros se extienden hasta el Pleistoceno-Holoceno, siendo encontrado para aquel entonces también en Sudamérica (Cordeiro de Castro y Cardoso-Langer, 2008). Estos carnívoros son integrantes de la denominada “megafauna del Pleistoceno”, corresponden a las formas más carniceras conocidas, desempeñando el papel de depredadores terrestres, ya sea en un hábitat poco estructurado, es decir un ambiente semiárido con malezas, símil desierto de Sonora de la actualidad (Stock, 1968; en Schmieder, 2000) o altamente estructurado (terrenos densamente cubiertos tipo bosques) (Martin *et al.*, 2000; Wheeler y Jefferson, 2005). Se caracterizaban, aparte de por el gran tamaño y robustez de su textura física, por la marcada modificación del cráneo, dientes y miembros (Benton, 2005). Dentro de este género, y pese a las controversias generadas alrededor a su clasificación, actualmente se reconocen tres especies (Fig. 5 A). *S. gracilis* restringido al Plioceno tardío–Pleistoceno medio de Norteamérica, es el más basal y el más pequeño de todos ellos, de tamaño semejante al de un león, con un peso aproximado de 150-170 kg., *S. populator* del Pleistoceno e inicios del Holoceno, es el más grande y pesado de los tres (y que

cualquier félido actual), con una masa corporal en torno a los 220-360 kg. (aunque el espécimen más grande supera los 400 kg.), es aquel encontrado en Sudamérica, principalmente al este de Los Andes y *S. fatalis* (también conocido como *S. californicus*) de finales del Pleistoceno norteamericano y que posiblemente también habitara la región andina sudamericana, posee un tamaño intermedio a los antes mencionados, similar al del tigre Siberiano, con un peso que ronda los 160-280 kg. (Schmieder, 2000; Christiansen y Harris, 2005; Kurtén y Werdelin, 1990).

Las causas de la extinción de estos formidables félidos, junto con el resto de la megafauna, se relacionan principalmente con cambios climático-ambientales como el enfriamiento abrupto hacia fines del Pleistoceno (Guthrie, 2006; en Firestone *et al.*, 2007), y a la caza por parte de los humanos de aquellos tiempos (Mosimann y Martin, 1975; en Firestone *et al.*, 2007) o más probablemente una combinación de dichos factores (Benton, 2005). También a la aparición de enfermedades (MacPhee y Marx, 1997; en Firestone *et al.*, 2007) e incluso al impacto de un objeto del espacio que potenció en gran medida dicho cambio climático (Firestone *et al.*, 2007). En principio los afectados fueron los grandes herbívoros, los cuales disminuyeron en abundancia (Fig. 5 B) (Martin y Klein, 1984; en Benton, 2005). Los representantes de *Smilodon*, por el hecho de ser muy especializados, al tener que matar a pequeños y rápidos animales hubiesen sido mucho menos eficaces que otros predadores de menor tamaño.



A



B

Figura 5: A) *Smilodon populator* (al fondo) y *Smilodon fatalis* (al frente) a escala. Nótese la diferencia de tamaño entre ambas especies, siendo la sudamericana mucho mayor. Turner y Antón, 1997. Modificado de Juliá *et al.*, 2000. B) Patrones de diversidad (línea punteada) y de extinción (línea llena) en mamíferos de Norteamérica durante los pasados 3 m. a.: las especies más grandes experimentan una reducción más dramática y abrupta en su población que las especies más pequeñas durante el Pleistoceno tardío. (Martin y Klein, 1984. Modificado de Benton, 2005).

El género *Thylacosmilus* (Clase Mammalia, Infraclase Metatheria, Superorden Marsupialia, Orden Sparassodonta, Superfamilia Borhyaenoidea, Familia Thylacosmilidae) (Turnbull y Segall, 1984; Mones y Rinderknecht, 2004; Forasiepi y Carlini, 2010), también conocido como “falso tigre dientes de sable” debido a que sus dientes son muy similares a los de la especie félida, se desarrolló exclusivamente en Sudamérica durante el Mioceno tardío- Plioceno tardío (Forasiepi y Carlini, 2010). De tamaño similar al de un puma o jaguar (Fig. 6 A), fue un depredador de alrededor de unos 60-110 kg. de peso (Vizcaíno *et al.*, 2004; Wroe *et al.*, 2004; Wroe *et al.*, 2005; Ercoli y Prevosti, 2009) que habitó en terrenos abiertos tipo sabana (Argot, 2004a) y que se alimentaba mayormente de grandes mamíferos. En su cráneo se destacan enormes caninos de crecimiento continuo en forma de sable y una gran expansión anterior del borde mandibular inferior, para formar una especie de estuche destinado a

guardar dichos enormes caninos superiores cuando la boca estaba cerrada. Los premolares y molares estaban especializados para la dieta carnívora, eran cortantes y reducidos en número (Carroll, 1988; Benton, 2005). Aunque inicialmente fueron identificadas dos especies: *T. atrox* y *T. lentis* (Riggs, 1933; en Marshall, 1976), posteriormente, debido a la subjetividad con que fueron clasificadas en primera instancia, solo *T. atrox* permanece como tal (Zetti, 1972; en Marshall, 1976).

La principal causa de desaparición de estas criaturas es que luego de la formación del Istmo de Panamá (hace aprox. 3 m. a. atrás) y de que se produjera el G.I.B.A (Gran Intercambio Biótico Americano) en el Plioceno-Pleistoceno, los grandes carnívoros, como úrsidos y félidos (entre ellos *S. populator*) así como también cánidos y mustélidos, ingresaron a Sudamérica. Se postula que ocurrió un reemplazo (extinción) del “sable” marsupial sudamericano por parte del placentario norteamericano invasor (Riggs, 1934; Marshall, 1976; Carroll, 1988; Aljanati y Wolovelsky, 1995; Turner y Antón, 1997; en Juliá *et al.*, 2000; Perea, 2003), ya sea porque estos últimos fueron “mejores competidores” (Simpson, 1950 y 1980; en Lessa *et al.*, 1997), o por que los grupos autóctonos sudamericanos se encontraban reducidos y en muy baja diversidad (Gould, 1984) o por cambios en el hábitat (reemplazo de la sabana arbolada por bosques más secos, desiertos y semi-desiertos en algunas áreas) que resultó en condiciones más favorables para los inmigrantes que para los nativos del sur (Marshall *et al.*, 1982; en Gould, 1984). Este suceso de reemplazo aconteció también con otros grupos contemporáneos a ellos (Fig. 6 B) (Patterson y Pascual, 1972; en Marshall, 1976). Por otra parte, antes de que las Américas estuvieran conectadas, los “sabales marsupiales” compartían el nicho carnívoro, aparte de con otros integrantes de la Superfamilia Borhyaenoidea, con aves corredoras gigantes no voladoras: los phororrácidos. Estos aumentaron de manera significativa su abundancia durante el Mioceno (Savage, 1977), y si bien las interacciones (competencia por el alimento) entre estos grupos permanece especulativa, las mismas no pueden ser obviadas (Argot, 2004a).

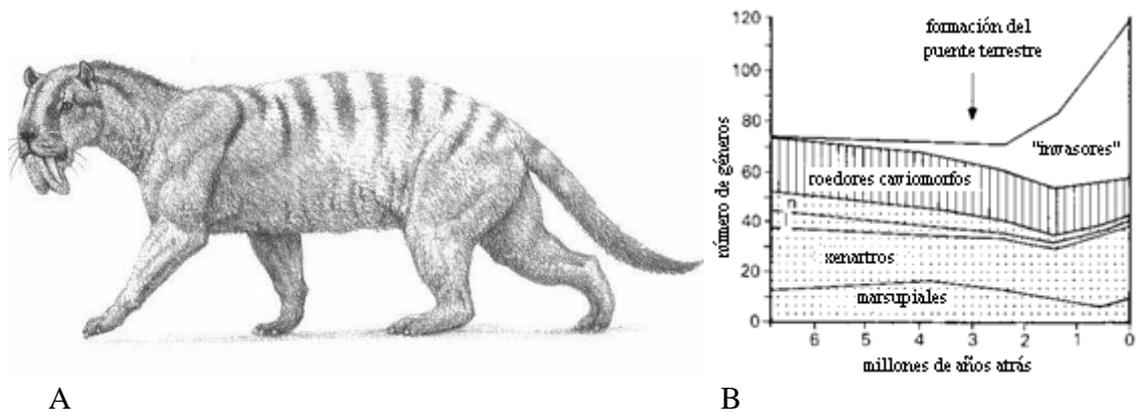


Figura 6: A) Reconstrucción de *Thylacosmilus atrox*, marsupial carnívoro de dientes de sable. (Turner y Antón, 1997. Modificado de Juliá *et al.*, 2000). B) Impacto del G.I.B.A sobre la fauna sudamericana: los géneros exclusivamente sudamericanos se encontraban en franco descenso en su diversidad, el cual se agudizó con la llegada masiva de los grupos del norte. En la actualidad la mitad de los géneros que habitan Sudamérica derivan de los “invasores” del norte. Abreviaturas: l, litopternos; n, notoungulados. (Marshall *et al.*, 1982; Marshall, 1988. Modificado de Benton, 2005).

La cantidad de artículos científicos que tratan acerca de dichos organismos (ya sea en forma individual o comparativa) y de su estilo de vida es abundante. Entre los tantos aspectos que han sido considerados se encuentran, por ejemplo, la fuerza de mordida (Therrien, 2005; Wroe *et al.*, 2005; McHenry *et al.*, 2007), el patrón de crecimiento de los caninos (Rawn-Schatzinger, 1983; Tejada-Flores y Shaw, 1984; Bryant, 1988 y

1990; Feranec, 2004), así como también las clásicas y detalladas descripciones anatómicas (Riggs, 1933 y 1934, Méndez-Alzola, 1941; Marshall, 1976; Turnbull, 1976 y 1978; Turnbull y Segall, 1984; Schmieder, 2000; Argot, 2004a; Argot, 2004b).

Particularmente, diversas teorías contrapuestas han surgido con relación al uso de los “sables”, al rol que estos desempeñaban en lo relativo a la obtención del alimento y a las estrategias desplegadas por estos organismos (Warren, 1853; Weber, 1904; Marinelli, 1924 y 1938; Merriam y Stock, 1932; Bohlin, 1940; Simpson, 1941; Miller, 1969; Schultz *et al.*, 1970; Gonyea, 1976; Emerson y Radinsky, 1980; Akersten, 1985). Si bien la gran mayoría de las inferencias están relacionadas al “sable” placentario, las mismas pueden ser aplicadas de manera satisfactoria al marsupial.

Algunas de estas ideas hacen alusión a que los “dientes de sable” podrían haber sido carroñeros y que los caninos solo hubiesen podido ser utilizados para rebanar, debido a que estaban pobremente adaptados para apuñalar (Weber, 1904; Bohlin, 1940; en Marshall, 1976; Marinelli, 1938; en Schmieder, 2000).

En la actualidad, la hipótesis más aceptada es aquella que indica que eran activos cazadores. Teniendo en cuenta la naturaleza de sus caninos, la técnica de ataque debió ser algo diferente con relación a la utilizada por los félicos actuales, de caninos cónicos (Schmieder, 2000), facilitando así una muerte más rápida de la presa debido a un mayor trauma ocasionado (Akersten, 1985; en Wroe *et al.*, 2008). En relación con esta idea, dos grandes corrientes sobre como usarían sus “sables” se abren paso: la teoría del “apuñalamiento” y la teoría “shear-bite”.

Según la primer teoría, la función primordial de sus caninos podría haber sido la de apuñalar (Warren, 1853; Simpson, 1941), siendo secundariamente usados para rebanar (Simpson, 1941; en Marshall, 1976), con diferentes niveles de especialización con el apoyo de la musculatura del cuello (Fig. 7). En concordancia con dicha postura, además se propone que utilizaban los miembros anteriores para inmovilizar a sus presas y así facilitar la tarea (Miller, 1969; Schultz *et al.*, 1970; en Schmieder, 2000).



Figura 7: Representación del mecanismo por el cual los “dientes de sable” utilizaban sus caninos, bajo la teoría del “apuñalamiento”. Modificado de Turner y Antón, 1997.

Por otro lado, la teoría “shear-bite” propone que los “sables” fueron usados principalmente para rebanar trozos de carne de sus víctimas y circunstancialmente para apuñalar (sin descartar dicha función) (Akersten, 1985; en Benton, 2005) (Fig. 8). Este pensamiento ha sido respaldado en varios trabajos posteriores (Bryant, 1996; Duckler, 1997; Antón y Galobart, 1999; en Schmieder, 2000).



Figura 8: Mecanismo de utilización de los “sables” según la teoría “shear bite”: básicamente introducen sus caninos superficialmente, luego cierran la mandíbula (la cual soporta la penetración de los caninos superiores) y retiran un trozo de carne usando la poderosa musculatura del cuello. La presa se desangraba hasta morir. (Akersten, 1985. Modificado de Turner y Antón, 1997).

Las principales diferencias entre ambas hipótesis radican, respectivamente, en la función que cumpliría la mandíbula (un rol pasivo o activo), en la musculatura involucrada (músculos flexores del cuello o músculos para la flexión de la cabeza) y en la zona de rotación del cuello en donde se genera la fuerza (la región toraco-cervical o la atlanto-occipital) (Antón *et al.*, 2004).

Sus presas habrían sido siempre grandes y lentos herbívoros, entre los cuales se encontraban los “perezosos gigantes” (principalmente milodontidos y megateridos), toxodontidos, macrauchenidos, y roedores para el *Thylacosmilus* (Marshall, 1976; Argot, 2004a), y aparte de estos, también proboscídeos, cérvidos, camélidos, équidos, y gliptodontidos para el *Smilodon*, entre otros (Prevosti y Vizcaíno, 2006). Todos ellos eran atacados en partes blandas del cuerpo, preferentemente a la altura del cuello (garganta) (Akersten, 1985; en Schmieder, 2000; Kurtén, 1952; Martin, 1980 y 1989; en Argot, 2004a) o en el abdomen (barriga) (Akersten, 1985; en Schmieder, 2000). Ya sea que se vieran afectados los grandes vasos sanguíneos que irrigan la cabeza o que fueran destripadas, estas perecían desangradas de manera prácticamente instantánea.

Objetivos

General

- Realizar una revisión de las características morfológicas trascendentales que determinan la condición “dientes de sable”.

Específicos

- Establecer un enfoque centrado en las similitudes y principalmente en las diferencias que exhiben tanto *Smilodon populator* como *Thylacosmilus atrox*.
- Determinar el grado de adecuación que presentaban con relación al ambiente.
- Dar pautas concretas que permitan comprender en forma más certera su particular estilo de vida.

Materiales y Métodos

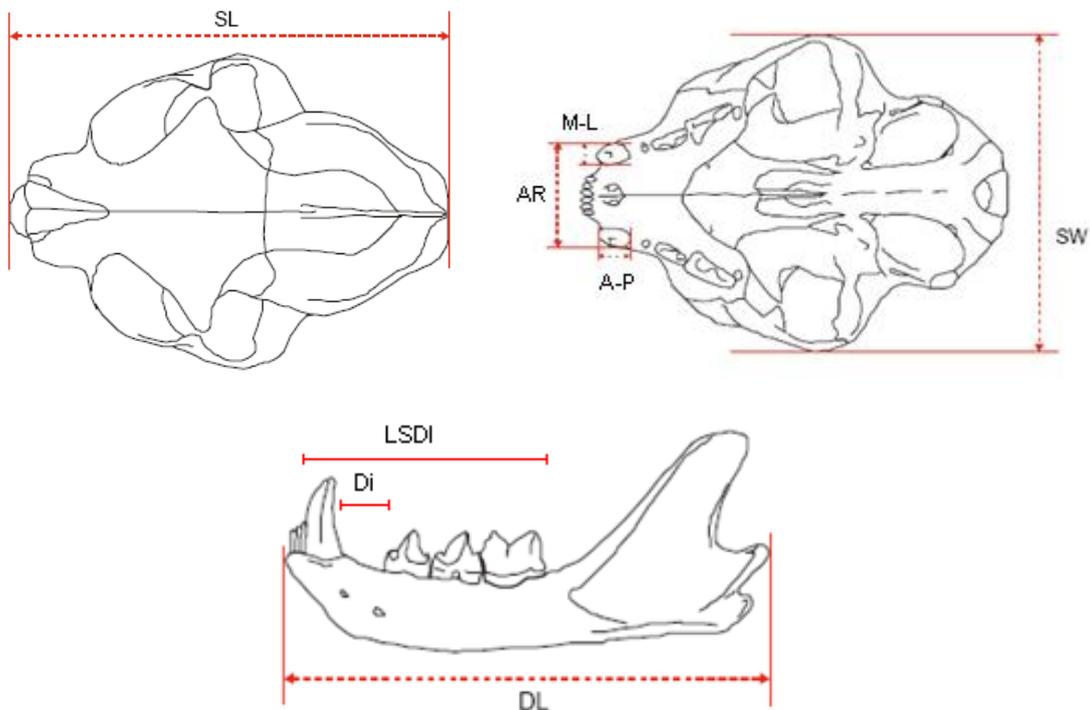
Los ejemplares estudiados en el presente trabajo corresponden a réplicas del cráneo y huesos largos de *Smilodon populator* (FC-DPV S/N A); y del cráneo y mandíbula de *Thylacosmilus atrox* (FC-DPV S/N B), ambos pertenecientes a la colección de vertebrados fósiles de la Facultad de Ciencias, Universidad de la República (UdelaR). El primero es de procedencia incierta, mientras que el segundo corresponde a un organismo que proviene del Mioceno de La Pampa, Argentina (Fig. 9).



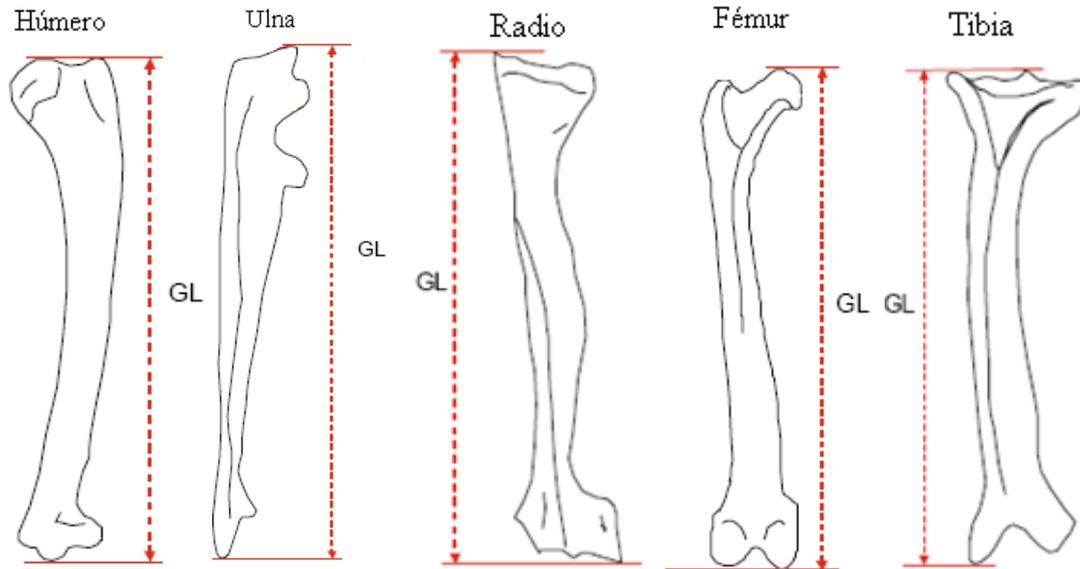
Figura 9: Réplicas de A) cráneo y mandíbula de *Thylacosmilus atrox* (vista lateral), B) cráneo de *Smilodon populator* (vista dorsal), C) húmero, D) radio y ulna (cúbito), E) fémur, F) tibia y fibula (peroné). Los huesos largos de *Smilodon populator* corresponden todos a extremidades izquierdas. Escala = 5 cm. para *T. atrox*; escala= 10 cm. para *S. populator*.

Las mediciones realizadas (Fig. 10) se basan primordialmente en los trabajos descriptivos de Méndez-Alzola (1941) y Schmieder (2000), con algunas modificaciones, como se detallan a continuación: para el cráneo: longitud máxima (SL, medido desde el hueso premaxilar hasta el cóndilo occipital), anchura máxima (SW, distancia comprendida entre los arcos zigomáticos), anchura rostral (AR, medida desde el borde externo de los alvéolos de los caninos), longitud de la serie dentaria superior (LSDS, desde el margen anterior del canino hasta el margen posterior del último molar), diastema (Ds, desde el extremo posterior del canino hasta el anterior del premolar correspondiente). En la mandíbula se tomaron las siguientes medidas: longitud máxima (DL, desde el extremo anterior hasta el cóndilo), longitud de la serie dentaria inferior (LSDI, desde el margen anterior del canino hasta el margen posterior del último molar), diastema (Di, desde el extremo posterior del canino hasta el anterior del premolar correspondiente). Para los caninos superiores (“sables”) las mediciones son: altura de la corona (CH, desde el margen alveolar hasta su extremo distal), diámetro antero-posterior (A-P, desde el borde anterior hasta el posterior medido en la base del alveolo), diámetro medio-lateral (M-L, también llamado transverso, medido desde los bordes laterales en la base del alveolo). Para el esqueleto post-craneal, se determinó la longitud máxima (GL) de los siguientes huesos: humero, radio, ulna (cúbito), fémur, tibia y fíbula (peroné), siempre medidos desde su correspondiente extremo proximal hasta su extremo distal.

Todas las mediciones fueron efectuadas mediante la utilización de calibre, ya sea digital para aquellas menores/iguales a 30 cm., particularmente para las réplicas de los cráneos y mandíbula (a excepción del SL del calco de *S. populator*) o manual para las que superen dicha medida, específicamente los huesos largos y el SL mencionado.



A



B

Figura 10: Imágenes ilustrativas de cómo se realizaron algunas de las medidas implicadas en este trabajo; las mismas pertenecen a un ejemplar de *S. fatalis*. A: cráneo, en vista dorsal y ventral, y mandíbula, vista lateral. B: huesos largos. Las abreviaturas corresponden a las ya descritas anteriormente. Las imágenes no están a la misma escala. (Modificado de Schmieder, 2000).

Asimismo, para ampliar el alcance de este estudio, se recurrió a la bibliografía con la finalidad de comparar y complementar datos (Riggs, 1934; Méndez-Alzola, 1941; Schmieder, 2000). Sobre este particular, algunos de estos datos, principalmente para *T. atrox*, fueron estimados a partir de dicha bibliografía (Riggs, 1934), siendo los mismos: anchura rostral (determinada como se describió anteriormente en este apartado, pero a partir de la imagen de la página 35, lámina 3, imagen 1), los diámetros antero-posterior y medio-lateral del canino superior (siendo el ancho y el grosor máximo del canino respectivamente, tabla de la página 22) y el largo de la serie dentaria inferior (interpretada como la suma de la longitud del diastema y de la serie premolar-molar correspondiente, tabla de la página 23).

La información relacionada con otros parámetros tenidos en cuenta en esta investigación (rango de visión, fuerza de mordida, región cervical (vertebras y musculatura asociada) y resto del esqueleto post-craneal (garras y cola), la articulación cadera-fémur, el tipo de locomoción) fueron extraídos directamente de la bibliografía específica para cada caso en particular (Savage, 1977; Naples y Martin, 2000; Schmieder, 2000; Argot, 2004a; Argot, 2004b; Antón *et al.*, 2004; Wroe *et al.*, 2005; Therrien, 2005; McHenry *et al.*, 2007, entre otros).

Resultados

Cráneo, mandíbula y “sables”

A partir de la serie de medidas (Tablas 1 y 2) tomadas a las réplicas y de aquellas provenientes de la literatura, se procedió a compararlas con el fin de distinguir algún tipo de patrón morfométrico.

Para el estudio del cráneo (Tabla 1) se confrontaron las siguientes mediciones en ambos organismos: su longitud máxima (SL) y su anchura máxima (SW); y estas dos con la altura de la corona (CH); la anchura rostral (AR) y su anchura máxima; la longitud de la serie dentaria superior (LSDS) y su longitud máxima; las anteriores y el diastema superior (Ds). Para la mandíbula se cotejaron la longitud máxima (DL) y la longitud de la serie dentaria inferior (LSDI); y ambas con el diastema inferior (Di). Relacionando cráneo y mandíbula se tuvo en cuenta la longitud máxima de las respectivas partes. En referencia a los caninos superiores, se vincularon la altura de la corona, el diámetro antero-posterior (AP) y el medio-lateral (ML).

| | <i>S. fatalis</i> (Schmieder, 2000) | <i>S. populator</i> (Méndez-Alzola, 1941) | <i>S. populator</i> (FC-DPVS/NA) | <i>T. atrox</i> (FC-DPVS/NB) | <i>T. atrox</i> Holotipo (Riggs, 1934) | <i>T. lentis</i> (Riggs, 1934) | <i>T. atrox</i> Paratipo (Riggs, 1934) |
|---------------------------|---|---|-------------------------------------|---------------------------------|--|-----------------------------------|--|
| Cráneo | | | | | | | |
| SL | 29,3 | 34,6 | 34,2 | 17,6 | 26 | 19,7 | |
| SW | 18 | 22,5 | 22,3 | 10,8 | 17,6 | 11,2 | |
| AR | 8,45 | 11,7 | 11,5 | 3,9 | 8,4* | | |
| LSDS | | 12,2 | 11,9 | 9,2 | 12,5 | 10,1 | |
| Ds | | 1,7 | 1,4 | 0 | 0,7 | 0,6 | |
| Mandíbula | | | | | | | |
| DL | 18,9 | 23,4 | | 16,8 | 20,3 | | 15,2 |
| LSDI | | 13,5 | | 9,6 | 11,6* | | 8,9* |
| Di | | 6,1 | | 2,8 | 3,6 | | 2,5 |
| Caninos superiores | | | | | | | |
| CH | 14,6 | 15,5 | | 10,8 | 12,4 | 10,9 | |
| AP | 4 | 4,7 | 4,5 | 2,7 | 3,5* | 2,8* | |
| ML | 1,95 | 2,3 | 2,2 | 1 | 1,4* | 1,1* | |

Tabla 1: Mediciones tomadas al cráneo, mandíbula y caninos superiores. Los asteriscos indican aquellas estimadas a partir de la bibliografía correspondiente según se detalló en la sección Métodos. Todas las medidas están expresadas en centímetros.

SL, SW y CH: en términos absolutos (por sus medidas en sí) y relativos (en términos de proporción de sus medidas expresadas como un porcentaje) ambos tipos de cráneos son más angostos (Tabla 1 y Fig. 11) (Emerson y Radinsky, 1980, en Schmieder, 2000; Schmieder, 2000), siendo el de *Smilodon* más largo y ancho que el del *Thylacosmilus* en el sentido estricto de sus medidas, lógicamente debido al mayor tamaño del primero con respecto al segundo. En términos relativos, el cráneo de *Smilodon* es ligeramente más ancho y este siempre supera el 60% de su largo (promedialmente el ancho corresponde al 64% de la longitud craneal), mientras que en el del marsupial representa 62,1% en promedio del ancho en relación al largo, siendo en estos últimos (los ejemplares de *Thylacosmilus*) los que presentan el ancho relativo más extremo (68% y 57% en relación a su largo). En felinos actuales, la relación ancho/largo ronda el 67% para el jaguar y el leopardo, de 69-71% para el tigre, puma y el león, y más de un 73% para el chita. Para el lobo, ésta es un 54% (Schmieder, 2000).

Con respecto a la altura de la corona, nuevamente, los *Smilodon* presentan sus “sables” más largos. En términos porcentuales, los caninos de los placentarios nunca superan la mitad del largo del cráneo (llegan a un máximo de 49,8%), promediando un 47,3%. Por el otro lado, los *Thylacosmilus*, tienen los caninos porcentualmente más largos que los placentarios (Fig. 11 B), en relación a la extensión de su cráneo (promedialmente

abarcan un 54,8% de la longitud de este), alcanzando un máximo de 61,4% en esta relación. Para los felinos actuales, la altura de la corona en relación al largo del cráneo oscila entre el 13,2 (chita) al 15,6% (tigre). Para el lobo esta relación es de un 12,2% (Schmieder, 2000).

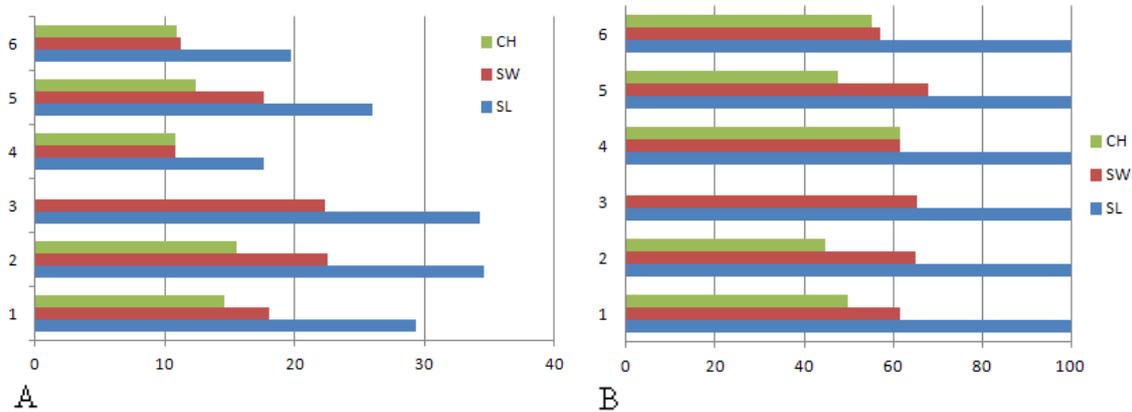


Figura 11: Relación entre el largo (SL) y ancho (SW) del cráneo con la altura de la corona (CH) de: 1) *S. fatalis* (Schmieder, 2000), 2) *S. populator* (Méndez-Alzola, 1941), 3) *S. populator* (FC-DPV S/N A), 4) *T. atrox* (FC-DPV S/N B), 5) *T. atrox*, Holotipo (Riggs, 1934), 6) *T. lentis* (Riggs, 1934). A): medidas absolutas (en cm.). B): medidas relativas (expresadas como un porcentaje del SL).

SW y AR: de igual manera que con los parámetros anteriores (sin tener en cuenta el CH), y debido a la diferencia de tamaño existente entre ambos tipos de criaturas, los placentarios tienen una mayor distancia entre sus caninos, ya sea en términos de medidas en sí (Fig. 12 A), así como también de manera porcentual (Fig. 12 B). La anchura rostral de estos, supera siempre el 46% (46,9%) en relación al ancho de su cráneo, promediando poco más de 50,2% entre los individuos relevados (llegando a un máximo de 52%), mientras que en los marsupiales los rangos son muy dispares, variando de 47,7% en el Holotipo (medida estimada) hasta un mínimo de 36,1% en la réplica. Para organismos actuales, el lobo presenta un valor cercano al 36% en esta relación, mientras que en los felinos varía de 34% en el chita a un 38-41% en el resto (jaguar, leopardo, tigre, puma y león) (Schmieder, 2000).

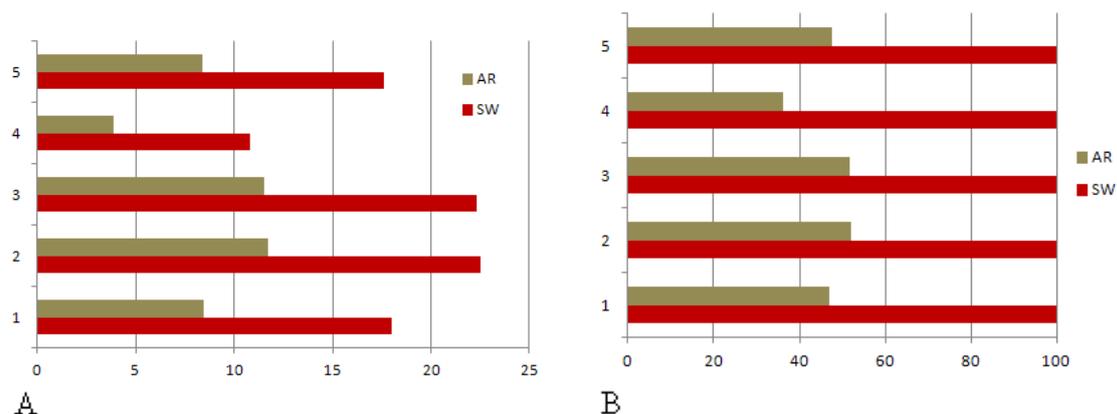


Figura 12: Relación entre el ancho del cráneo (SW) y la anchura rostral (AR) de: 1) *S. fatalis* (Schmieder, 2000), 2) *S. populator* (Méndez-Alzola, 1941), 3) *S. populator* (FC-DPV S/N A), 4) *T. atrox* (FC-DPV S/N B), 5) *T. atrox*, Holotipo (Riggs, 1934). A): medidas absolutas (en cm.). B): medidas relativas (expresadas como un porcentaje del SW).

SL, LSDS y Ds: comparando dichos parámetros, se encuentra que si bien en la mayoría de los casos la serie dentaria superior de los *Smilodon* es mayor que en los *Thylacosmilus* (Tabla 1; Fig. 13 A), en términos de proporciones ésta promedia alrededor de un 35% de la longitud del cráneo (35,3% y 34,8%), mientras que en los marsupiales supera el 48% como mínimo (48,1%), promediando un 50,6% en comparación al largo de su cráneo (Fig. 13 B). Al introducir la medida del diastema, esta siempre es mayor (en términos absolutos y relativos) (Fig. 13) en los placentarios (4,5% promedio contra el 1,9% en relación al cráneo), a tal punto de que en la réplica del ejemplar de *Thylacosmilus* esta se encuentra ausente.

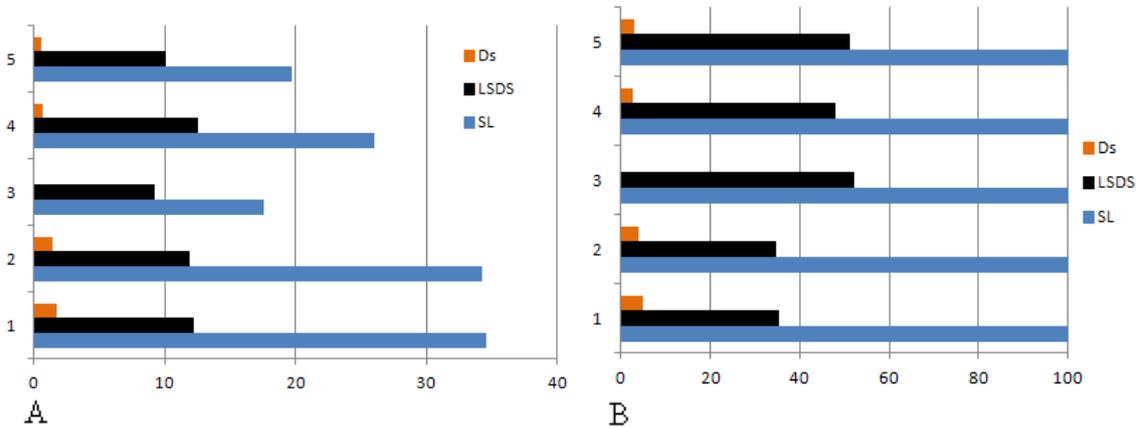


Figura 13: Relación entre el largo del cráneo (SL), la serie dentaria superior (LSDS) y el diastema superior (Ds) de: 1) *S. populator* (Méndez-Alzola, 1941), 2) *S. populator* (FC-DPV S/N A), 3) *T. atrox* (FC-DPV S/N B), 4) *T. atrox*, Holotipo (Riggs, 1934), 5) *T. lentis* (Riggs, 1934). A): medidas absolutas (en cm.). B): medidas relativas (expresadas como un porcentaje del SL).

Al respecto de este último punto tratado, el del diastema superior, y comparándolo solo con la serie dentaria correspondiente, se reafirma que este tiene una mayor contribución a dicha medida en los *Smilodon*, ya sea de manera absoluta (el diastema de los placentarios duplica al de los marsupiales) (Fig. 14 A), como relativa (Fig. 14 B), representando un 12,85% promedio en los primeros y solo un 3,83% en los segundos (aunque si se deja de lado al ejemplar de *Thylacosmilus* que carece de diastema, este promedio aumenta a 5,75%).

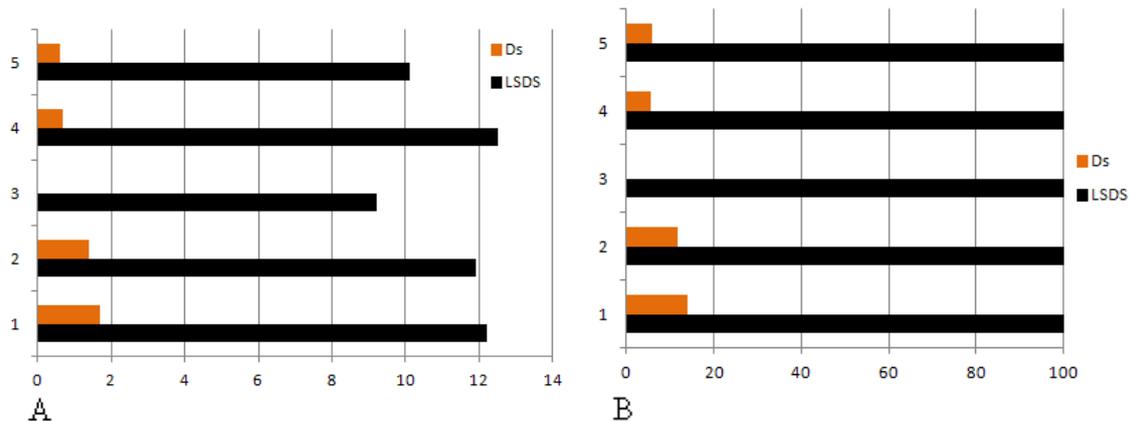


Figura 14: Relación entre la serie dentaria superior (LSDS) y el diastema superior (Ds) de: 1) *S. populator* (Méndez-Alzola, 1941), 2) *S. populator* (FC-DPV S/N A), 3) *T. atrox* (FC-DPV S/N B), 4) *T. atrox*, Holotipo (Riggs, 1934), 5) *T. lentis* (Riggs, 1934). A): medidas absolutas (en cm.). B): medidas relativas (expresadas como un porcentaje de LSDS).

DL, LSDI y Di: con respecto al largo mandibular y de la serie dentaria respectiva, estas son mayores en *Smilodon* (Tabla 1, Fig. 15 A), pero al comparar las proporciones las diferencias son mínimas, rondando en ambos organismos valores de alrededor al 57-58% de la serie dentaria en función del tamaño de la mandíbula (Fig. 15 B). Las diferencias aparecen al incluir el diastema, no solo porque este es más grande en el placentario sino también porque representa, en estos ejemplares, un 26,1% del largo de la mandíbula contra un 17% promedio en el marsupial (Fig. 15 B).

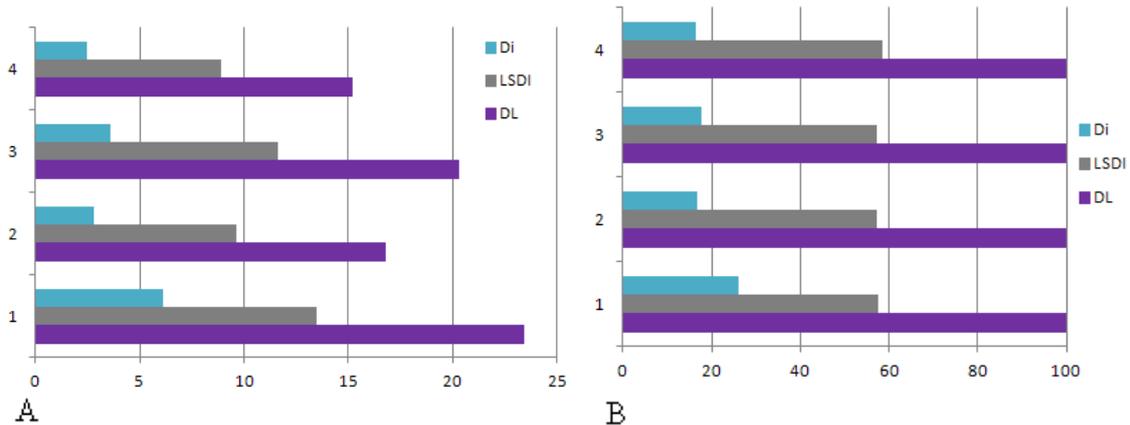


Figura 15: Relación entre el largo de la mandíbula (DL), la serie dentaria inferior (LSDI) y el diastema inferior (Di) de: 1) *S. populator* (Méndez-Alzola, 1941), 2) *T. atrox* (FC-DPV S/N B), 3) *T. atrox*, Holotipo (Riggs, 1934), 4) *T. atrox*, Paratipo (Riggs, 1934). A): medidas absolutas (en cm.). B): medidas relativas (expresadas como un porcentaje del DL).

De la misma manera que se hizo en el ítem anterior, y para que se visualice de manera más clara, se procedió a comparar solo los valores de la serie dentaria y su diastema (Fig. 16). Como era de esperar, el diastema inferior representa casi la mitad (45,2 %) de la serie dentaria en *Smilodon*, mientras que en *Thylacosmilus* es menor al 30% (29,4% promedialmente).

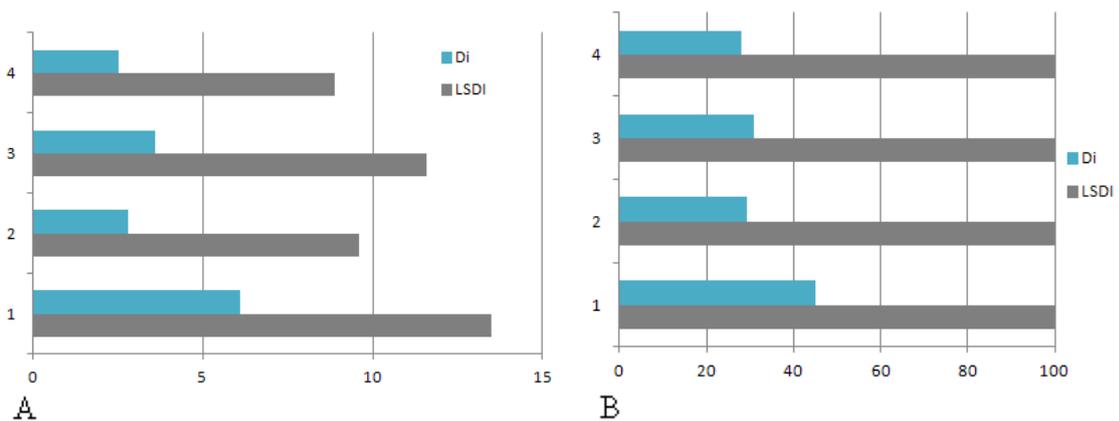


Figura 16: Relación entre la serie dentaria inferior (LSDI) y el diastema inferior (Di) de: 1) *S. populator* (Méndez-Alzola, 1941), 2) *T. atrox* (FC-DPV S/N B), 3) *T. atrox*, Holotipo (Riggs, 1934), 4) *T. atrox* Paratipo (Riggs, 1934). A): medidas absolutas (en cm.). B): medidas relativas (expresadas como un porcentaje de LSDI).

SL y DL: al correlacionar estas medidas, lógicamente el placentario tiene el cráneo más largo así como también su hueso dentario (Tabla 1, Fig. 17 A), pero proporcionalmente (Fig. 17 B) se identifica una gran disparidad. En relación al cráneo, la mandíbula de *Smilodon* representa, promedio, un 66,1%, mientras que en el marsupial lo hace en un 86,8% de media, con valores de 78,1% en el Holotipo y un sorprendente 95,5% en la

réplica (prácticamente igualando el largo de su propio cráneo). Para los felinos actuales relevados, estos valores se ubican entre el 65-69%, mientras que para el lobo en un 76% (Schmieder, 2000).

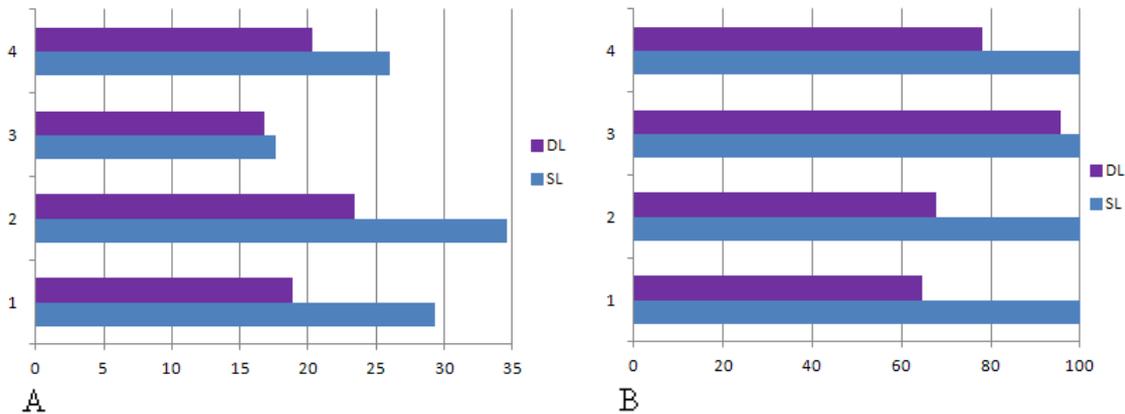


Figura 17: Relación entre el largo del cráneo (SL) y la longitud de la mandíbula (DL) de: 1) *S. fatalis* (Schmieder, 2000), 2) *S. populator* (Méndez-Alzola, 1941), 3) *T. atrox* (FC-DPV S/N B), 4) *T. atrox*, Holotipo (Riggs, 1934). A): medidas absolutas (en cm.). B): medidas relativas (expresadas como un porcentaje del SL).

CH, AP y ML: anteriormente, al inicio de esta misma sección se tuvo en cuenta la altura de la corona con respecto al largo del cráneo. Se determinó que si bien en términos absolutos los “sables” de los placentarios tienen un mayor tamaño, proporcionalmente son más pequeños (47,3% contra el 54,8% promedio del largo del cráneo) con relación al del marsupial. En este caso, al tener en cuenta la altura de la corona con el diámetro antero-posterior y el medio-lateral (Fig. 18), se evidencia que no solo en términos absolutos sino también en términos porcentuales, los *Smilodon* poseen un mayor valor para ambos parámetros (28,85% Vs. 26,3% y 14,1% Vs. 10,2% promedio, respectivamente).



Figura 18: Relación entre la altura de la corona (CH), el diámetro antero-posterior (AP) y el medio-lateral (ML) del canino de: 1) *S. fatalis* (Schmieder, 2000), 2) *S. populator* (Méndez-Alzola, 1941), 3) *T. atrox* (FC-DPV S/N B), 4) *T. atrox*, Holotipo (Riggs, 1934), 5) *T. lentis* (Riggs, 1934). A): medidas absolutas (en cm.). B): medidas relativas (expresadas como un porcentaje del CH).

Si solo se tienen en cuenta las mediciones del diámetro antero-posterior y el medio-lateral (Fig. 19), se puede determinar que para el *Smilodon* el ML representa poco menos de la mitad (48,8% promedio) del valor del AP (es decir que el AP es prácticamente el doble en tamaño que el ML). Para el *Thylacosmilus*, esto se acentúa aún más, siendo el ML un 38,8% promedio del AP (o sea, en este caso el AP es dos

veces y media mayor que el ML). De los organismos actuales relevados, solo el lobo exhibe caninos achatados medio-lateralmente, en donde el AP es más del doble de largo que el ML (50,1%) (Schmieder, 2000).

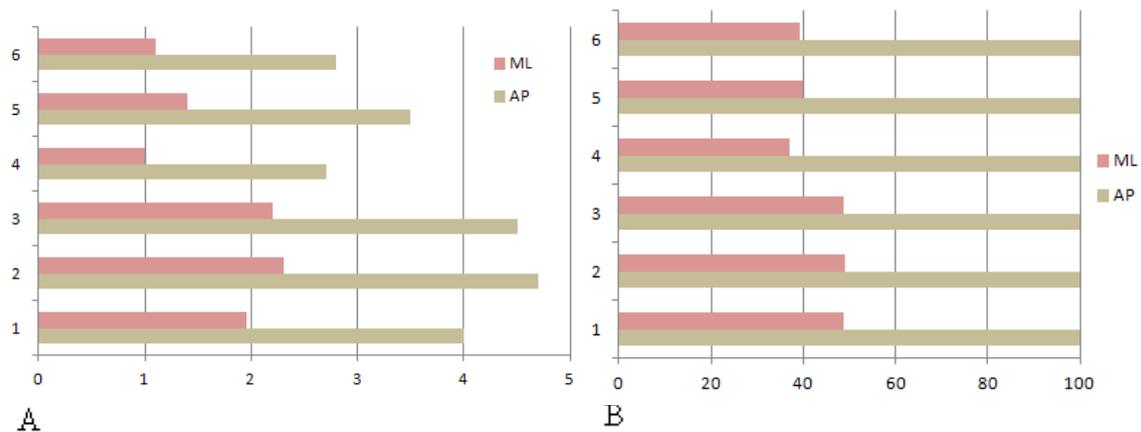


Figura 19: Relación entre el diámetro antero-posterior (AP) y el medio-lateral (ML) del canino superior de: 1) *S. fatalis* (Schmieder, 2000), 2) *S. populator* (Méndez-Alzola, 1941), 3) *S. populator* (FC-DPV S/N A), 4) *T. atrox* (FC-DPV S/N B), 5) *T. atrox*, Holotipo (Riggs, 1934), 6) *T. lentis* (Riggs, 1934). A): medidas absolutas (en cm.). B): medidas relativas (expresadas como un porcentaje del AP).

Esta simple comparación sobre diversos parámetros de los “sables” ayuda a verificar que los caninos de *Smilodon* son, proporcionalmente, más cortos y robustos (de adelante hacia atrás y de manera transversa) que los de *Thylacosmilus*.

Un punto importante a destacar es que al observar de manera más detenida los caninos de la réplica de *Thylacosmilus*, se pueden identificar notorias diferencias entre ambos, a saber: el “sable” derecho es, en comparación con el canino izquierdo, mucho más robusto y grueso en toda su longitud; y a su vez presenta una especie de “callosidad” a poco de haber emergido del alveolo (Fig. 20).

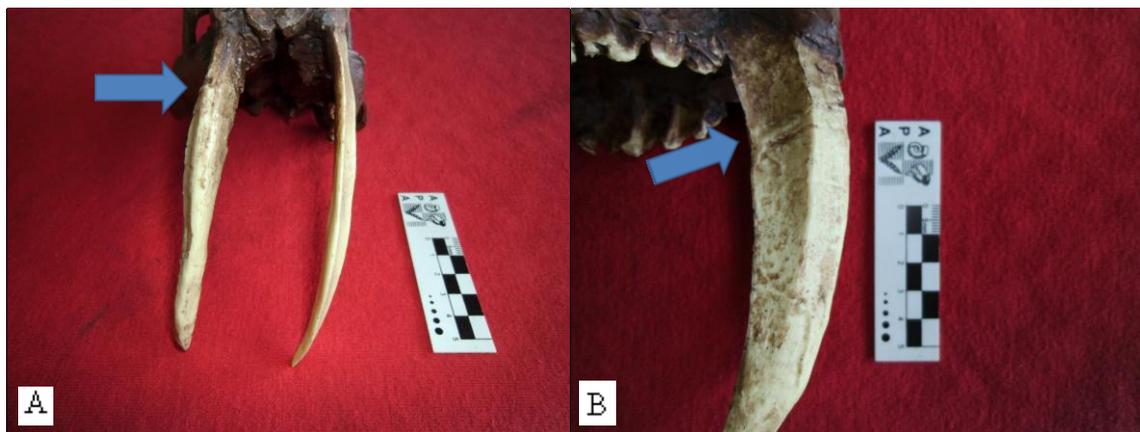


Figura 20: Comparación de los caninos de *T. atrox* (FC-DPV S/N B) en A) vista frontal y B) vista lateral. Nótese las diferencias morfológicas entre ambos “sables”. La flecha azul indica la ubicación de la “callosidad”. Escala= 5 cm.

Esqueleto post-craneal (extremidades anteriores y posteriores)

El estudio comparativo de huesos largos (Tabla 2) entre este tipo de individuos es complejo, debido a la faltante de restos, y por ende de información relacionada, para el *Thylacosmilus*. El mismo, en este trabajo, se basa en comparar los valores máximos de longitud (GL) de los huesos de los miembros anteriores (húmero y metacarpo 3), así como también de los miembros posteriores (principalmente fémur, tibia, fíbula y calcáneo) de ambos ejemplares.

| | <i>S. fatalis</i> (Schmieder, 2000) | <i>S. populator</i> (Méndez-Alzola, 1941) | <i>S. populator</i> (FC-DPVS/NA) | <i>T. atrox</i> (FC-DPVS/NE) | <i>T. atrox</i> Holotipo (Riggs, 1934) | <i>T. lentis</i> (Riggs, 1934) | <i>T. atrox</i> Paratipo (Riggs, 1934) |
|------------------|--|--|-------------------------------------|---------------------------------|--|-----------------------------------|--|
| Húmero (GL) | 32,7 | 39,5 | 39 | | 20,9 | | |
| Radio (GL) | 25,8 | 29 | 28,8 | | | | |
| Ulna (GL) | 31,6 | 36,8 | 35,9 | | | | |
| Metacarpo 3 (GL) | 8,3 | 9,8 | | | 5,1 | | |
| Fémur (GL) | 35,6 | 40,8 | 40,2 | | 25,3 | | 22 |
| Tibia (GL) | 27 | 29,4 | 29,1 | | | | 15,7 |
| Fíbula (GL) | | 26,1 | 25,3 | | | | 14,8 |
| Astrágalo (GL) | 5,25 | 5,7 | | | | | 2,8 |
| Calcáneo (GL) | 9,7 | 10,7 | | | | | 4,7 |
| Metatarso 3 (GL) | 9,45 | 9,8 | | | | | |

Tabla 2: Mediciones tomadas a los huesos largos. Nótese la faltante de información registrada para *T. atrox*. Todas las medidas están expresadas en centímetros.

Húmero y metacarpo 3: en términos de tamaño el húmero de *Smilodon* es alrededor de una vez y media a dos veces más grande que el de *Thylacosmilus*, y a su vez el metacarpo 3 es casi el doble de grande que el del marsupial (Tabla 2, Fig. 21 A). Estas medidas, en relación a sus respectivas proporciones, rondan en un 24-25% para ambos organismos (Fig. 21 B). Los felinos actuales muestran un rango de valores que rondan de 33-36%, mientras que el lobo exhibe un 45% (Schmieder, 2000).

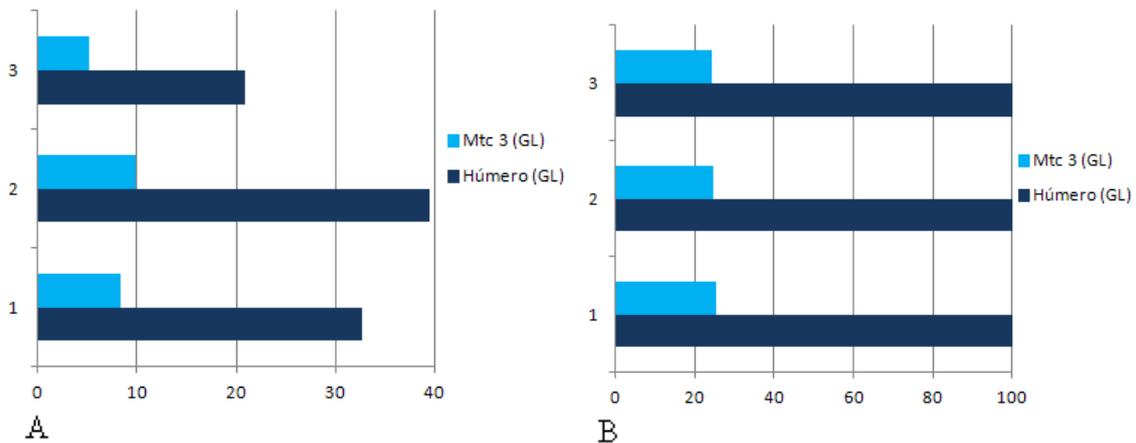


Figura 21: Relación entre el largo del húmero (GL) y el metacarpo 3 (GL) de: 1) *S. fatalis* (Schmieder, 2000), 2) *S. populator* (Méndez-Alzola, 1941), 3) *T. atrox*, Holotipo (Riggs, 1934). A): medidas absolutas (en cm.). B): medidas relativas (expresadas como un porcentaje del húmero (GL)).

Fémur, tibia y fíbula (peroné): en términos generales, los miembros posteriores de ambos tipos de ejemplares son muy similares. Lógicamente, los de *Smilodon* son más largos, pero proporcionalmente no hay marcadas diferencias (Fig. 22 B). En estos, la tibia corresponde a un 72,2% del largo del fémur, mientras que en el marsupial a un 71,4%. Para felinos actuales, varía de 86-88% (tigre, león, puma y jaguar), 93% en el leopardo, y un 101,9% en el chita; para el lobo es de un 102,6% (en estos dos últimos

casos, la tibia es más larga que el fémur) (Schmieder, 2000). Con respecto a la fíbula, hay una leve diferencia, pero significativa al fin (63,5% promedio en *Smilodon* en la relación fémur- fíbula y un 67% para el *Thylacosmilus* en esa misma relación).

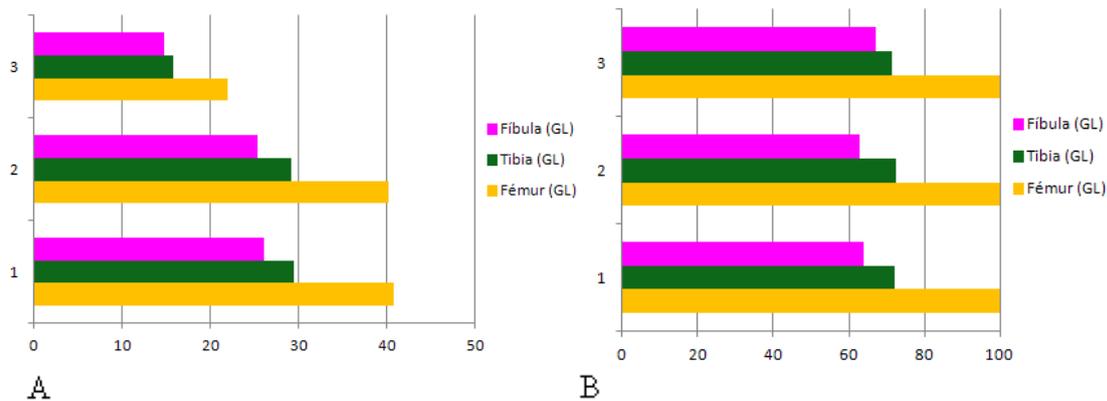


Figura 22: Relación entre la longitud máxima (GL) del fémur, tibia y fíbula de: 1) *S. populator* (Méndez-Alzola, 1941), 2) *S. populator* (FC-DPV S/N A), 3) *T. atrox* Paratipo (Riggs, 1934). A): medidas absolutas (en cm.). B): medidas relativas (expresadas como un porcentaje del fémur (GL)).

Tal vez la diferencia más marcada se da en la relación tibia-fíbula (peroné), que para el marsupial ambos huesos son prácticamente del mismo tamaño, siendo la fíbula relativamente larga (alrededor de un 94% de la tibia), mientras que para el placentario ésta es considerablemente menor (en el entorno al 87-89%) (Fig. 23).

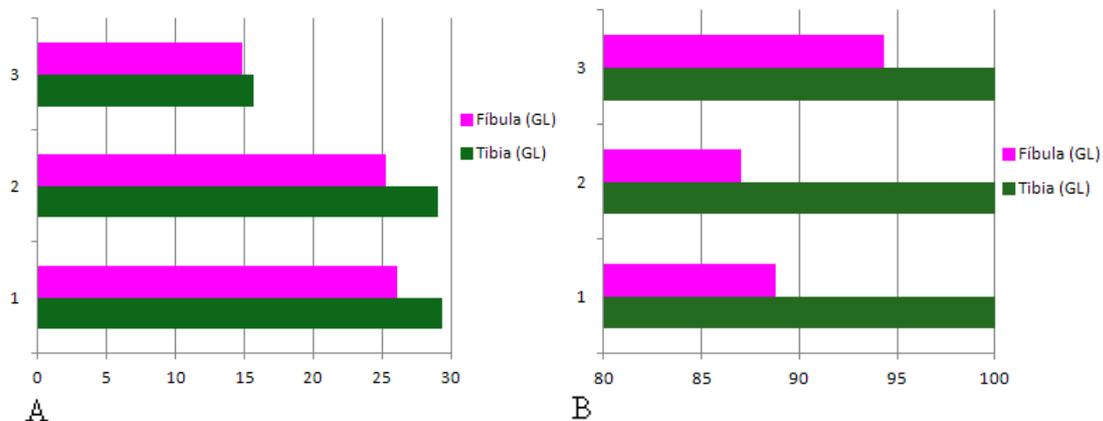


Figura 23: Relación entre la longitud máxima (GL) de la tibia y fíbula de: 1) *S. populator* (Méndez-Alzola, 1941), 2) *S. populator* (FC-DPV S/N A), 3) *T. atrox* Paratipo (Riggs, 1934). A): medidas absolutas (en cm.). B): medidas relativas (expresadas como un porcentaje de la tibia (GL)).

Tibia y calcáneo: el calcáneo del marsupial es menos de la mitad del largo en comparación con aquel del placentario (Tabla 2, Fig. 24 A), y proporcionalmente representa prácticamente un 30% del largo de la tibia, mientras que en *Smilodon* este corresponde a un 36% (Fig. 24 B). Para organismos actuales, varía de 30-33% (león, tigre, jaguar y puma), 29% para el leopardo, 27% para el chita y un 28% para el lobo (Schmieder, 2000).

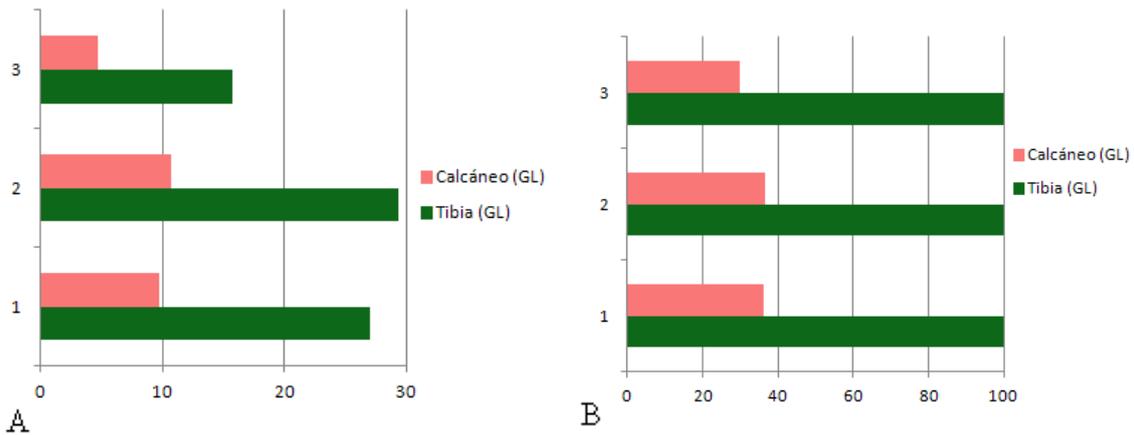


Figura 24: Relación entre la longitud máxima (GL) de la tibia y del calcáneo de: 1) *S. fatalis* (Schmieder, 2000), 2) *S. populator* (Méndez-Alzola, 1941), 3) *T. atrox* Paratipo (Riggs, 1934). A): medidas absolutas (en cm.). B): medidas relativas (expresadas como un porcentaje de la tibia (GL)).

Si se comparan los dos huesos más largos de la extremidad posterior (fémur y tibia) como una referencia del largo máximo de dicho miembro, la contribución del fémur es de alrededor de un 57-58% en *Smilodon* y un 58,4% para el *Thylacosmilus* (Fig. 25). Dichos valores para organismos actuales, rondan el 53-54% (tigre, león, puma y jaguar), 52% en el leopardo, y un 49,5% en el chita; para el lobo es de un 49,3% (en estos dos últimos casos, se hace acuerdo de que la tibia es más larga que el fémur) (Schmieder, 2000).

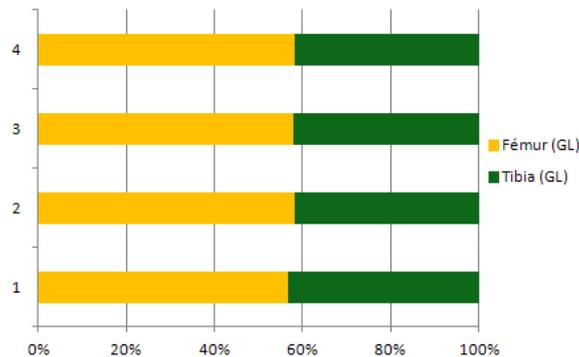


Figura 25: Relación porcentual en la contribución al largo máximo de la extremidad posterior, entre el fémur y la tibia de: 1) *S. fatalis* (Schmieder, 2000), 2) *S. populator* (Méndez-Alzola, 1941), 3) *S. populator* (FC-DPV S/N A), 4) *T. atrox* Paratipo (Riggs, 1934).

Este análisis de los miembros anteriores y posteriores indica que los mismos son cortos y robustos tanto para *Smilodon* como para *Thylacosmilus*, comparándolos con aquellos de los felinos actuales y un cánido como el lobo.

Otros parámetros

Rango de visión

La información que se puede obtener a partir del registro fósil sobre el particular se basa en el tamaño y la orientación de la órbita, que permiten deducir el grado de visión binocular (superposición de los campos visuales derecho e izquierdo) y en consecuencia el de estereoscopia (percepción de profundidad). En éste sentido, *Thylacosmilus* poseía un bajo valor de visión estereoscópica para ser un carnívoro, el cual varía entre 30-50°. Si bien no hay datos precisos respecto a *Smilodon*, lógicamente por ser un felido, este se ubicaría con un valor mucho mayor, entre 80-120° (Savage, 1977).

Fuerza de mordida

La fuerza de la mordida de estos tipos de organismos es un tópico controversial, con resultados muy dispares, especialmente al compararlos con felidos actuales (tomando como referencia al león, *Panthera leo*). La fuerza de mordida puede ser tanto igual/mayor (Therrien, 2005) o menor en magnitud (Wroe *et al.*, 2005; McHenry *et al.*, 2007) que la del mencionado felino. En líneas generales, todos los estudios concuerdan en que la fuerza de mordida era mayor para *Smilodon* que para *Thylacosmilus*, ya sea de un 22-37% (Therrien, 2005) a prácticamente el doble (78 contra 41 de gradiente de fuerza de mordida) (Wroe *et al.*, 2005).

Locomoción (postura plantígrada/digitígrada)

La rapidez o velocidad alcanzada por un vertebrado depende, entre otros factores, de la longitud de la zancada. Una manera de aumentar la misma es alargando la extremidad, y las modificaciones se relacionan con cambios en la postura del pie (pata). Los carnívoros exhiben básicamente dos patrones, el plantígrado (toda la planta del pie está en contacto con el suelo) y el digitígrado (solo los dedos soportan el peso) (Kardong, 2007b). Los *Smilodon* presentan un patrón digitígrado aunque en menor grado que los felinos actuales (Schmieder, 2000); mientras que *Thylacosmilus* uno semi-plantígrado (Argot, 2004b).

Garras y cola

La gran mayoría de los felidos han desarrollado garras retráctiles. Las similitudes morfológicas de las falanges medias y distales de las patas de los felinos modernos y de los *Smilodon* sugieren que las garras de estos últimos también fueron retráctiles. Contrariamente a los sables placentarios, el *Thylacosmilus* no poseía esta característica (Savage, 1977; Schmieder, 2000; Therrien, 2005).

El largo de la cola es altamente variable en organismos carnívoros, aunque en general estas tienden a ser largas. Con relación al placentario, éste presenta una cola particularmente corta (Savage, 1977; van den Hoek Ostende *et al.*, 2006). Los marsupiales carnívoros, por otro lado, tienen una cola muy larga (aunque en este caso, para *Thylacosmilus*, las vértebras caudales permanecen sin haber sido descubiertas) (Argot, 2004a).

Vértebras cervicales (musculatura asociada)

En ambos organismos, el cuello es más largo que en el de sus parientes que no tienen la condición “dientes de sable”. Los dos poseen procesos agrandados de las vértebras del cuello en donde se unen los músculos (por ejemplo el proceso transversal del atlas se extiende hacia atrás, prominentes procesos ventrales del axis, tercera y cuarta vértebra cervical). Estos músculos cumplen básicamente dos funciones durante el ataque: 1)

posicionar la cabeza para una mordida precisa y controlada y 2) brindar la fuerza necesaria para deprimir (depressing) la cabeza durante la mordida. La historia filogenética ha dejado su marca en lo que respecta a los detalles de la anatomía de las vértebras y del tamaño relativo de los músculos implicados, pero funcionalmente son equivalentes (Turner y Antón, 1997).

Articulación de la cadera (tamaño y orientación de la cabeza del fémur)

En *Thylacosmilus* dicha articulación está modificada para permitir una gran flexibilidad en la postura, la cabeza del fémur es mucho más prominente en su extremo proximal que en cualquier otro borhyaenido. Sin embargo, los “dientes de sable” que se supone poseen un tipo de ataque similar no exhiben este carácter. Por ejemplo no se presenta en *Smilodon*, el cual posee un patrón mucho más similar al de un felino. Esto se interpreta como el resultado de modificaciones adaptativas en el contexto de restricciones heredadas (Argot, 2004a), de igual manera que sucede con las vértebras cervicales y la musculatura asociada.

Discusión

Los tigres dientes de sable y los “panterinos” poseen caracteres craneales en común (Fig. 26) (cajas craneanas chicas, rostros grandes y robustos, constricción postorbitaria angosta, crestas lambdoidea y sagital muy bien desarrolladas, órbitas pequeñas, caninos grandes, PM⁴ más alargados y proceso mastoideo expandido lateralmente), los cuales pueden interpretarse como un conjunto de rasgos relacionados con el modo de cazar presas de gran tamaño, con una expansión de las áreas de inserción de los músculos masticatorios (por ejemplo el temporal) y del cuello y el reforzamiento del rostro para soportar los esfuerzos generados durante la caza. Esto apoya la visión tradicional de que los tigres dientes de sable eran depredadores de mamíferos de gran tamaño. A pesar de estas similitudes, los tigres dientes de sable más derivados muestran una diferenciación más marcada, con la fosa temporal de menor tamaño, reducción de los PM_{2,3}, PM⁴ más secodonte, mayor desarrollo de los incisivos (esto no se aplica para el *Thylacosmilus*) y caninos alargados pero comprimidos transversalmente (Prevosti *et al.*, 2010).

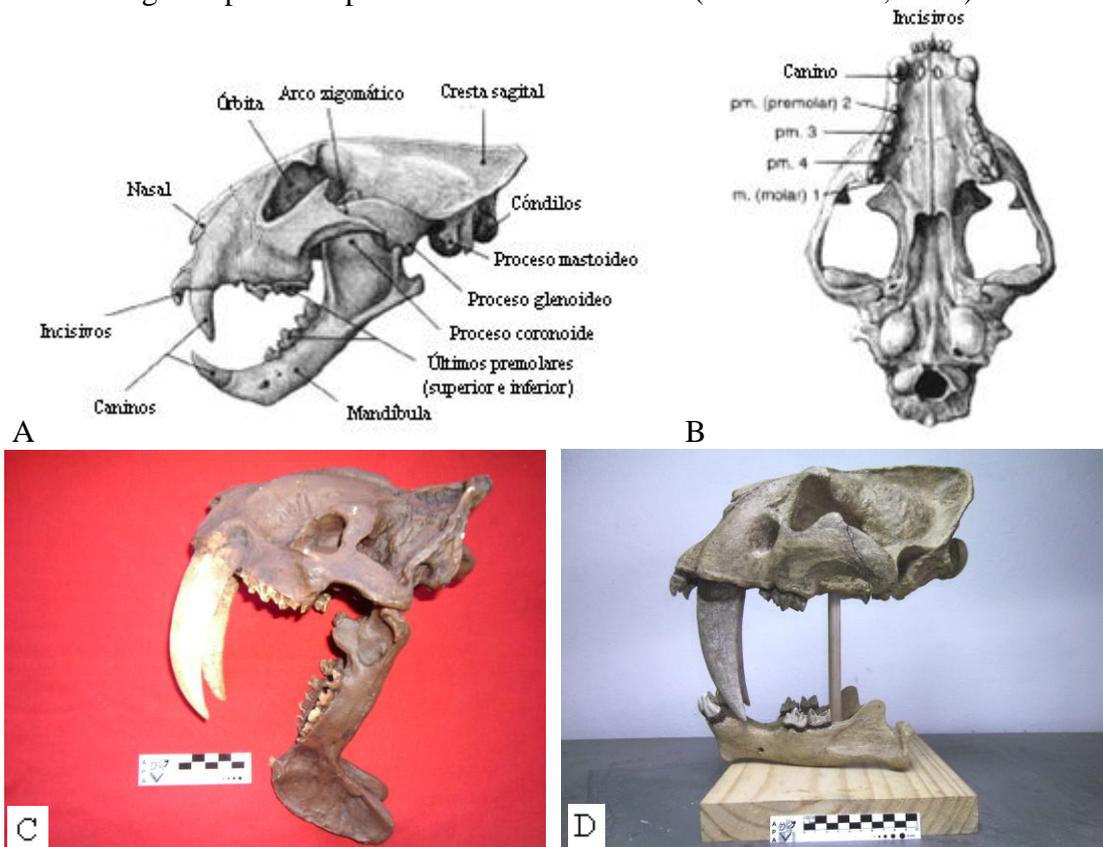


Figura 26: A) y B): Imagen del cráneo de un leopardo mostrando sus principales caracteres. Turner y Antón, 1997. Modificado de Juliá *et al.*, 2000. C) *Thylacosmilus atrox* (FC-DPV S/N B), escala =5cm. D) *Smilodon sp.* (material didáctico DPV), escala =10 cm.

La anchura rostral es una medida que hace referencia a la distancia existente entre los caninos y la misma esta correlacionada de manera positiva con el tamaño de la abertura nasal, en su anchura máxima (Méndez-Alzola, 1941). A su vez, el área de la apertura nasal es usado como un estimativo de las demandas metabólicas de oxígeno, lo que depende de la masa, la técnica de caza y/o el ambiente que el animal habita (Torregrosa *et al.*, 2010). El hecho de que *Smilodon* presente la medida más extrema de anchura rostral (Fig. 12) implica que también posee el mayor tamaño de la abertura nasal (en su anchura máxima), lo que refleja que este necesitaba una mayor demanda de oxígeno, en comparación con félidos actuales, debido a su configuración tan robusta y su gran masa

corporal (Torregrosa *et al.*, 2010). Para el *Thylacosmilus*, en cambio, estos valores caen dentro del rango esperado para los carnívoros actuales relevados, lo que, dejando de lado su también maciza conformación anatómica, evidencia el menor porte de estos organismos. Sin embargo, cabe destacar que en algunas de las formas que presentan estos ejemplares (por ejemplo en el Holotipo) estas medidas y proporciones son muy similares a la del *Smilodon fatalis* (Tabla 1; Fig. 12), evidenciándose una superposición entre las formas más grandes de los primeros y pequeñas-medianas de los segundos. De la comparación sobre diversos parámetros de los “sables” (la altura de la corona y los diámetros antero-posterior y medio-lateral) se tiende a verificar que los caninos de *Smilodon* son, proporcionalmente, más cortos y robustos (de adelante hacia atrás y de manera transversa) que los de *Thylacosmilus*. Esto concuerda con las descripciones expuestas por otros autores, donde se indica que el grado de especialización evidenciado difiere entre estos tipos de organismos (Turnbull, 1978). Los caninos del marsupial, por ende, son en términos relativos, más largos y delgados, lo que *a priori* sería una desventaja. Mientras una sección circular sería más fuerte, también ofrecería mayor resistencia a la penetración, por otro lado, un diente muy delgado penetraría más fácil pero estaría más expuesto al daño (Savage, 1977), con respecto a las fuerzas laterales que se pudieran generar durante el ataque a una presa, por lo que el diente se quebraría más fácilmente. Esta “desventaja” se ve compensada por dos factores: 1) con la capacidad que poseen de crecer continuamente (inexistente en los “sables” placentarios), lo que implica que si un diente se fractura, este vuelve a crecer y 2) con la mayor profundidad del mismo en el alveolo y en el muy expandido hueso maxilar (Fig. 27), lo que le proporciona un mayor “anclaje” con el cráneo. En los *Smilodon*, el diente está bien asegurado, pero no de manera tan extrema como en *T. atrox* (Turnbull, 1978).

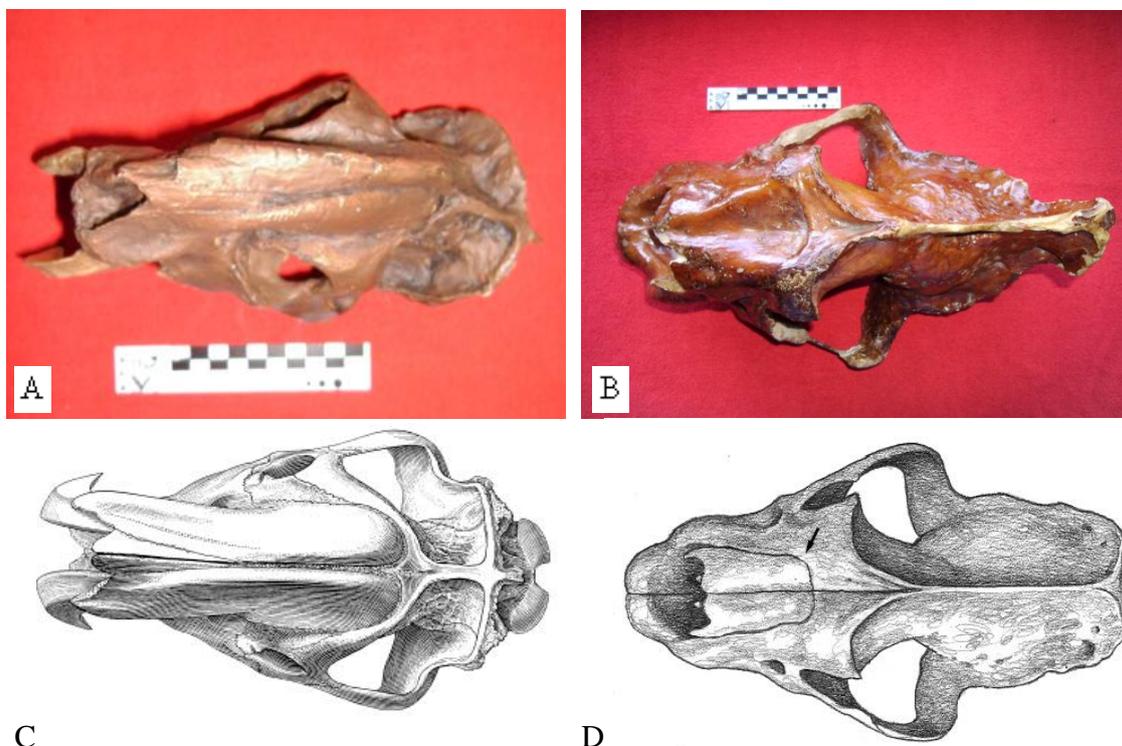
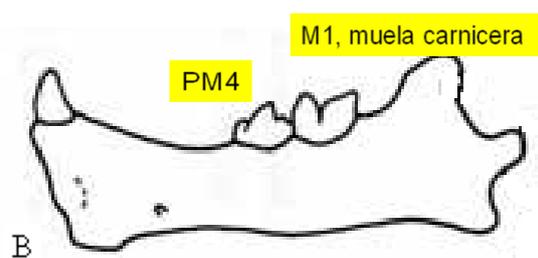


Figura 27: Vista dorsal del cráneo de A) *Thylacosmilus atrox* (FC-DPV S/N B) y B) *Smilodon populator* (FC-DPV S/N A) mostrando la expansión del hueso maxilar en donde se implantan los caninos. Representación de la vista dorsal del cráneo de C) *T. atrox* (modificado de Riggs, 1934) y D) *S. fatalis* (modificado de Antón *et al.*, 1998). Representaciones no a escala.

Como se puntualizó anteriormente, los caninos del *Thylacosmilus* tienen la capacidad de crecer continuamente debido a que poseen sus raíces abiertas (Riggs, 1934). En la actualidad, esta característica sigue presente en la dentición de algunos animales, como en los molariformes de los xenartros y los incisivos de roedores y lagomorfos. En estos organismos, dichos dientes crecen desde sus raíces mientras que las coronas se van desgastando (Kardong, 2007c), por lo cual una secuencia similar es de esperarse para el *T. atrox*. Las notorias diferencias evidenciadas entre ambos caninos (el “sable” derecho es, en comparación con el canino izquierdo, mucho más robusto y grueso en toda su longitud; y a su vez presenta una especie de “callosidad”) reflejan algún tipo de anomalía en el patrón de crecimiento de uno con relación al otro. Varias explicaciones pueden ser enunciadas con el fin de dilucidar dicha cuestión. Sería muy poco probable que esa “callosidad” indique el punto donde se produjo un quiebre del diente y a partir de donde este creció (por lo explicado anteriormente de cómo crecen los incisivos hipsodontes en animales actuales). Un poco más probable sería que reflejara algún tipo de trauma o una lesión menor (por ejemplo una fisura de poca entidad y posterior restauración) que haya sufrido ese diente, debido a las fuerzas laterales a las cuales estaba expuesto cuando atacaba a una presa (aunque esto no esclarece la diferencia en grosor entre ambas coronas de los caninos). Otra posible explicación surge como una combinación de las ya presentadas, y sería que el diente efectivamente sufrió una fractura cerca de la zona donde emerge del alveolo y este creció nuevamente de manera irregular en toda su longitud con respecto al otro canino. En este caso esa “callosidad” no indica el punto a partir del cual creció el diente sino que reflejaría un trauma posterior.

En ambos, las mandíbulas son delgadas con el proceso coronoide bajo, lo que les da la posibilidad de abrir su boca en un amplio rango, de manera tal que liberen el camino para que puedan actuar sus largos caninos. A su vez, un flanco óseo generalmente se desarrolla con el fin de proteger dichos caninos superiores cuando la mandíbula está cerrada. Esto último se desarrolló de una manera extrema para el marsupial, no siendo así para el placentario (Savage, 1977), probablemente debido a que los “sables” del primero son mucho más delgados que los del segundo. Por otra parte, el largo del dentario está correlacionado con la retención o pérdida de los dientes premolares y molares. En los felinos, este arreglo se encuentra totalmente modificado tanto en la dentición del cráneo como de la mandíbula. El dentario tiene un solo molar (M_1 , la muela carnífera), con solo dos pequeños premolares (PM_3 y PM_4), de los cuales en *Smilodon* el PM_3 está muy reducido (Schmieder, 2000). En cambio, en *Thylacosmilus* la retención dental es mayor (PM_3 y PM_4 ; M_{1-4}), lo que justifica el hecho de tener un mandíbula proporcionalmente de mayor longitud (Fig. 28).



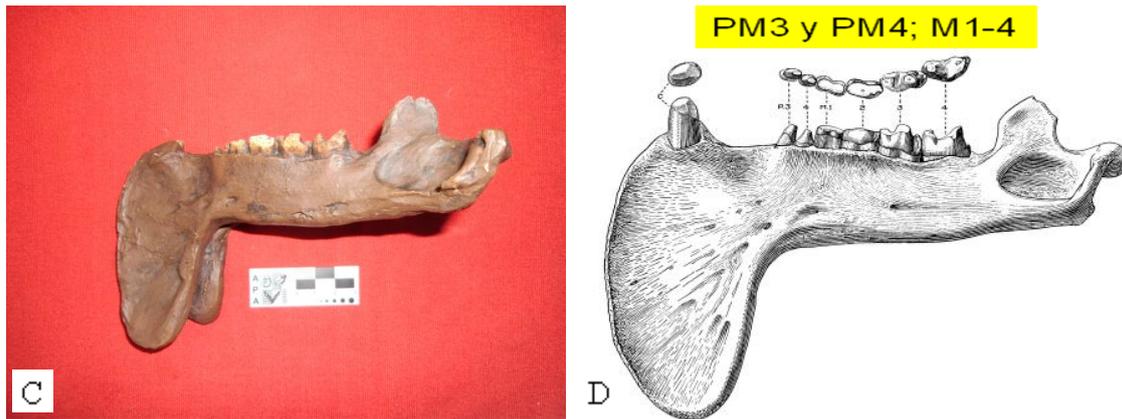


Figura 28: Vista lateral de la mandíbula mostrando la dentición correspondiente. A) *Smilodon* sp. (material didáctico DPV), B) *Smilodon* (modificado de Savage, 1977), C) *Thylacosmilus atrox* (FC-DPV S/N B) y D) *Thylacosmilus atrox* (modificado de Riggs, 1934).

Con referencia a la fuerza de mordida, no hay un consenso generalizado en relación con carnívoros actuales (si sería menor, equivalente o mayor que en estos), aunque cabe recordar que la reducida área “cross-sectional” (transversa) de los caninos en “dientes de sable” requeriría menor fuerza que la usada por felinos actuales del género *Panthera* (Wroe *et al.*, 2005; Prevosti *et al.*, 2010). Trabajos previos (Therrien, 2005; Wroe *et al.*, 2005) indican que la misma sería mayor para *Smilodon* que para *Thylacosmilus*. Según algunos autores (Wroe *et al.*, 2005) esto es consistente con la teoría “shear-bite” para el placentario porque se necesitaría una fuerza significativa requerida de los aductores de la mandíbula en conjunto con la musculatura cervical. Mientras que para el marsupial se aplicaría mejor la teoría del “apuñalamiento”, porque la fuerza de mordida es muy baja y se necesitaría más ayuda por parte de la musculatura del cuello.

Como se señaló previamente, las principales diferencias entre ambas hipótesis son: 1) la función de la mandíbula, la cual no tiene un rol aparente en el ataque según la teoría del “apuñalamiento” más que el de no interferir en el proceso de mordida, mientras que en la teoría “shear-bite” soporta la penetración de los caninos; 2) la musculatura involucrada, siendo los músculos flexores del cuello (los escalenos) y los músculos depresores de la cabeza (músculos braquiocefálicos) para la teoría del “apuñalamiento” y por otro lado, según la teoría “shear-bite” la fuerza principal para la penetración de los caninos es atribuida a los músculos atlanto-mastoideos para la flexión de la cabeza; y 3) la zona de rotación del cuello, la región taraco-cervical para la primera y la atlanto-occipital para la segunda (Fig. 29) (Antón *et al.*, 2004).

A manera de síntesis, la teoría del “apuñalamiento” se aplicaría mejor para *Thylacosmilus* porque este carece de una mordida poderosa y según esta teoría la mandíbula no interviene en dicho proceso. Esto implica una mayor contribución de la musculatura del cuello (región toraco-cervical) para compensar el menor uso de la mandíbula y la débil mordida. Si bien es una estrategia arriesgada para sus sables por el hecho de que podrían quebrarse (son relativamente frágiles), los mismos al ser de crecimiento continuo minimizarían dicho problema. Por el otro lado, la teoría “shear-bite” se ajusta más para *Smilodon* por el hecho de que implica una mordida más poderosa (incluye a la mandíbula), lo que le proporcionaría un mayor punto de apoyo a los sables. Teniendo en cuenta que éstos son bastante robustos esto disminuiría el riesgo de que se quiebren y a su vez la contribución de la musculatura del cuello no tendría que ser tan posterior sino que sería la que se encuentra en la región atlanto-occipital.

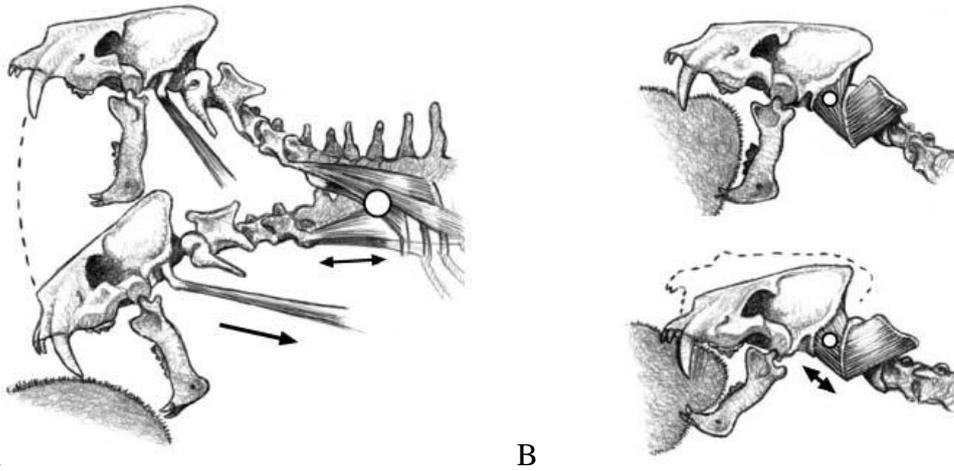


Figura 29: Esquema del cráneo y vertebras cervicales en el “dientes de sable” *Homotherium latidens*. A) teoría del “apuntalamiento”: los músculos braquiocefálicos (flecha simple) y los escalenos (flecha doble) intervienen en el movimiento rotando alrededor de la unión toraco-cervical (circulo blanco). B) teoría “shear-bite”: los músculos que intervienen son los atlanto-mastoideos (flecha doble chica) alrededor de la unión atlanto-occipital (circulo blanco). Modificado de Antón *et al.*, 2004.

Con respecto al sentido de la vista, la posición de los ojos en la cabeza representa una elección entre la visión panorámica (o periférica) y la percepción de profundidad y/o distancia (estereoscopia). En animales que generalmente sirven como presas, estos tienden a orientarse más lateralmente, aumentando así el campo total de visión (otorgándoles la capacidad de detectar potenciales amenazas en muchas direcciones) pero pierden gradualmente la capacidad de determinar profundidades o distancias entre objetos (Kardong, 2007a). En cambio, en los organismos predadores, por el hecho de que deben rastrear, identificar y establecer la posición exacta de la presa antes del ataque, necesitan poder determinar la profundidad (necesitan visión estereoscópica). Por esta razón, los ojos típicamente se dirigen anteriormente (hacia adelante) (Naples y Martin, 2000). *Smilodon* presenta un patrón de orientación de las órbitas oculares que no difiere en mayor medida de aquellas de los felinos actuales, lo que hace suponer un rango de visión estereoscópica similar al de estos (como referencia el león, *Panthera leo*, exhibe 75° de visión estereoscópica) (Naples y Martin, 2000). Por el contrario, los ojos de *Thylacosmilus* eran muy pequeños y se posicionaban mas lateralmente (Savage, 1977), lo cual explica y concuerda con el bajo valor de estereoscopia (30-50°). Este patrón de disposición de los ojos no es exclusivo de *Thylacosmilus*, ya que otros tipos de organismos “dientes de sable” también lo presentan. Tal es el caso del nimrávido, o barbourofélido (según que autores), *Barbourofelis fricki* (Fig. 30). En estos animales, el nivel de visión estereoscópica es de 40° (consistente con aquel del marsupial) y, a su vez, se evidencia una tendencia hacia una pérdida progresiva de estereoscopia en este linaje por la posición cada vez más lateral de los ojos (de 60° en las formas ancestrales a 40° en las más derivadas, como la mencionada más arriba). Esta condición trae aparejado diversos aspectos a considerar. Debido a la pobre capacidad de juzgar distancias se sugiere que estos organismos (particularmente dichas sugerencias fueron formuladas para *B. fricki* pero se pueden aplicar de igual manera para el marsupial) se acercaban rápidamente a sus presas y desde una corta distancia. Sin embargo, y justamente por la mencionada posición de sus órbitas, estos tenían mejor visión periférica. Esto implica que podían monitorear una mayor cantidad de espacio del ambiente a su alrededor sin la necesidad de moverse, permitiéndoles así maximizar su habilidad para detectar presas, lo cual es de vital importancia en animales que acechan y atacan en emboscada (Naples y Martin, 2000).

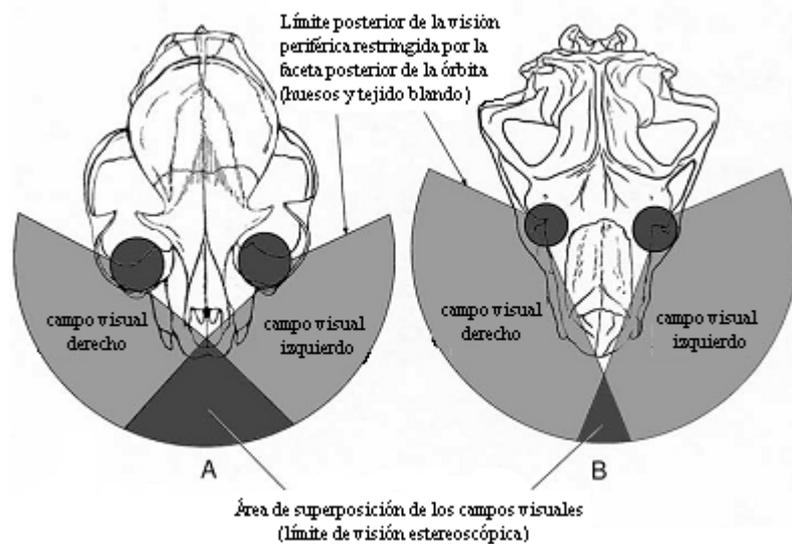


Figura 30: Vista dorsal del cráneo de A) *Felis catus* y B) *Barbourofelis fricki*. Se muestra la extensión de la superposición (en negro) de los campos visuales derecho e izquierdo (en gris) que determinan el porcentaje del rango visual en el cual los animales tienen visión estereoscópica (90° de 200° en el gato y 40° de 230° en el barbourofélido). Los bordes posteriores de los arcos determinan los límites de la visión periférica en cada especie. Los cráneos han sido dibujados a la misma escala. Modificado de Naples y Martin, 2000.

Las extremidades anteriores equipadas con garras son la principal parte del cuerpo que los félidos usan para capturar sus presas (Schmieder, 2000). La condición retráctil de dichas garras sirve para prevenir que las mismas se queden romas por el caminar del animal, por ende ayudan a que estas retengan su máximo filo para desgarrar a su presa (Savage, 1977). El hecho de poseer o carecer de ellas implica sutiles cambios en las estrategias de ataque. Los masivos y robustos miembros anteriores de *Smilodon* (Meachen-Samuels y Van Valkenburgh, 2010) que poseían garras retráctiles y una gran libertad de movimientos servían para voltear e inmovilizar a su presa, sustancialmente más grande y pesada, incluso aquella que pretendiera defenderse y pudiera dar batalla, mientras se posicionaban los caninos para la mordida (Schmieder, 2000). El chita (*Acinonyx jubatus*), el único felino sin garras retráctiles (característica que mejora su tracción en altas velocidades), captura sus presas, generalmente más pequeñas que este, a la carrera clavando sus garras en un costado de la parte trasera de las mismas y las empuja hacia atrás en una compleja y cuidadosamente coordinada maniobra. Esto causa que la presa pierda el balance y colapse (Schmieder, 2000). Una estrategia similar (enganchar, empujar y desbalancear), lógicamente dejando de lado la parte de la velocidad, podría esperarse para el *Thylacosmilus*, para luego retener con sus fuertes extremidades anteriores y asestar el "mordisco fatal" con los colmillos.

Teniendo en cuenta las proporciones húmero-metacarpo 3 (Fig. 21 B) y fémur-tibia (Fig. 25), se puede deducir que los miembros anteriores y posteriores estaban poco adaptados para la carrera. Dichas proporciones representan una condición extrema en relación a los ejemplares existentes relevados y totalmente opuesta, por ejemplo a la del chita o el lobo, organismos estos caracterizados por desplegar grandes velocidades durante la caza o de perseguir a su presa por largas distancias. Esto sugiere un tipo diferente de comportamiento de caza y el patrón utilizado estaría más relacionado a la capacidad que poseían estas formas de acechar y emboscar a sus víctimas (Fig. 31) (Palmqvist *et al.*, 2003), aunque no de manera exclusiva en todos los "dientes de sable", seguida de una corta pero fulminante carrera hasta entrar en contacto con ellas y someterlas.

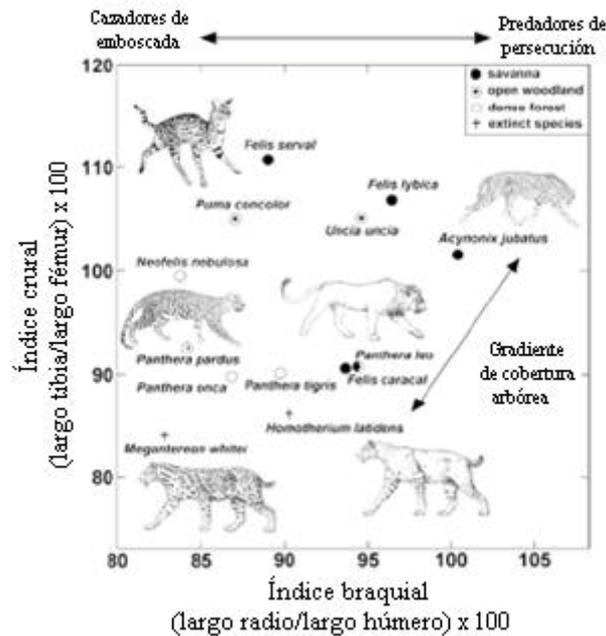


Figura 31: Relación existente entre las proporciones de las extremidades anteriores (índice braquial) y posteriores (índice crural) conforme al comportamiento de caza y a la preferencia de hábitat, distinguiéndose, incluso entre organismos “dientes de sable”, predadores de acecho/emboscada (*Megantereon*) y predadores de persecución (*Homotherium*). Modificado de Palmqvist *et al.*, 2003.

De hecho, el predear sobre grandes animales limita la posibilidad de adaptaciones morfológicas para la velocidad. En este sentido, se ha propuesto que para compensar esta aparente falta de velocidad así como para maximizar otros parámetros (eficiencia durante la caza, éxito reproductivo, defensa del territorio, entre otros) estos organismos, particularmente los placentarios, podrían haber mostrado algún tipo de comportamiento social, agrupándose en manadas (Gonyea, 1976; Akersten, 1985; Turner y Antón, 1997; en Schmieder, 2000). Si bien pareciera haber suficiente evidencia en el registro fósil que indicaría que estos organismos fueron sociales (por ejemplo el gran número de *Smilodon fatalis* encontrados en Rancho La Brea) (Carbone *et al.*, 2009; Van Valkenburgh *et al.*, 2009), no existe una unanimidad de opiniones y se pueden realizar variadas interpretaciones partiendo de este mismo contexto llegando a conclusiones opuestas (McCall *et al.*, 2003; Kiffner, 2009). Teniendo en cuenta que las proporciones corporales de *Smilodon* son similares a aquellas evidenciadas en félidos de ambientes altamente estructurados (bosques con densa vegetación) (Martin *et al.*, 2000; Wheeler y Jefferson, 2005), aunque no necesariamente serían exclusivos de este tipo de escenarios, se vería favorecida una vida solitaria en dicho tipo de condiciones o un comportamiento más social en áreas más abiertas (al igual que en *Panthera leo*) (Schmieder, 2000). Aún así, cabe destacar que, a excepción del león, todos los grandes félidos son típicamente cazadores solitarios, aunque también se sabe que pueden formar pequeños grupos durante períodos de tiempo particulares (según disponibilidad de alimento y competencia con otros predadores) (Schmieder, 2000; Kiffner, 2009; Van Valkenburgh *et al.*, 2009). Con respecto al *Thylacosmilus*, un comportamiento social que sugiera cooperación es desconocido, incluso en marsupiales modernos (Argot, 2004a).

Las colas (el extremo posterior del cuerpo de un animal constituido por las vértebras caudales, especialmente cuando estas forman un apéndice flexible y distinguible del torso) desempeñan diversas funciones (para el equilibrio, para mantener la temperatura corporal o como órgano prensil entre otros). Particularmente, sirven para el balance (a manera de contrapeso) cuando se necesita saltar o cambiar la dirección en animales que

cazan a máxima velocidad. Por el hecho de que la cola de *Smilodon* es corta, parece que estaban pobremente equipados para cualquiera de dichas tareas (Savage, 1977, van den Hoek Ostende *et al.*, 2006). Para el “sable” marsupial, por otra parte, se ha especulado que este parece haber tenido una cola razonablemente larga (Savage, 1977), probablemente deducida del hecho de que varios borhyaenidos presentan esta cualidad, aunque la función que esta cumplía en *Thylacosmilus* difiera de la de sus parientes. Teniendo en cuenta que la morfología del extremo proximal del fémur es similar a la de los osos, esto sugiere la posibilidad de una postura erecta/semibípida durante el ataque a grandes presas (Argot, 2004a), al menos por breves intervalos de tiempo. Entonces, no sería del todo irracional pensar que su cola, aparte de para el balance, podría haber sido utilizada como punto de apoyo para la distribución del peso corporal en esos momentos (de igual manera que en marsupiales del Género *Macropus*, los actuales canguros, los cuales poseen una cola larga y musculosa para mantener el equilibrio). Claro está que sin un registro fósil que respalde esta idea, la misma permanecerá en el terreno de la especulación.

El calcáneo es utilizado como un indicador del tipo de locomoción. En organismos dientes de sables es relativamente corto comparado con el del león, lo cual se relaciona con especies que muestran un patrón de locomoción plantígrado (van den Hoek Ostende *et al.*, 2006). Esto concuerda a grandes rasgos con los resultados obtenidos en este trabajo (Tabla 2, Fig. 24) y con los de otros investigadores (Argot, 2004b) por lo menos para el *Thylacosmilus*. Para *Smilodon*, sin embargo, este es de un tamaño similar o mayor que en los felinos actuales (Tabla 2; Schmieder, 2000), lo cual, por ende, se relaciona con un patrón mas digitígrado que plantígrado. Otra función del calcáneo sería la de lograr estabilidad cuando apoyaban sus patas traseras al luchar con una presa en el momento del ataque. Dichas patas estaban sujetas a grandes fuerzas laterales pero debía mantenerse firme en el suelo. Por ese motivo, sería ventajoso tener un poco de movilidad lateral adicional descartando así el riesgo de perder el balance si es que la pata fuera rígida. El acortamiento del calcáneo (conjuntamente con los metatarsos) estaría relacionado a solucionar la necesidad de estabilidad (Antón *et al.*, 2005).

Del análisis de los miembros anteriores y posteriores (esqueleto post-craneal) se puede concluir que los mismos son cortos y robustos tanto para *Smilodon* como para *Thylacosmilus*, comparándolos con aquellos de los felinos actuales y un cánido como el lobo. Una gran cantidad de autores consideran a *Smilodon* de tener una apariencia “tipo oso” debido a su plan corporal (Martín *et al.*, 2000; Wroe *et al.*, 2008). Esto incluye la tibia y metapodiales cortos en relación a los elementos proximales de sus extremidades posteriores, poderosos miembros anteriores, un acortamiento de las vértebras lumbares y una gran robustez de su cuerpo, de lo que se deduce que las fuerzas selectivas primarias que actuaron sobre la morfología post-craneal han sido dirigidas hacia la fortaleza y la estabilidad. Sin embargo, *Smilodon* retiene los procesos orientados antero-ventralmente de las vértebras lumbares (típico de los felinos), lo que le permite flexionar su columna durante el galope, brindándoles la posibilidad de una aceleración explosiva (mayor que la de los osos pero menor que felinos actuales) aunque energéticamente costosa (Wroe *et al.*, 2008). Por el otro lado, teniendo en cuenta la similitud en los resultados obtenidos en este trabajo al comparar a estos organismos, suposiciones de similares características pueden ser asignadas para el marsupial. Aparte de esto, el grupo hermano de todos los thilacosmilinos son los borhyaenidos, organismos “tipo perro” o incluso las formas más extremas de apariencia “tipo oso” (Marshall, 1976; Argot, 2004a). Además, si bien se desconoce el ancestro inmediato para *Thylacosmilus*, en todos los caracteres, a excepción de los caninos, se piensa que sería un borhyaenido normal (Savage, 1977).

Conclusiones y Perspectivas

Estos dos taxones filogenéticamente distantes entre sí (Fig. 32) representan un tipo especializado y robusto de organismos adaptados a preñar, *a priori*, sobre grandes animales. Por tal motivo, su plan corporal integraría eficientemente los caracteres post-craneales útiles de la forma “tipo oso” (que proporcionarían fortaleza y estabilidad) combinado con una más típica condición carnívora de la dentición “tipo felino” (para facilitar la caza de presas más grandes), determinando así un morfotipo hipercarnívoro inexistente en la fauna actual. Una desventaja potencial de esta híper-robusta morfología sería la de preñar sobre pequeños-medianos animales (Wroe *et al.*, 2008).

Aún así, estos ejemplares son dos variantes de las muchas que generó la evolución, teniendo en cuenta restricciones impuestas por sus respectivos linajes para hacer frente a similares condiciones o ambientes. La similitud entre ambos grupos de carnívoros es un claro ejemplo de convergencia evolutiva más que de relación filogenética.

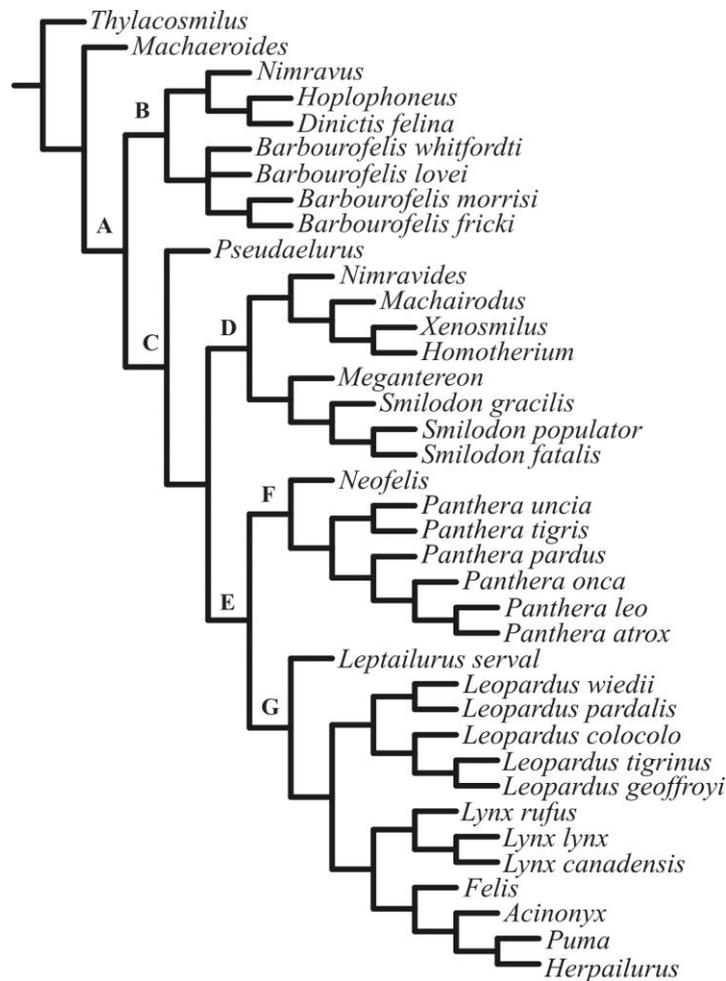


Figura 32: Árbol filogenético de los taxones relacionados en este trabajo. **A**, Carnívora; **B**, Nimravidae; **C**, Felidae; **D**, Machairodontinae; **E**, Felinae; **F**, “panterinos”; **G**, “pequeños félidos”. Modificado de Prevosti *et al.*, 2010.

La presente tesis, en conjunto con la bibliografía aquí utilizada, tiene el propósito de contribuir a un mayor entendimiento sobre el verdadero modo de vida que estos organismos podrían haber desplegado. Sin embargo, no implica un punto final en el estudio de este tipo de organismos, sino más bien es un intento de sentar las bases para futuras investigaciones.

Bibliografía

- Aljanati, D. J., Wolovelsky, E. 1995. Biología: la vida en la tierra. Una introducción al estudio de la ecosfera. Ediciones Colihue, Buenos Aires. 208pp.
- Álvarez-Valín, F. 2000. Evolución molecular: neutralismo y seleccionismo. Capítulo 12 de El Prisma de la Evolución. Editado por Altuna, C., Ubilla, M. Facultad de Ciencias, UdelaR. 16 pp.
- Akersten, W. A. 1985. Canine function in *Smilodon* (Mammalia; Felidae; Machairodontinae). Contributions in Science Natural History Museum, Los Angeles County. 356:1 – 22.
- Antón, M., García-Perea, R., Turner, A. 1998. Reconstructed facial appearance of the sabretoothed felid *Smilodon*. Zoological Journal of the Linnean Society. 124: 369–386.
- Antón, M., Galobart, Á. 1999. Neck Function and Predatory Behavior in the Scimitar Toothed Cat *Homotherium latidens* (OWEN). Journal of Vertebrate Paleontology. 19(4): 771-784.
- Antón, M., Salesa, M. J., Pastor, J. F., Sánchez, I. M., Fraile, S., Morales, J. 2004. Implications of the mastoid anatomy for larger extant felids for the evolution and predatory behaviour of sabretoothed cats (Mammalia, Carnivora, Felidae). Zoological Journal of the Linnean Society. 140: 207-221.
- Antón, M., Galobart, A., Turner, A. 2005. Co-existence of scimitar-toothed cats, lions and hominins in the European Pleistocene. Implications of the post-cranial anatomy of *Homotherium latidens* (Owen) for comparative palaeoecology. Quaternary Science Reviews. 24:1287-1301.
- Argot, C. 2004a. Evolution of South American mammalian predators (Borhyaenoidea): anatomical and palaeobiological implications. Zoological Journal of the Linnean Society, 140: 487-521.
- Argot, C. 2004b. Functional-adaptive features and palaeobiologic implications of the postcranial skeleton of the late Miocene sabretooth borhyaenoid *Thylacosmilus atrox* (Metatheria) (Abstract). Alcheringa. 28: 229-266.
- Bakker, R. T. 1998. Brontosaur killers: late Jurassic allosaurids as sabre-tooth cat analogues. G.A.I.A., 15: 145-158.
- Benton, M. J. 2005. The Mammals. Capítulo 10 (Pp. 288-362) en Vertebrate Paleontology. Blackwell Publishing, U. K. 455 pp.
- Bohlin, B. 1940. Food habits of the machaerodonts, with special regard to *Smilodon*. Bulletin of the Geological Institute, Upsala. 27: 156- 174.
- Bryant, H. N. 1988. Delayed eruption of the deciduous upper canine in the saber-toothed carnivore *Barbourofelis lovei* (Carnivora, Nimravidae). Journal of Vertebrate Paleontology. 8:295– 306.
- Bryant, H. N. 1990. Implications of the dental eruption sequence in *Barbourofelis* (Carnivora; Nimravidae) for the function of upper canines and the duration of parental care in sabertoothed carnivores. Journal of Zoology (London) 222:585–590.
- Bryant, H. N. 1996. Force generation by the jaw adductor musculature at different gapes in the Pleistocene saber-toothed felid *Smilodon*; in K.M. Steward and K.L. Seymour (eds.), Paleoecology and Paleoenvironments of Late Cenozoic Mammals. University of Toronto Press, Toronto, pp.283-299
- Carroll, R. L. 1988. Primitive Therian Mammals and Marsupials. Capítulo 19 (Pp. 425-442) en Vertebrate Paleontology and Evolution. W. H. Freeman and Company, New York. 698pp.

- Carbone, C., Maddox, T., Funston, P. J., Mills, M. G. L., Grether, G. F., Van Valkenburgh, B. 2009. Parallels between playbacks and Pleistocene tar seeps suggest sociality in an extinct sabretooth cat, *Smilodon*. *Biology Letters*. 5:81-85.
- Ceapoiu, N. 1988. Evoluția biologică. Microevoluția și macroevoluția, Editura Academiei RSR, București
- Cojocaru, I. 2006. Evolutionary convergence and its significances. *Analele Științifice ale Universității "AL. I. CUZA" Iași, s. Biologie animală*, Tom LII, 281-294.
- Cordeiro de Castro, M., Cardoso-Langer, M. 2008. *Revista Brasileira de Paleontologia*. 11(3): 199-206.
- Currie, A. M. 2010. The role of analogy in adaptive explanation. Thesis submitted to the Victoria University of Wellington in fulfilment of the requirements for the degree of Master of Arts in Philosophy. 189 pp.
- Christiansen, P., Harris, J. 2005. Body mass estimates for *Smilodon* species. *Journal of Vertebrate Paleontology Abstracts*. 25(3): 45A.
- Duckler, G. L. 1997. Parietal depressions in skulls of the extinct saber-toothed felid *Smilodon fatalis*: evidence of mechanical strain. *Journal of Vertebrate Paleontology*. 17: 600-609.
- Emerson, S. B., Radinsky, L. 1980. Functional analysis of sabertooth cranial morphology. *Paleobiology*. 6 (3): 295-312.
- Ercoli, M. D., Prevosti, F. J. 2009. Estimación del tamaño corporal de algunos Borhyaenoidea (Sparassodonta, Metatheria) a partir de análisis de morfometría geométrica. *Ameghiniana (Resúmenes)* 46 (4):75R.
- Feranec, R. S. 2004. Isotopic evidence of saber-tooth development, growth rate, and diet from the adult canine of *Smilodon fatalis* from Rancho La Brea. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 206:303-310.
- Firestone, R. B., West, A., Kennett, J. P., Becker, L., Bunch, T. E., Revay, Z. S., Schultz, P. H., Belgia, T., Kennett, D. J., Erlandson, J. M., Dickenson, O. J., Goodyear, A. C., Harris, R. S., Howard, G. A., Kloosterman, J. B., Lechler, P., Mayewski, P. A., Montgomery, J., Poreda, R., Darrah, T., Que Hee, S. S., Smith, A. R., Stich, A., Topping, W., Whittke, J. H., Wolbach, W. S. 2007. Evidence for an extraterrestrial impact 12.900 years ago that contributed to the megafaunal extinctions and the Younger Dryas cooler. *P.N.A.S.* 104 (41): 16016-16021.
- Forasiepi, A., Carlini, A. 2010. A new thylacosmilid (Mammalia, Metatheria, Sparassodonta) from the Miocene of Patagonia, Argentina. *Zootaxa* 2552: 55–68.
- Gingerich, P. D. 1977. Patterns of evolution in the mammalian fossil record. Capítulo 15 (Pp 469-500) en "Patterns of Evolution", Hallam, A. (ed.) Elsevier Scientific Publishing Company, Amsterdam.
- Gonyea, W. J. 1976. Behavioral implications of saber-toothed felid morphology. *Paleobiology*. 2:332–342.
- Gould, S. J. 1984. O grave, where is thy victory?. *Natural history*, in Hen's teeth and horse's toes, Norton, New York/London. 343-352.
- Guthrie, R. D. 2006. New carbon dates link climatic change with human colonization and Pleistocene extinctions. *Nature*. 441: 207-209.
- Janis, C. M., Scott, K. M., Jacobs, L. L. (Eds). 1998. *Evolution of Tertiary Mammals of North America: Volume 1, Terrestrial Carnivores, Ungulates, and Ungulate-like Mammals*. Cambridge University Press. Cambridge.
- Juliá, J. P., Richard, E., Pereira, J., Fracassi, N. 2000. Introducción a la biología, uso y estatus de los felinos de Argentina. *Reserva Experimental Horco Molle (REHM), Serie Apuntes N° 2: 95 pp.*

- Kardong, K. V. 2007a. El diseño biológico. Capítulo 4 (Pp. 125-157) en Vertebrados: anatomía comparada, función y evolución. McGraw-Hill-Interamericana. España. 782 pp.
- Kardong, K. V. 2007b. Sistema esquelético: el esqueleto apendicular. Capítulo 9 (Pp. 320-364) en Vertebrados: anatomía comparada, función y evolución. McGraw-Hill-Interamericana. España. 782 pp.
- Kardong, K. V. 2007c. El sistema digestivo. Capítulo 13 (Pp. 496-537) en Vertebrados: anatomía comparada, función y evolución. McGraw-Hill-Interamericana. España. 782 pp.
- Kiffner, C. 2009. Coincidence or evidence: was the sabretooth cat *Smilodon* social?. *Biology Letters*. 5:561-562.
- Kreitman, M., Akashi, H. 1995. Molecular evidence for natural selection. *Annual review of Ecology Systematic*. 26:403-422.
- Kurtén, B. 1952. The Chinese hipparion fauna. *Societas Scientiarum Fennica, Commentationes Biologicae*. 13: 1-82.
- Kurtén, B., Werdelin, L. 1990. Relationships between North and South American *Smilodon*. *Journal of Vertebrate Paleontology*. 10(2):158-169.
- Lessa, E. P., Van Valkenburgh, B., Fariña, R. A. 1997. Testing hypotheses of differential mammalian extinctions subsequent to the Great American Biotic Interchange. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 135: 157-162.
- MacPhee, R. D., Marx, P. 1997. The 40,000 year plague: Humans, hyperdisease, and first-contact extinctions. In Goodman, S. M., and Patterson, B. D. (eds.), *Natural Change and Human Impact in Madagascar*, Smithsonian Institution Press, Washington, DC, pp. 169-217.
- Marinelli, W. 1924. Untersuchungen über die Funktion des Gebisses der Entelodontiden. *Palaeontol. Zeitschr.* 6:25-41.
- Marinelli, W. 1938. Der Schadel von *Smilodon*, nach der funktion des Kieferapparates analysiert. *Palaeobiol.* 6:246-272.
- Marshall, L. G. 1976. Evolution of the Thylacosmilidae, extinct saber-tooth marsupials of South America. *Paleobios* 23: 1- 30.
- Marshall, L. G., Webb, S. D., Sepkoski, J. J., Raup, D. M. 1982. Mammalian evolution and the Great American Interchange. *Science*, 215:1351-1357.
- Marshall, L. G. 1988. Land mammals and the Great American Interchange. *American Scientist*. 76:380-8.
- Martin, L. D. 1980. Functional morphology and the evolution of cats. *Transactions of the Nebraska Academy of Sciences* 8: 141-154.
- Martin, L. D. 1989. Fossil history of the terrestrial Carnivora. In: Gittleman JL, ed. *Carnivore behaviour, ecology and evolution*. London: Chapman & Hall, 382-409.
- Martin, P. S., Klein, R. G. (eds) 1984. *Quaternary Extinctions, a Prehistoric Revolution*. University of Arizona Press, Tucson.
- Martin, L. D., Babiarez, J. P., Naples, V. L., Hearst, J. 2000. Three Ways to be a Saber-Toothed Cat. *Naturwissenschaften*. 87:41-44.
- Matthew, W. D. 1910. The phylogeny of the Felidae. *Bulletin of American Museum of Natural History*. 28: 289-316.
- Mayr, E. 2001. *What evolution is?* The Orion Publishing Group Ltd.
- McCall, S., Naples, V., Martin, L. 2003. Assessing behavior in extinct animals: was *Smilodon* social?. *Brain, Behavior and Evolution*. 61:159-164.
- McHenry, C. R., Wroe, S., Clausen, P. D., Moreno, K., Cunningham, E. 2007. Supermodeled sabercat, predatory behavior in *Smilodon fatalis* revealed by high-resolution 3D computer simulation. *PNAS*. 104 (41):16010-16015.

- Meachen-Samuels, J. A., Van Valkenburgh, B. 2010. Radiographs reveal exceptional forelimb strength in the sabertooth cat, *Smilodon fatalis*. PLoS ONE 5(7): e11412. 6 pp.
- Méndez-Alzola, R. 1941. El *Smilodon Bonaerensis* (Muñiz): estudio osteológico y osteométrico del gran tigre fósil de La Pampa comparado con otros félidos actuales y fósiles. En Anales del Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Buenos Aires. 40 (67):135-252.
- Merriam, J. C., Stock, C. 1932. The Felidae of Rancho La Brea. Carnegie Institution of Washington, DC Publications. 422: 1– 231.
- Miller, G. J. 1969. A new hypothesis to explain the method of food ingestion used by *Smilodon californicus* Bravard. Tebiwa. 12 (1): 9-19.
- Mones, A., Rinderknecht, A. 2004. Primer registro de Thylacosmilidae en el Uruguay (Mammalia: Marsupialia: Sparassodonta). Comunicaciones Paleontológicas Museo Nacional de Historia Natural y Antropología. 34 (2):193-200.
- Mosimann, J. E., Martin, P. S. 1975. Simulating overkill by paleoindians. American Scientist. 63:304–313
- Naples, V. L., Martin, L. D. 2000. Restoration of the superficial facial musculature in nimravids. Zoological Journal of the Linnean Society. 129:55-81.
- Palmqvist, P., Grocke, D. R., Arribas, A., Fariña, R. 2003. Paleoeological reconstruction of a lower Pleistocene large mammals community using biogeochemical and ecomorphological approaches. Paleobiology. 29:205-229.
- Patterson, B., Pascual, R. 1972. The fossil mammal fauna of South America. Evolution, mammals and southern continents. Keast, A., Erk, F.C., Glass, B. (Eds.). State University of New York Press, Albany. 247-309.
- Perea, D. 2003. Los Carnívoros (Carnivora) (Pp. 36-40) en Osteología comparada de los Mamíferos, Parte II: Fauna cuaternaria extinguida: huesos largos y esqueleto externo. Edición D.I.R.A.C. (Facultad de Ciencias, Universidad de la República), Montevideo, Uruguay. 88 pp.
- Prevosti, F. J., Vizcaíno, S. F. 2006. Paleocology of the large carnivore guild from the late Pleistocene of Argentina. Acta Palaeontologica Polonica. 51 (3): 407–422.
- Prevosti, F. J., Turazzini, G. F., Chemisquy, M. A. 2010. Morfología craneana en tigres dientes de sable: alometría, función y filogenia. Ameghiniana 47 (2): 239-256.
- Rawn-Schatzinger, V. 1983. Development and eruption sequence of deciduous and permanent teeth in the saber-tooth cat *Homotherium serum* Cope. Journal of Vertebrate Paleontology. 3:49– 57.
- Riggs, E. S. 1933. Preliminary description of a new marsupial sabertooth from the Pliocene of Argentina. Field Museum of Natural History, Geology Series. 6: 61 – 66.
- Riggs, E. S. 1934. A new Marsupial Saber-Tooth from the Pliocene of Argentina and its relationship to other South American predacious marsupials. Transactions of the American Philosophical Society, N. S. 24: 1–31.
- Rodrigues, P. H., Prevosti, F. J., Ferigolo, J., Ribeiro, A. M. 2004. Novos materiais de Carnivora para o Pleistoceno do Estado do Rio Grande do Sul, Brasil. Revista Brasileira de Paleontologia 7(1):77-86.
- Savage, R. J. G. 1977. Evolution in carnivorous mammals. Palaeontology. 20:237-271.
- Schmieder, J. U. 2000. Killing behavior in *Smilodon fatalis* (Mammalia, Carnivora, Felidae) based on functional anatomy and body proportions of the front- and hind limbs [dissertation]. Geologisches Institut der Eberhardt-Karls-Universität Tübingen. 83 p.
- Schultz, C. B., Schultz, M. R., Martin, L. D. 1970. A New Tribe of Sabertoothed Cats (Barbourofelini) from the Pliocene of North America. Bulletin of The University of Nebraska State Museum. 9 (1): 1-31.

- Schultz, C. B., Martin, L. D. 1970. Machairodont Cats from the Early Pleistocene. *Bulletin of the University of Nebraska State Museum*. 9 (2): 33-38.
- Simpson, G. G. 1941. The function of saber-like canines in carnivorous mammals. *American Museum of Natural History Novitates*. 1130:1-12.
- Simpson, G. G. 1950. History of the fauna of Latin America. *American Journal of Science*. 38:361-389.
- Simpson, G. G. 1980. *Splendid isolation: the curious history of South American mammals*. Yale University Press, New Haven, 266 pp.
- Stewart, C. B., Wilson, A. C. 1987. Sequence convergence and functional adaptation of stomach lysozymes from foregut fermenters. *Cold Spring Harbor Symposium of Quant. Biology*. 52:891-899.
- Stock, C. 1968. Rancho La Brea, A record of Pleistocene life in California. Los Angeles County Museum of Natural History. Science Series 20. Paleontology. 11: 1-81.
- Tejada-Flores, A. E., Shaw, C. A. 1984. Tooth replacement and skull growth in *Smilodon* from Rancho La Brea. *Journal of Vertebrate Paleontology* 4:114– 121.
- Therrien, F. 2005. Feeding behaviour and bite force of sabretoothed predators. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 145: 393–426.
- Torregrosa, V., Petrucci, M., Pérez-Claros, J. A., Palmqvist, P. 2010. Nasal aperture area and body mass in felids: Ecophysiological implications and paleobiological inferences. *Geobios* 43:653–661.
- Turnbull, W. D. 1976. Restoration of masticatory musculature of *Thylacosmilus*. In C. S. Churcher (Ed): *Athlon: Essays on Paleontology in Honour of Lorin Shano Russell*. Royal Ontario Museum, Life Sciences. Toronto: Miscellaneous Publication: 169-185.
- Turnbull, W. D. 1978. Another look at dental specializations in the extinct sabretoothed marsupial, *Thylacosmilus*, compared with its placental counterparts. In P. M. Butler and K. M. Joysey (Eds): *Development, Function and Evolution of Teeth*. London: Academic Press, pp. 399- 414.
- Turnbull, W. D., Segall, W. 1984. The ear region of the marsupial sabertooth, *Thylacosmilus*: influence of the sabertooth lifestyle upon it, and convergence with placental sabertooths. *Journal of Morphology*. 181: 239– 270.
- Turner, A., Antón, M. 1997. *The Big Cats and their Fossil Relatives: An Illustrated Guide to their Evolution and Natural History*. Columbia University Press. New York. 234 pp.
- van den Hoek Ostende, L. W., Morlo, M., Nagel, D. 2006. Majestic killers: the sabretoothed cats. *Geology Today*. 22(4):150-157.
- Van Valkenburgh, B., Jenkins, I. 2002. Evolutionary patterns in the history of Permo-Triassic and Cenozoic synapsid predators. *Paleontological Society Papers*. 8:267-288.
- Van Valkenburgh, B., Maddox, T., Funston, P. J., Mills, M. G. L., Grether, G. F., Carbone, C. 2009. Sociality in Rancho La Brea *Smilodon*: arguments favour 'evidence' over 'coincidence'. *Biology Letters*. 2 pps.
- Vizcaíno, S. F., Fariña, R. A., Zárate, M. A., Bargo, M. S., Schultz, P. 2004. Palaeoecological implications of the mid-Pliocene faunal turnover in the Pampean Region (Argentina). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 213:101-113.
- Warren, J. C. 1853. Remarks on *Felis Smilodon*. *Proceedings of the Boston Society of Natural History*. 4: 256-258.
- Weber, M. 1904. *Die Säugetiere*. Jena. 898 pp.
- Wheeler, H. T., Jefferson, G. 2005. Tabulation and significance of limb proportions of *Panthera atrox* from the Late Pleistocene of North America. *Journal of Vertebrate Paleontology Abstracts*. 25(3):129A-130A.

- Wroe, S., Argot, C., Dickman, C. 2004. On the rarity of big fierce carnivores and primacy of isolation and area: tracking large mammalian carnivore diversity on two isolated continents. *Proceedings of the Royal Society London B*. 271:1203-1211.
- Wroe, S., McHenry, C., Thomason, J. 2005. Bite club: comparative bite force in big biting mammals and the prediction of predatory behavior in fossil taxa. *Proceedings of the Royal Society B*. 272: 619-625.
- Wroe, S., Lowry, M. B., Antón, M. 2008. How to build a mammalian super-predator. *Zoology*. 111:196–203.
- Zetti, J. 1972. Los mamíferos fósiles de edad Huayqueriense (Plioceno Medio) de la Región Pampeana. Tesis doctoral inédita. Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional, La Plata, Argentina.