

Universidad de la República, Facultad de Ciencias

Programa de Desarrollo de las Ciencias Básicas (PEDECIBA)

Área Biología, Sub-área Zoología

Tesis de Maestría

**Actualización del conocimiento de los mamíferos
carnívoros terrestres fósiles del Cenozoico de Uruguay**

Lic. Aldo Manzuetti

Orientador
Dr. Daniel Perea

Tribunal
Dr. Martín Ubilla
Dr. Washington Jones
Dra. Susana González

Montevideo

Octubre 2017



Imagen de portada

“Tótem Carnivora”, figura original cortesía de Felipe Montenegro

[2]

Para vos...
porque hace ya mucho tiempo, demasiado que ya perdí la cuenta, estás conmigo...
porque has sido artífice de mis más grandes alegrías y también de las otras...
porque me enseñaste que llorar, si lloramos juntos, también es de hombres...
porque me mostraste una y otra vez que hasta el último minuto siempre se puede
y que nunca, nunca hay que bajar los brazos...
porque cuando te caes te volvés a levantar... y con más fuerza todavía...
porque nos bancamos en las buenas... y en las malas... en las malas mucho más...
porque formás una parte importante de mi vida...
sí, para vos...

SALÚ GLORIOSO PEÑAROL!!!

“Serás eterno como el tiempo y florecerás en cada primavera”

“Nada tenemos que esperar sino de nosotros mismos”

José Gervasio Artigas

Agradecimientos

A mi familia por todo el apoyo incondicional, si bien el camino fue menos tortuoso que el transitado durante la licenciatura, supieron bancar la cabeza cuando fue necesario.

A Daniel Perea, por todas las oportunidades brindadas, la paciencia, la guía y, por sobre todas las cosas, por dejarme ser. También por haber financiado varias de las salidas de campo con proyectos bajo su responsabilidad.

Al tribunal, Susana González, Washington Jones y Martín Ubilla, por haber aceptado integrarlo, por el compromiso y las sugerencias que sirvieron para mejorar el manuscrito original de esta tesis.

A todos los responsables/encargados de las colecciones institucionales y/o museos visitados: Alejandra Rojas (FC-DPV), Andrés Rinderknecht (MNHN-P y CAR), Jorge Frogoni (MLR), Jorge Da Silva (MGT), Andrés Leal (MBR), Gerardo Cantou y Jorge Gallas (MCP). Especialmente agradecer también a todos aquellos colectores particulares: flia. Brum-Martínez (CBM), Carlos Larrama (CCL) y Gonzalo Fierro (CGF), por su amabilidad y buena disposición en permitirme estudiar sus materiales. De estos últimos, me es imperioso destacar la persona de Carlos Larrama, quien no solo colectó sino que también donó a la colección de Facultad el ejemplar de *Dusicyon avus* estudiado en esta tesis (FC-DPV 2936), más allá de la hospitalidad y la buena onda manifiesta en las varias instancias de consulta en su casa.

A Enrique González (MNHN) y Melitta Meneghel (ZVC-M), encargados de las colecciones mastozoológicas correspondientes que brindaron importante insumo de materiales comparativos. También vaya mi agradecimiento para Ernesto Elgue (ZVC-M), quien fue el que en cada instancia de relevamiento en dicha colección tuvo el tiempo y la paciencia de facilitarme los materiales.

A todos los paleos que he ido conociendo a lo largo del camino, por los comentarios y sugerencias que tuvieron real impacto en etapas tempranas de esta tesis o simplemente por el apoyo y las palabras de aliento, **Mil Gracias por Todo!**: Sergio, Ale, Graciela, Gloria, Martín, Daniel, las autodenominadas ofidias (Fer, Andreita y Vale), Mariano, Felipe, Pablo, el Guille, Elizabeth Morosi, Checho Batista, Andrés R., Matías, Mariana. De ellos, Felipe Montenegro brindó los datos del material MAB 1704 y Pablo Toriño útiles opiniones sobre los análisis multivariados.

A los que participaron en las instancias de campo de manera totalmente desinteresada, a los ya mencionados Martín, Daniel, Andreita, Mariano, Felipe, Pablo, el Guille, Checho Batista, Andrés R., hacerles extensivo mi agradecimiento a Elizabeth Núñez, Lucía Vivanco, Sebastián Pérez y Ana Clara Badín.

A Bruno Mozzo, Carbonero de ley y principalmente gran amigo, a quien por despiste omití de los agradecimientos cuando mi licenciatura, pero rectifico en esta oportunidad. Por esas idas a la rambla, por su mirada siempre objetiva en temas de paleo así como por hacer las veces de “psicólogo” en asuntos de facultad como de la vida en general.

A la ANII (Agencia Nacional de Investigación e Innovación) por la financiación a través de su programa de becas de posgrado nacionales (POS_NAC_2014_1_102656). También al Programa de Desarrollo de las Ciencias Básicas (PEDECIBA), área Biología, en el cual se enmarca este posgrado.

Y por último, pero no por eso menos importante, al Glorioso Peñarol... porque el sueño de la sexta está más vivo que nunca...

Índice

Resumen	10
Introducción	12
Marco teórico-conceptual.....	12
Mamíferos carnívoros terrestres en Sudamérica.....	14
Mamíferos carnívoros terrestres en Uruguay.....	18
Objetivos	23
Objetivo general.....	23
Objetivos específicos.....	23
Hipótesis de trabajo	23
Metodología	24
Estrategia de investigación.....	24
Abreviaturas institucionales.....	25
Lista de materiales estudiados/ Otros materiales.....	26
Análisis de los datos.....	26
Mediciones.....	26
Cráneo.....	26
Puntos craneométricos.....	27
Mandíbula.....	27
Series dentarias.....	28
Piezas dentales individuales.....	28
Esqueleto post-craneal.....	29
Estimación de parámetros paleobiológicos.....	31
Masa corporal.....	32
Presa potencial.....	32
Análisis multivariados.....	33
Análisis paleofaunísticos.....	34
Resultados	35
Materiales asignados a Felidae.....	35

<i>Puma concolor</i> Linnaeus, 1771	35
<i>Panthera onca</i> (Linnaeus, 1758).....	39
<i>Smilodon populator</i> Lund, 1842.....	47
<i>Smilodon fatalis</i> Leidy, 1868.....	50
<i>Leopardus pardalis</i> Linnaeus, 1758	55
Materiales asignados a Canidae.....	59
<i>Cerdocyon thous</i> Linnaeus, 1766.....	59
<i>Lycalopex culpaeus</i> (Molina, 1782).....	62
<i>Lycalopex gymnocercus</i> (Fischer, 1814).....	63
<i>Dusicyon avus</i> (Burmeister, 1866).....	66
<i>Canis</i> Linnaeus, 1758.....	67
Materiales asignados a Ursidae.....	69
<i>Arctotherium</i> Burmeister, 1879.....	69
<i>Arctotherium tarijense</i> Ameghino, 1902.....	72
Materiales asignados a Mustelidae.....	73
<i>Lontra</i> Gray, 1843.....	73
<i>Lontra longicaudis</i> (Olfers, 1818).....	74
Materiales asignados a Didelphidae.....	75
<i>Didelphis</i> Linnaeus, 1758.....	75
Otros materiales.....	77
<i>Proborhyaena</i> cf. <i>gigantea</i> (MNHN-DP N° 720).....	77
Thylacosmilidae indet. (MNHNA 1636 (LRC 329)).....	78
cf. <i>Xenosmilus</i> sp. (MNHNA Col. F. Oliveras 31561).....	78
<i>Protocyon troglodytes</i> (MACNU-95).....	78
Algunas consideraciones.....	79
Ensamble paleofaunístico de mamíferos carnívoros.....	80
Discusión.....	83
Mamíferos carnívoros del Terciario.....	83
Dinámica esparasodontes- placentarios carnívoros.....	86
Mamíferos carnívoros del Cuaternario: félidos y cánidos.....	91
Úrsidos, mustélidos y didélfidos.....	108
Diversidad de carnívoros e inferencias paleoambientales.....	114
El caso de los cánidos y félidos.....	116
Conformación actual de la fauna carnívora.....	117

Conclusiones y perspectivas	119
Referencias bibliográficas	121
Anexos	145
Anexo 1.....	145
Anexo 2.....	173
Anexo 3.....	186
Anexo 4.....	235

Resumen

En los ecosistemas, tanto actuales como pasados, los mamíferos carnívoros tienen un rol clave en el mantenimiento natural de la biodiversidad; cuya función se enfoca en el control de las poblaciones presa y también de otros mamíferos carnívoros, logrando con ello la estabilización de la estructura trófica en estos ambientes.

Nuestro país, a pesar de su escasa extensión geográfica, posee buenos materiales fósiles de este tipo de mamíferos. Su registro abarca los últimos 25 millones de años, desde fines del Oligoceno hasta comienzos del Holoceno temprano (aproximadamente unos 10.000 años atrás). Estos se encuentran distribuidos en diversas formaciones geológicas a lo largo y ancho del territorio nacional (formaciones Fray Bentos, Camacho, Raigón, Libertad, Dolores y Sopas). Los grupos representados comprenden una gran variedad de organismos, entre ellos los marsupiales autóctonos sudamericanos así como también placentarios, de los cuales se destacan los grandes félidos, úrsidos y cánidos entre otros.

El objetivo principal de este trabajo es realizar una revisión y actualización del conocimiento de los mamíferos carnívoros terrestres extintos del territorio uruguayo, mediante múltiples enfoques (bioestratigráficos, sistemáticos, morfológicos), así como también estudiar sus patrones de distribución temporal, afinidad de faunas y diversos aspectos relacionados a su paleoecología.

A tales efectos, se realizó una minuciosa recopilación bibliográfica, un relevamiento de museos y colecciones, principalmente de la ciudad de Montevideo (Colección de Vertebrados Fósiles de Facultad de Ciencias (UdelaR) y Colección del Museo Nacional de Historia Natural (MNHN)) y una serie de salidas de campo a determinados yacimientos clave.

En este sentido, se constata la relativa baja diversidad de metaterios carnívoros durante el Terciario, la cual podría estar relacionada con algún tipo de sesgo de registro. A su vez, se reportan las primeras evidencias de la presencia de, por ejemplo, *Smilodon fatalis*, *Cerdocyon thous* y de *Lycalopex culpaeus* (aff. *L. culpaeus*) en el Pleistoceno tardío del país; también se corrobora la presencia de *Didelphis* sp. y de *Leopardus pardalis* (o formas afines a este último) para ese mismo

lapso temporal. Para el Holoceno se destaca el registro tentativamente asignado a *Canis* sp. (cf. *Canis* sp.) en la Formación Villa Soriano, lo que constituye el primer registro fósil de un mamífero carnívoro para la unidad.

Se pudo actualizar la lista taxonómica para las unidades cuaternarias continentales, con la presencia de las nombradas especies novedosas geográfica y estratigráficamente, *S. fatalis* y *C. thous* para la Formación Sopas, *Panthera onca* y *S. fatalis* para la Formación Libertad y *C. thous*, *L. culpaeus*, *Dusicyon avus*, *Lontra* sp. y *S. fatalis* para la Formación Dolores.

De estas unidades, la Formación Sopas continua siendo la más diversa pasando de 10 a 12 especies, seguida de la Formación Dolores de 3 a 8 especies y la Formación Libertad de 2 a 4 especies. Para estas últimas dos, en base a estos nuevos registros, se confirman o sugieren nuevas condiciones ambientales. Por último, la particular ausencia de cánidos en la Formación Libertad podría estar relacionada con el tipo de fauna herbívora allí registrada (en general, de gran porte) más que con el ambiente o un sesgo en el registro fósil.

Los nuevos hallazgos aquí reportados tienden a completar y complementar la comunidad de organismos ya conocidos para cada lapso temporal, todo esto con la finalidad de intentar comprender mejor los ecosistemas del pasado de Uruguay.

Introducción

Marco teórico-conceptual

La característica principal que determina que un mamífero pueda ser considerado como carnívoro es que su dieta incluya una proporción sustancial de vertebrados¹ (ver Savage, 1977). A tales efectos, este tipo de organismos presentarán una serie de adaptaciones anatómicas para dichos fines, tanto de sus elementos cráneo-mandibulares como post-craneales. Sobre esto último, se destaca la llamada dentición carnífera (Fig. 1). Esta suele verse reflejada en caninos muy desarrollados, premolares y molares de puntas comprimidas y cortantes que están adaptados para cortar y triturar (Savage, 1977; Pérez Irineo, 2008). Por ejemplo, en el Orden Carnivora, el último premolar superior y el primer molar inferior (PM4/m1 respectivamente) se encuentran, en general, más especializados que el resto de los elementos dentales (la denominada “muela carnífera”)², con una función netamente cortante al ocluir entre sí a modo de cuchillas (entre otros Savage, 1977; Van Valkenburgh, 2007; Garrido y Arribas, 2008). Serán estas adaptaciones de tipo dentaria las cuales determinarán el grado de carnivoría del organismo (o sea, a que nivel su alimentación está compuesta en mayor o menor medida por vertebrados). En este sentido, se distinguen tres categorías básicas de carnívoro: hipercarnívoro (la dentición se simplifica a fin de incrementar la superficie cortante de las muelas carníferas, la dieta está compuesta por encima del 70% de vertebrados), hipocarnívoro (las muelas carníferas se acortan, se agranda el área de molienda de estas y aumentan en complejidad, la dieta se compone hasta un 30% en base a vertebrados) y mesocarnívoro (dentición sin ninguna de las tendencias antes mencionadas la cual se infiere como una condición ancestral, la dieta consta de entre 50-70% de vertebrados) (Van Valkenburgh, 2007; Tedford *et al.*, 2009; ver también Savage, 1977).

¹ En este caso no interesa la estrategia utilizada para conseguir el alimento, o sea si el carnívoro participó activamente (predación) o no (carroñeo) en la obtención del mismo, solo implica que dicho alimento debe ser un vertebrado (ver Savage, 1977).

² El número de dientes carníferos varía según el grupo, de 3 pares en muchos marsupiales (M1-M3/m2-m4), a 2 pares en muchos carnívoros placentarios del Orden Creodonta (M1-M2/m3-m4), a 1 par en placentarios del Orden Carnivora, como ya fuera referido (PM4/m1). Sin embargo, cuando hay varios pares involucrados, la acción carnífera no se distribuye de manera pareja entre estos y un par tiende a ser dominante, generalmente el más posterior (Savage, 1977; ver también Werdelin, 1987; Prevosti *et al.*, 2013a).

Otras adaptaciones a destacar en los mamíferos son un agudo sentido de visión, audición y olfato, todas estas útiles para poder rastrear a la presa antes de que la presa pueda ubicar al predador (Savage, 1977 y literatura allí citada).

En los ecosistemas, tanto actuales como pasados, los mamíferos carnívoros, por ser los organismos tope en cualquier cadena alimenticia, tienen un rol clave en el mantenimiento natural de la biodiversidad. Esta función se enfoca en el control de las poblaciones presa y de otros mamíferos carnívoros, logrando con ello mantener y estabilizar la estructura trófica en estos ambientes (Van Valkenburgh, 2007; Pérez Irineo, 2008; Cione *et al.*, 2009; Rumiz, 2010; Prevosti y Pereira, 2014).

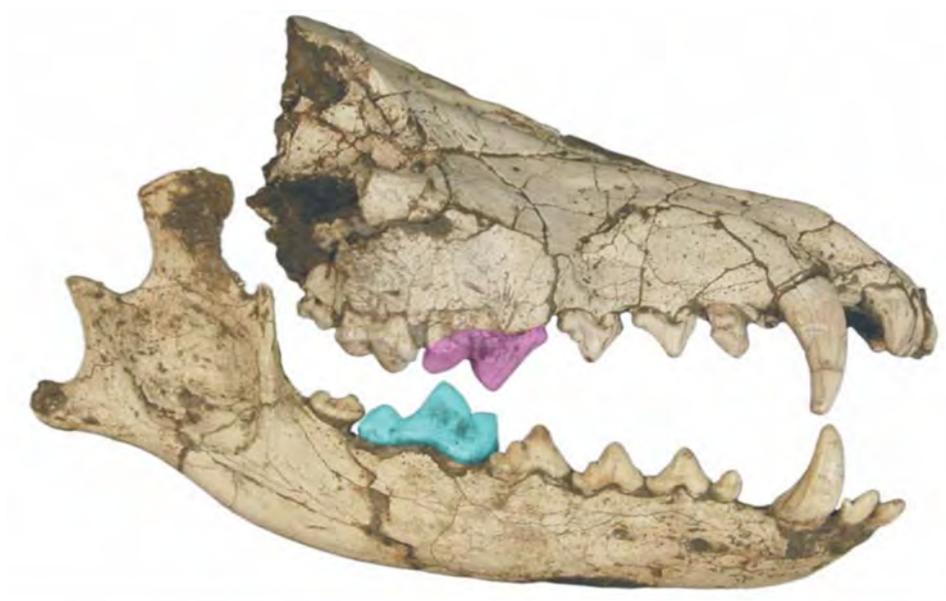


Figura 1: Fragmento de cráneo y mandíbula de un cánido. En color se señalan las muelas carnívoras: PM4 (rosado) y m1 (celeste). Modificado de Garrido y Arribas, 2008.

La capacidad de predación dentro del linaje “mamaliano” (clado Synapsida) es tan antigua como el linaje en sí. Este se remonta al Carbonífero tardío-Pérmico, con los pelicosaurios, pasando por los terápsidos (Pérmico tardío-Triásico tardío) y llegando hasta los mamíferos³ propiamente dichos (Triásico tardío-actualidad). De los aproximadamente 300 millones de años (m.a.) que lleva este

³ Los mamíferos presentan innovaciones anatómicas que los diferencian de otros grupos de vertebrados, por ejemplo el desarrollo de una cubierta pilosa y la producción de leche para alimentar a las crías. A nivel osteológico, se caracterizan por poseer una articulación entre cráneo y mandíbula, formada principalmente por el hueso escamoso y por el hueso dentario (único componente de la mandíbula), a diferencia de los terápsidos donde predomina o es única la articulación entre los huesos cuadrado en el cráneo y articular en la mandíbula. En los mamíferos, estos huesos forman parte del oído medio, siendo el yunque derivado del cuadrado y el martillo derivado del articular (entre otros Perea, 2003; Canto *et al.*, 2010; Perea *et al.*, 2011).

linaje sobre la faz del planeta, se pueden identificar dos grandes períodos de diversificación, separados por un lapso de tiempo de alrededor de unos 150 m.a. En una primera etapa (Carbonífero tardío-Triásico medio) los grandes carnívoros terrestres fueron sinápsidos no-mamalianos. Estos incluyen ya en el Pérmico temprano al esfenocodonto *Dimetrodon*, entre otros (*Ophiacodon* y posiblemente también *Secodontosaurus*). Esta primer etapa continua con los terápsidos (ancestros más inmediatos de los mamíferos), como lo fueron los dinocefalios (Pérmico medio-tardío, 275-260 m.a. atrás), los gorgonópsidos (Pérmico tardío, 260-250 m.a. atrás), los terocefalidos (Pérmico tardío, 265-250 m.a. atrás) y los cinodontos (Permo-Triásico, 255-225 m.a. atrás), particularmente el grupo a partir del cual se desarrollarían los mamíferos. Luego del auge y extinción de los dinosaurios no avianos⁴, la segunda etapa de diversificación que experimentan los representantes de esta línea evolutiva como los grandes carnívoros terrestres comienza hace unos 65 m.a., y se extiende hasta el presente, estando ligada al desarrollo de los mamíferos en cuestión (Van Valkenburgh y Jenkins, 2002).

Mamíferos carnívoros terrestres en Sudamérica

Actualmente, cerca de la mitad de los ejemplares (alrededor del 44% de las familias y del 54% de los géneros) que integran la comunidad de mamíferos terrestres sudamericanos derivan de grupos de organismos norteamericanos que ingresaron en estos últimos 3 m.a. (Marshall, 1988; Benton, 2006). En América del Sur hay aproximadamente unas 46 especies de mamíferos carnívoros (Prevosti y Soibelzon, 2012; Prevosti *et al.*, 2013a, b). Los félicos, cánidos, úrsidos, prociónidos y mustélidos son entonces descendientes de las especies que ingresaron durante ese lapso de tiempo referido (Prevosti *et al.*, 2013b).

⁴ En la actualidad está aceptado de manera casi unánime de que las aves descienden de la línea evolutiva del grupo de los dinosaurios terópodos del linaje de los raptores. Sin embargo, y por motivos de practicidad, en la comunidad científica se acuñaron los términos “dinosaurios avianos” (para hacer referencia de manera exclusiva a las aves) y “dinosaurios no avianos” (todos los miembros de Dinosauria exceptuando a las aves) (Apesteguía y Ares, 2010a, b).

Aunque esta conformación faunística no siempre fue así. En un pasado bastante remoto, la configuración de los continentes no era la misma que podemos reconocer en nuestros días. Para aquel entonces, el llamado supercontinente Pangea ya tenía mucho de haberse fraccionado en dos grandes masas continentales, Laurasia al norte y Gondwana al sur. Fue a partir de este último, que se siguió dividiendo en fragmentos más pequeños, del cual deriva, entre otros, Sudamérica en cuestión. Durante prácticamente más de 45 m.a., desde el Eoceno muy tardío y hasta el límite Plioceno-Pleistoceno, América del Sur conformó lo que se denomina un “continente isla” separado de las otras masas continentales (una Australia de la actualidad, por así decirlo) (Benton, 2006; Ubilla *et al.*, 2011; Prevosti *et al.*, 2013b). Fue en este entorno de aislamiento geográfico⁵ en el cual se desarrolló una amplia gama de mamíferos. Entre estos se pueden mencionar ungulados nativos, xenartros y diversos metaterios (marsupiales y grupos afines). Estos últimos, los metaterios, ocuparon básicamente el nicho ecológico de pequeños herbívoros y medianos a grandes carnívoros. Entre ellos, fueron los esparasodontes (Mammalia, Metatheria, Sparassodonta) los que se especializaron en una dieta carnífera. Registrados exclusivamente en América del Sur durante casi 55 m.a., desde el Paleoceno hasta el Plioceno, los representantes de este orden de mamíferos fueron un componente típico de la fauna autóctona sudamericana (Fig. 2). Tradicionalmente, se han reconocido seis familias y dos subfamilias: Mayulestidae, Hathliacynidae, Hondadelphidae, Proborhyaenidae, Borhyaenidae, incluyendo Borhyaeninae y Prothylacyninae; y Thylacosmilidae. Sin embargo, lejos de resolverse, esta propuesta sistemática se encuentra sujeta a constantes y reiteradas actualizaciones (Babot y Forasiepi, 2016 y bibliografía allí citada). Entre estos carnívoros se destacan morfotipos y tamaños diversos, desde animales pequeños similares a una zarigüeya (como *Sipalocyon gracilis*) hasta formas de gran tamaño, similares a un lobo (como *Prothylacynus*

⁵ Si bien Sudamérica permaneció aislada hasta la formación del Istmo de Panamá, hubo episodios ocasionales en los que nuevos grupos de mamíferos ingresaron al continente, son los llamados “antiguos inmigrantes” (roedores caviomorfos y monos platinos). Dicho ingreso se produjo entre el Eoceno y el Oligoceno, mediante “islas flotantes”, de posible origen africano (entre otros Ubilla *et al.*, 2011) o incluso norteamericano (Marshall, 1988). También están los “saltadores de islas”. Ejemplo de esto, entre otros, fueron los carnívoros prociónidos. Sin embargo, la composición faunística no se vio alterada de manera decisiva por la entrada de estos animales durante dichos eventos sino hasta la unión física entre ambas Américas (Marshall, 1988; Ubilla *et al.*, 2011).

patagonicus), un oso (como *Arctodictis munizi*) y otros con morfologías inexistentes en los ecosistemas actuales, como el dientes de sable marsupial (*Thylacosmilus atrox*) (Forasiepi, 2005; Prevosti *et al.*, 2013a, b; Babot y Forasiepi, 2016).



Figura 2: Mapa de la distribución espacial de Sparassodonta en Sudamérica. Modificado de Babot y Forasiepi, 2016.

Con el comienzo del surgimiento del Istmo de Panamá, hace 5 a 4.7 m.a. atrás, se dio inicio a una serie de eventos de gran importancia. Entre ellos empiezan los ciclos glaciares-interglaciares y se crea un puente de tierra definitivo que unió a la fauna de América del Norte y América del Sur, terminando así con el aislamiento de esta última. Este puente de tierra funcionó como un sistema de dispersión de especies ecológicamente selectivo, permitiendo posteriormente el Gran Intercambio Biótico Americano (G.I.B.A.) hace alrededor de 3 m.a. atrás (Benton, 2006; Molina, 2009; Ubilla *et al.*, 2011; Prevosti *et al.*, 2013a, b). Este proceso fue bidireccional, es decir, el flujo de migrantes se dio tanto de norte a sur como de sur a norte (Hoffstetter, 1981; Alcaraz y Francia, 2013), según las condiciones ambientales imperantes en el momento del mismo (Woodburne, 2010).

La mayor parte de los carnívoros placentarios terrestres (Mammalia, Eutheria, Carnivora) arribaron a América del Sur durante el G.I.B.A⁶. Su ingreso se produjo en forma de pulsos de dispersión, principalmente en 2 etapas según se observa en el registro fósil. Durante el Plioceno tardío (2.9-2.6 m. a.) se registran los primeros cánidos y mustélidos (pequeños zorros y hurones respectivamente). En el Pleistoceno temprano el resto de los grupos taxonómicos (como los úrsidos, los félicos, los zorrinos, otros prociónidos y los grandes cánidos) (Fig. 3). También se registran ingresos de carnívoros placentarios terrestres durante el Pleistoceno medio y tardío, pero en menor magnitud que los mencionados (Woodburne, 2010). Una vez en América del Sur se produjo una radiación adaptativa en los clados inmigrantes, sumado esto a algunas extinciones (por ejemplo la de fines del Pleistoceno y comienzos del Holoceno), que dieron origen a las diversas especies nativas que habitan el continente (Forasiepi, 2005; Soibelzon y Prevosti, 2007; Prevosti *et al.*, 2013a, b).



Figura 3: Diversidad de carnívoros en el Pleistoceno tardío sudamericano. En el centro dos tigres diente de sable (*S. populator*), más arriba un oso de rostro corto (*A. tarijense*) y una jauría de *P. troglodytes*. En el ángulo inferior derecho, un jaguar (*P. onca*), un hurón (*G. vitatta*, ángulo inferior izquierdo) y descendiendo por el tronco de un árbol un coati (*N. nasua*). Más lejos (sobre el ángulo superior izquierdo) un zorro (*L. gymnocercus*). Modificado de Soibelzon y Prevosti, 2007.

⁶ Los Procyonidae (mapaches y coatíes) se registran desde el Mioceno tardío (7-8 m. a.), los cuales debieron haber ingresado al continente por un corredor de islas en el Caribe, que constituyen las etapas iniciales de la formación del Istmo de Panamá. Estas islas acortaron la distancia geográfica entre los citados continentes pero sin todavía unirlos físicamente (Marshall, 1988; Woodburne, 2010; Ubilla *et al.*, 2011).

Mamíferos carnívoros terrestres en Uruguay

Según las publicaciones científicas especializadas, los grupos de organismos de dieta carnívora, o con una cierta tendencia a ella, representados en Uruguay (listados, referenciados o debidamente estudiados), comprenden una gran variedad de especímenes.

Entre ellos se encuentran tanto los metaterios autóctonos sudamericanos (proborhiaénidos y tilacoscímidos) (Mones y Ubilla, 1978; Mones y Rinderknecht, 2004a, respectivamente), como los marsupiales propiamente dichos (Berro, 1929; Ubilla y Martínez, 2016).

También están los placentarios, de los cuales se destacan los félicos (Berro, 1929; Mones y Francis, 1973; Ubilla, 1996; Mones y Rinderknecht, 2004b; Ubilla, 2004; Ubilla *et al.*, 2004; Ubilla *et al.*, 2009a; Perea *et al.*, 2011; Ubilla *et al.*, 2011; Montenegro *et al.*, 2012; Ubilla y Martínez, 2016; Ubilla *et al.*, 2017 entre otros), úrsidos (Berro, 1929; Mones y Francis, 1973; Perea y Ubilla, 1983; Ubilla, 1996; Soibelzon, 2002; Ubilla, 2004; Ubilla *et al.*, 2004; Corona *et al.*, 2012; Ubilla *et al.*, 2017 entre otros), cánidos (Berro, 1929; Mones y Francis, 1973; Ubilla, 1996; Ubilla, 2004; Ubilla *et al.*, 2004; Prevosti *et al.*, 2009a; Ubilla *et al.*, 2011; Ubilla y Martínez, 2016; Ubilla *et al.*, 2017 entre otros), mustélidos (Ubilla, 1996; Ubilla, 2004; Ubilla *et al.*, 2004; Ubilla *et al.*, 2011; Ubilla y Martínez, 2016 entre otros) y prociónidos (Berro, 1929).

A continuación se detallan, de manera resumida, los principales caracteres osteológicos y dentarios utilizados para su identificación y clasificación taxonómica.

Clase **Mammalia** Linnaeus, 1758
Subclase **Theria** Parker y Haswell, 1897

Infraclase **Metatheria** Huxley, 1880

Orden **Sparassodonta** Ameghino, 1894

Familia **Proborhyaenidae** Ameghino, 1897

Tamaño grande. Cráneo grande y macizo. Mandíbula robusta. Caninos sin esmalte dental, con surcos y generalmente con raíces abiertas en adultos. Premolares y molares aumentan su tamaño posteriormente. Molares especializados en consumo de carne. Molares superiores con protocono

virtualmente ausente. El paracono y metacono forman una cresta cortante continua. En los molares inferiores el paracónido y el protocónido están alineados y forman una gran hoja sectorial. El metacónido y el talónido están reducidos (Zimicz, 2012).

Familia **Thylacosmilidae** Riggs, 1933

Tamaño grande. Región facial masiva y caja craneana corta. Caninos superiores hipertrofiados, de crecimiento continuo. Presencia de flanco óseo desarrollado en la mandíbula. Hueso maxilar muy expandido. Condilos occipitales fuertemente proyectados. Bulla auditiva presente y moderadamente inflada. Molares inferiores angostos transversalmente, con las cúspides del paracónido, protocónido y talónido casi alineadas anteroposteriormente. Ausencia de metacónido. Mano digitígrada, pie plantígrado (Marshall, 1976).

Orden **Didelphimorphia** Gill, 1872

Familia **Didelphidae** Gray, 1821

Tamaño pequeño. Caja craneana reducida. Dentadura típicamente carnívora, incisivos reducidos, caninos bien desarrollados, premolares simples, cortantes y obtusos, molares superiores con cíngulo externo elevado a nivel de la superficie triturante de la corona, provistos de denticulos marginales bien definidos. Trígono completo, hipocono y entocono ausentes. Molares inferiores con trígono completo, generalmente más alto que el talónido. Extremidades pentadáctilas, pulgar del pie oponible y sin uña, cola prensil (Perea, 1996; Pasquali y Tonni, 2004; Canto *et al.*, 2010).

Infraclasse **Eutheria** Huxley, 1880

Orden **Carnivora** Bowdich, 1821

Suborden **Feliformia** Kretzoi, 1945

Familia **Felidae** Fischer de Waldheim, 1817

Tamaño pequeño a grande. Cráneo redondeado con arcos cigomáticos fuertes, rostro corto. Bullas timpánicas globosas, internamente divididas por un septo. Dentición cortante muy especializada,

incisivos reducidos, caninos grandes y fuertes, series premolar y molar fuertemente reducidas. Digitígrados, frecuentemente con garras retráctiles. Miembros anteriores robustos y móviles. Mano pentadáctila, pie generalmente tetradáctilo (Perea, 2003; Garrido y Arribas, 2008; Canto *et al.*, 2010; Morales-Mejía y Arroyo-Cabrales, 2012).

Suborden **Caniformia** Kretzoi, 1943

Familia **Ursidae** Fischer de Waldheim, 1817

Tamaño mediano a muy grande. Cráneo bastante alargado. Bullas timpánicas formadas únicamente por un entotimpánico pequeño comparado con el ectotimpánico. Proceso paraoccipital y mastoideo unidos por una cresta ósea fuerte. Entrada del canal carotidiano por el foramen yugal. Caninos fuertes, premolares pequeños y molares bastante aplanados y bunosecodontos. Pentadáctilos y plantígrados, apéndice caudal corto (Perea, 2003; Canto *et al.*, 2010).

Familia **Canidae** Fischer de Waldheim, 1817

Tamaño pequeño a grande. Cráneo con rostro largo, amplia cámara nasal. Arcos cigomáticos amplios. Poseen dentición completa. Dientes adecuados para triturar huesos y rebanar carne. El m1 con trigónido alto en relación al talónido; protocono prominente en el P4, cingulo continuo alrededor del protocono de los molares superiores. Bullas timpánicas redondeadas, sin osificar. Postura digitígrada. Mano generalmente pentadáctila, pie tetradáctilo (Garrido y Arribas, 2008; Canto *et al.*, 2010; Morales-Mejía y Arroyo-Cabrales, 2012).

Familia **Mustelidae** Fisher de Waldheim, 1817

Tamaño pequeño a mediano, terrestres a semi-acuáticos. Cráneo con fosa suprameatal oculta en el proceso mastoideo; pérdida del canal del aliesfenoides y oído medio derivado del tipo prociónido. M2 reducido, ausente en la mayoría de los géneros. Fuerte tendencia al acortamiento del P4, el que

pierde la incisión que marca la separación protocono-metastilo. Extremidades muy cortas, apéndice caudal bien desarrollado (Pasquali y Tonni, 2004; Canto *et al.*, 2010).

Familia **Procyonidae** Gray, 1825

Tamaño pequeño a mediano. Cráneo con región facial relativamente corta. Carecen del canal del aliesfenoides, proceso paraoccipital bien desarrollado. Incisivos poco especializados, caninos moderadamente largos y ovalados en sección transversal, molares anchos y con tendencias a la bunodoncia. Miembros pentadáctilos. Garras generalmente no retráctiles, cortas y curvadas. Plantígrados a semi-plantígrados. Apéndice caudal bien desarrollado (Myers, 2000).

Uruguay, a pesar de su escasa extensión geográfica, posee buenos materiales fósiles de este tipo de mamíferos. Su registro abarca los últimos 25 m.a., desde fines del Oligoceno hasta comienzos del Holoceno (aproximadamente unos 10.000 años atrás). Estos se encuentran distribuidos en diversas formaciones geológicas a lo largo y ancho del territorio nacional, a saber: formaciones Fray Bentos, Camacho, Raigón, Libertad, Dolores y Sopas (Tabla 1) (Ubilla, 2004; Martínez y Ubilla, 2004; Perea y Martínez, 2004; Ubilla *et al.*, 2011; Corona *et al.*, 2012; Corona *et al.*, 2013; Ubilla y Martínez, 2016).

Formación	Distribución	Litología	Ambiente de depositación	Edad asignada
Fray Bentos	Litoral oeste del país, Bella Unión a Colonia, y hacia el Sur y Este, en el región de la Cuenca Santa Lucía y la Cuenca Laguna Merín.	Areniscas finas, limolitas loessicas, fangolitas y niveles conglomerádicos y diamictíticos.	Continental	Oligoceno tardío
Camacho	Principalmente en el litoral de los deptos. de Colonia y San José.	Sucesión de areniscas desde muy finas a gruesas, limolitas y pelitas arcillosas	Esencialmente marino, con episodios marginales o costeros	Mioceno tardío
Raigón	Máxima expresión en algunos puntos de las barrancas costeras del departamento de San José.	Areniscas de granulometría variable con intercalaciones arcillosas verdes y conglomerados	Transicional y continental fluvial	Plioceno tardío-Pleistoceno medio
Libertad	Sur del país, deptos. de Montevideo y Canelones.	Lodolitas, <i>loess</i> y arenas, incorporando carbonato de calcio multiforme	Clima semiárido con períodos húmedos, condiciones diluviales, asociación a episodios glaciales	Pleistoceno medio-Holoceno temprano
Sopas	Al norte del Río Negro, principalmente en los deptos. de Tacuarembó, Paysandú, Salto y Artigas.	Conglomerados, areniscas conglomerádicas, limolitas y limolitas arenosas, con carbonato de calcio multiforme	Condiciones aluvio-fluviales en sentido amplio y de no depositación (paleosuelos)	Pleistoceno tardío
Dolores	Principalmente en el suroeste del país; también en la región de la Laguna Merín.	Arcillas limosas y limos arcillosos, con arena y gravilla	Condiciones climáticas semi-áridas y frías, vinculadas al último episodio glacial.	Pleistoceno tardío-Holoceno temprano

Tabla 1: Distribución, litología, ambiente depositacional y edad de las formaciones Cenozoicas que contienen restos de mamíferos carnívoros terrestres. Información tomada de Ubilla, 2004; Martínez y Ubilla, 2004; Perea y Martínez, 2004; Ubilla *et al.*, 2011; Corona *et al.*, 2012; Corona *et al.*, 2013; Ubilla y Martínez, 2016.

Objetivos

Objetivo General

Realizar una revisión y actualización del conocimiento de los mamíferos carnívoros terrestres extintos en el territorio uruguayo. Su abordaje será mediante múltiples enfoques, abarcando aspectos bioestratigráficos, sistemáticos, morfológicos y tafonómicos, entre otros.

Objetivos Específicos

- Estudiar materiales fósiles novedosos derivados de las salidas de campo y/o del relevamiento de museos y colecciones científicas.
- Determinar aspectos de índole paleoecológico entre estos mamíferos y su posible relación con el medioambiente que integraban.
- Establecer patrones de distribución temporal y afinidad de faunas en el registro de los mamíferos carnívoros terrestres fósiles.
- Completar sesgos de información y contribuir a la caracterización bioestratigráfica de las unidades geológicas en cuestión.

Hipótesis de trabajo

- La diversidad de los mamíferos de hábitos carnívoros registrada en el Uruguay es mayor en el Cuaternario que durante el Terciario (Paleógeno y Neógeno).
- De las unidades geológicas cuaternarias, la Formación Sopas es la más diversa en su fauna de mamíferos carnívoros.
- Los cánidos y félidos son los grupos de mamíferos carnívoros mejor representados en el registro fósil uruguayo y se encuentran distribuidos en todas las unidades cuaternarias continentales.

Metodología

Estrategia de Investigación

En primera instancia, se realizó una recopilación de la literatura científica disponible en publicaciones, tanto nacionales como extranjeras, especializadas sobre la temática en cuestión. A partir de esta fuente de información se efectuó una revisión detallada de las faunas de mamíferos carnívoros terrestres fósiles presentes en Uruguay.

En segunda instancia, se procedió al relevamiento de ejemplares en diversas colecciones científicas, tanto de la ciudad de Montevideo como de otros puntos del país, siempre y cuando se enmarquen en el ámbito del presente estudio. Cabe puntualizar que se le dio prioridad a las colecciones de Vertebrados Fósiles existentes en Facultad de Ciencias (UdelaR) y en el Museo Nacional de Historia Natural (MNHN), por ser estas las más completas y mejor preservadas, con materiales de diversos puntos del país, relacionados con la temática del proyecto. Tales instancias en colecciones y museos incluyeron obtención de medidas, fotografías (Anexo 1A) y datos de registro (información de catálogos), así también como estudios comparativos (cualitativos y cuantitativos, análisis morfométricos, revisión taxonómica, entre otros). Asimismo, y cuando fuera pertinente, se procedió a la limpieza de algunos de dichos materiales, para así permitir y/o facilitar su correcto estudio (Anexo 1B).

Por último, se realizaron trabajos de búsqueda y colecta propiamente dichos. Las principales localidades prospectadas fueron la zona del Arroyo Malo (depto. de Tacuarembó), la playa de La Agraciada (depto. de Soriano), la playa del Arroyo El Caño (depto. de Colonia) y Puerto Arazatí (depto. de San José) (ver Fig. 4; Anexo 1C). También fueron relevados el Balneario Kiyú (depto. de San José), Balneario Santa Regina (depto. de Colonia), la zona del Arroyo Arenal Grande, Arroyo Arenal Chico y Arroyo Perico Flaco (todos estos del depto. de Soriano) y Arroyo El Campanero (depto. de Lavalleja). La metodología aplicada es la clásica en paleontología de vertebrados. La misma consiste básicamente en la observación directa de los yacimientos, documentación fotográfica de ejemplares aflorantes, limpieza de la zona circundante y extracción de los mismos.

Posteriormente a su preparación, se procedió a su estudio comparativo pormenorizado. Todos los materiales colectados en el marco de este proyecto fueron ingresados en la Colección Paleontológica (Vertebrados Fósiles) de la Facultad de Ciencias (UdelaR).

Para los estudios comparativos, tanto de los ejemplares alojados en museos como de los colectados en salidas de campo, fueron tenidos en cuenta materiales de las colecciones mastozoológicas del Museo Nacional de Historia Natural y de la Facultad de Ciencias (UdelaR).

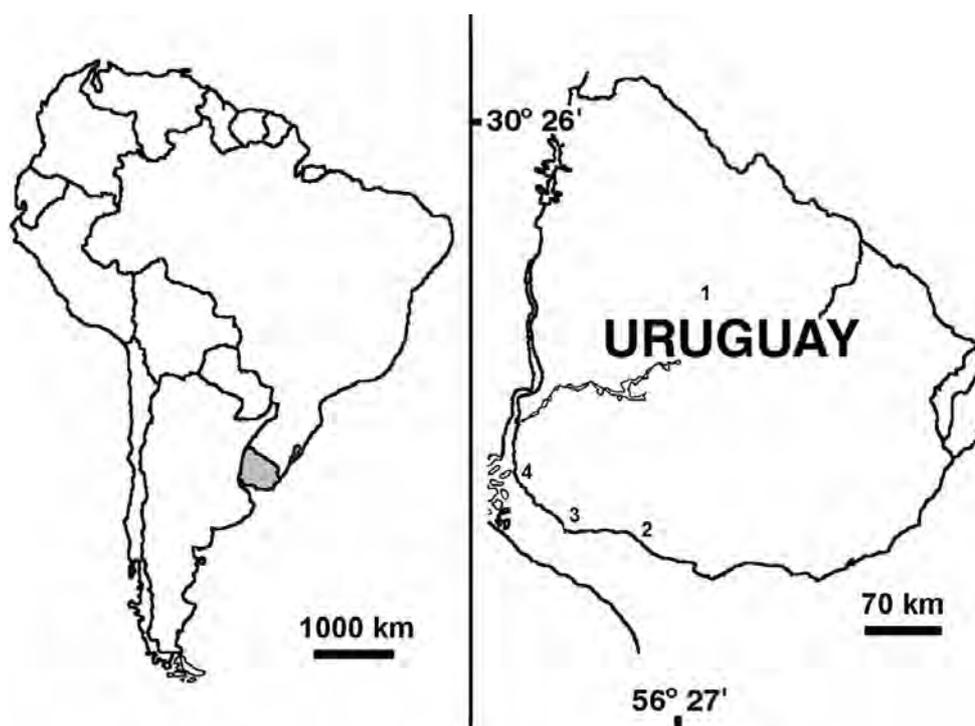


Figura 4: Mapa indicando aproximadamente la ubicación de las principales localidades prospectadas. 1- Arroyo Malo (Tacuarembó), 2- Pto. Arazatí (San José), 3- Arroyo El Caño (Colonia), 4- playa de La Agraciada (Soriano). Modificado de Corona *et al.*, 2013.

Abreviaturas Institucionales

FC-DPV, Facultad de Ciencias-UdelaR, Colección Paleontológica (Vertebrados Fósiles) (Montevideo); **MNHN-P**, Museo Nacional de Historia Natural- Departamento de Paleontología (Montevideo); **CAR**, colección particular de Andrés Rinderknecht (Montevideo); **CBM**, colección particular de la flia. Brum-Martínez (Montevideo); **CCL**, colección particular de Carlos Larrama (Colonia del Sacramento); **CGF**, colección particular de Gonzalo Fierro (Montevideo); **MAB**, Museo Paleontológico Alejandro Berro (Mercedes); **MBR**, Museo Municipal Bautista Rebuffo

(Colonia del Sacramento); **MCP**, Museo del Colegio Pío (Montevideo); **MGT**, Museo de Geociencias de Tacuarembó (Tacuarembó); **MLR**, Museo Municipal Lucas Roselli (Nueva Palmira).

Lista de materiales estudiados

FC-DPV 501, 679, 683, 777, 875, 1220, 1549, 1566, 1596, 1884, 1885, 1890, 1909, 2762, 2855, 2890, 2936, 3010, 3025; **MNHN-P** 229, 957, 1770, 27880; **CAR** SN; **CBM** 13; **CCL** SN; **CGF** 104; **MAB** 1704; **MBR** 741; **MCP** 1908; **MGT** 1150; **MLR** 188, 360

Otros materiales

MNHN-DP N° 720 (ver **Mones y Ubilla, 1978**); MNHNA 1636 (LRC 329) (ver **Mones y Rinderknecht, 2004a**); MNHNA Col. F. Oliveras 31561 (ver **Mones y Rinderknecht, 2004b**); MACNU-95 (ver **Prevosti et al., 2009a**)

Análisis de los datos

Mediciones

Si bien no existe un consenso generalizado sobre que medidas usar al momento de realizar mediciones, más aún en cráneos, hay una cierta cantidad de estas que se repiten de manera bastante consistente en la bibliografía. Estas se basan tanto en longitudes, anchos como así también en puntos craneométricos (puntos de referencia para la cefalometría) (Perea, 1996).

Las mediciones tenidas en cuenta en la presente tesis se basan primordialmente en los trabajos descriptivos de Méndez-Alzola (1941), Churcher (1967), von den Driesch (1976), Perea (1996), Schmieder (2000), Morales-Mejía *et al.* (2010), con algunas modificaciones, como se detallan a continuación.

Cráneo (Fig. 5A, B y C)

longitud total (LT, medida desde el Prosthion hasta el Inion)

longitud cóndilo-basal (LCB, medida desde el Prosthion hasta los cóndilos occipitales)

longitud orbito-occipital (LOO, medida desde el borde anterior de la órbita y los cóndilos occipitales)

longitud viscerocraneal (LVC, medida desde el Prosthion al Nasion)

longitud facial (LF, medida desde el Prosthion al proceso post-orbitario)

ancho inter-orbitario (AIO, distancia mínima inter-orbitaria)

ancho del proceso post-orbitario (APO)

constricción post-orbitaria (CPO)

distancia bimastoide externa (BM, medida entre el borde externo de los procesos mastoideos)

distancia bicondilar externa (BC, medida entre el borde externo de los cóndilos occipitales)

diámetro transversal y dorso-ventral del foramen occipital (FOT y FODV respectivamente)

diámetro transversal y antero-posterior de la cavidad glenoidea (CGT y CGAP respectivamente)

anchura máxima (AM, distancia comprendida entre los arcos zigomáticos)

anchura rostral (AR, medida desde el borde externo de los alvéolos de los caninos)

diastema superior (Ds, desde el extremo posterior del canino hasta el anterior del premolar correspondiente)

Puntos craneométricos (Fig. 5A)

Prosthion (P), punto más anterior del borde externo alveolar del premaxilar

Nasion (N), punto medio de la sutura naso-frontal

Inion (I), punto más posterior de la protuberancia occipital externa

Mandíbula (Fig. 6A)

longitud máxima (LT, medida desde el extremo anterior de la sínfisis hasta el cóndilo)

diastema inferior (Di, desde el extremo posterior del canino hasta el anterior del premolar correspondiente)

altura de la mandíbula al borde posterior del pm2, m1 y m2 (Hpm2, Hm1 y Hm2 respectivamente)

diámetro transverso de la mandíbula al borde posterior del pm2, m1 y m2 (Bpm2, Bm1 y Bm2 respectivamente)

altura de la mandíbula desde el borde inferior del proceso angular hasta el borde superior del proceso coronoides (Ang-Cor)

altura de la mandíbula desde el borde inferior del proceso angular hasta el borde superior del cóndilo (Ang-Cónd)

altura de la mandíbula desde el borde inferior del cóndilo hasta el borde superior del proceso coronoides (Cónd-Cor)

distancia desde el cóndilo mandibular hasta la región anterior de la fosa masetérica (C-FM)

diámetro transverso y dorso-ventral de los cóndilos (CT y CDV respectivamente)

distancia del borde posterior del último molar al borde posterior del cóndilo (m_n -Cónd)

Series dentarias (Fig. 5B y Fig. 6A)

La longitud de las series dentarias respectivas (LSD) dependerá de los dientes involucrados, siempre midiendo desde el borde anterior del primero hasta el borde posterior del último diente en cuestión, a nivel alveolar.

Se utilizará la nomenclatura en mayúsculas cuando se haga referencia a la serie dentaria o piezas dentarias superiores y minúsculas cuando se trate de las inferiores, teniendo en cuenta que: incisivos- I/i; caninos- C/c; premolares- PM/pm; molares- M/m (en caso que corresponda, el número que acompañe a dicha nomenclatura indicará la posición del diente en la respectiva serie).

Piezas dentales individuales (Fig. 5D y Fig. 6B)

altura de la corona (CH, medido desde el margen alveolar hasta su extremo distal máximo)

diámetro anteroposterior (AP, desde el borde anterior hasta el posterior medido en la base del alvéolo)

diámetro medio-lateral (ML, también llamado transverso, medido desde los bordes laterales en la base del alvéolo)

La nomenclatura seguida para diferenciar las cúspides de la dentición en félidos es según Mendéz-Alzola (1941) (ver también Merriam y Stock 1932; Berta, 1987), en cánidos según Berta (1988) (ver también Tedford *et al.*, 2009); en úrsidos según Soibelzon (2002) (ver también Soibelzon, 2004) y en didélfidos según Goin y Pardiñas (1996) (ver también Rincón *et al.*, 2009).

Esqueleto post-craneal (principalmente huesos largos, metapodiales, falanges) (Fig. 7)

longitud total (LT, medida desde su correspondiente extremo proximal hasta su extremo distal)

ancho total (AT, medida particularmente para el ancho máximo del calcáneo)

diámetro medio-lateral o transverso (medido en su epífisis proximal (DML-P), distal (DML-D) y a nivel de la diáfisis (DML-Di), en norma frontal)

diámetro dorso-ventral (medido en su epífisis proximal (DDV-P), distal (DDV-D) y a nivel de la diáfisis (DDV-Di), en norma lateral)

Todas las mediciones se expresan en centímetros pero en caso de ser necesario (particularmente cuando éstas se utilicen para estimar algún parámetro paleobiológico) se especificará su valor en milímetros, el cual se encontrará detallado entre paréntesis luego de la correspondiente medida en centímetros. Las mismas fueron efectuadas mediante la utilización de calibre, ya sea digital o manual, según las necesidades del caso, con una precisión de 0.01 mm. La medida seguida de la letra “e” indica que dicha medición es estimada, esto debido a las condiciones de preservación del material.

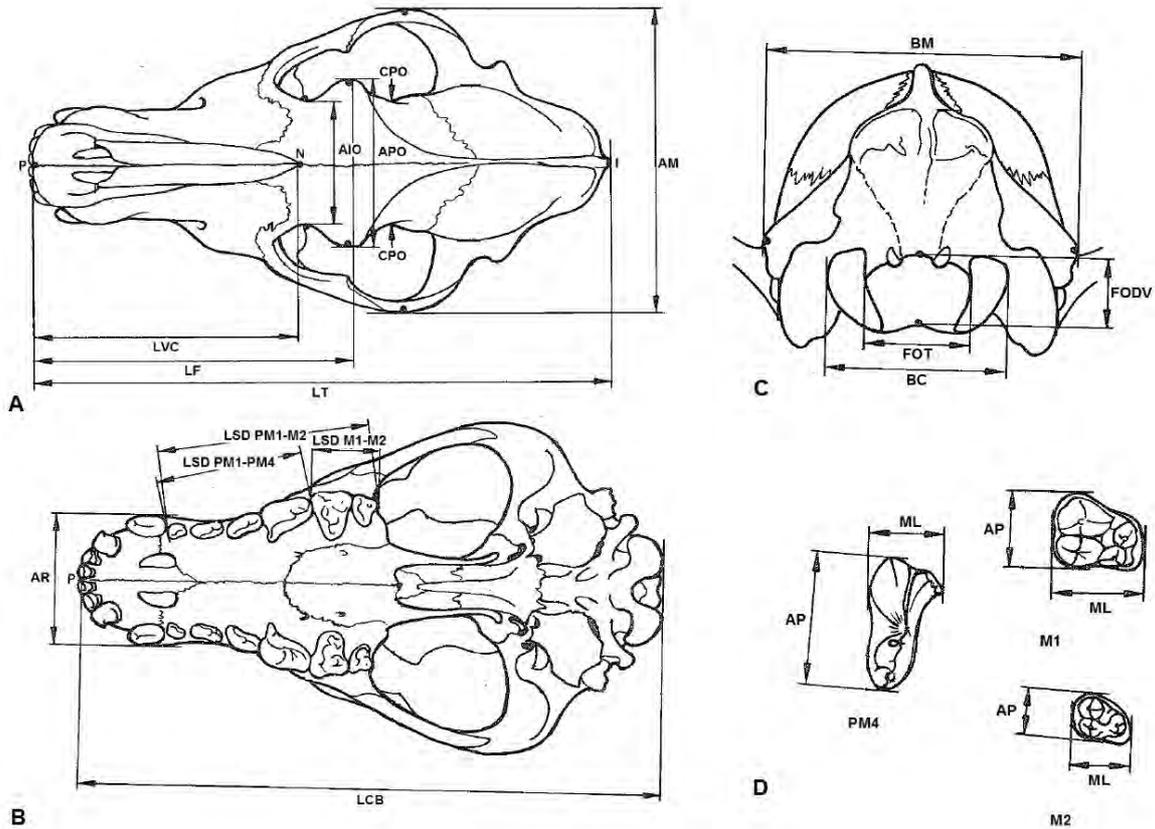


Figura 5: Imágenes ilustrativas de alguna de las medidas tenidas en cuenta en este trabajo, tomadas sobre materiales de *Canis*: cráneo en vista dorsal (A), ventral (B) y posterior (C); dentición en vista oclusal (D). Abreviaturas en el texto. Modificado de von den Driesch, 1976.

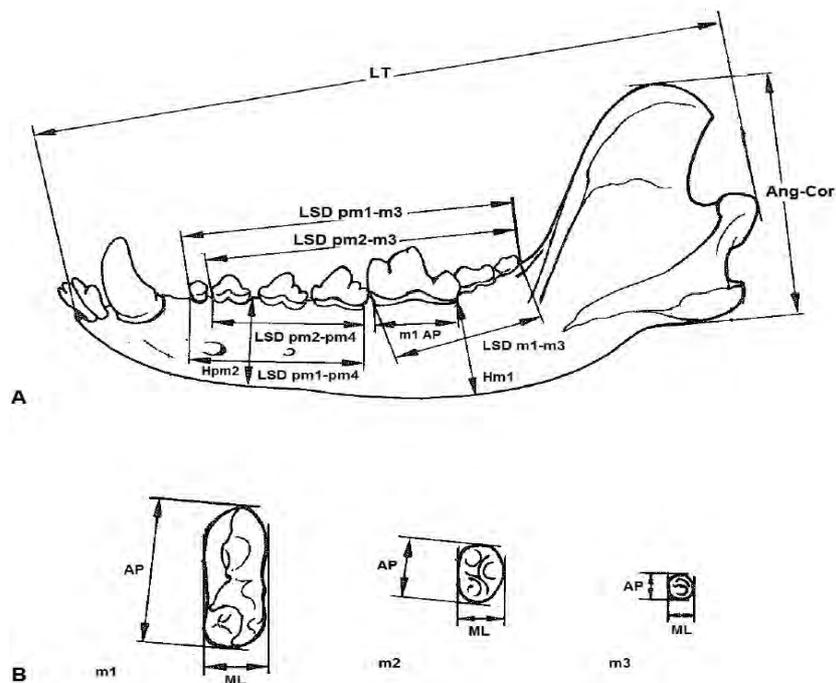


Figura 6: Imágenes ilustrativas de alguna de las medidas tenidas en cuenta en este trabajo, tomadas sobre materiales de *Canis*: mandíbula en vista lateral izquierda (A) y dentición en vista oclusal (B). Abreviaturas en el texto. Modificado de von den Driesch, 1976.

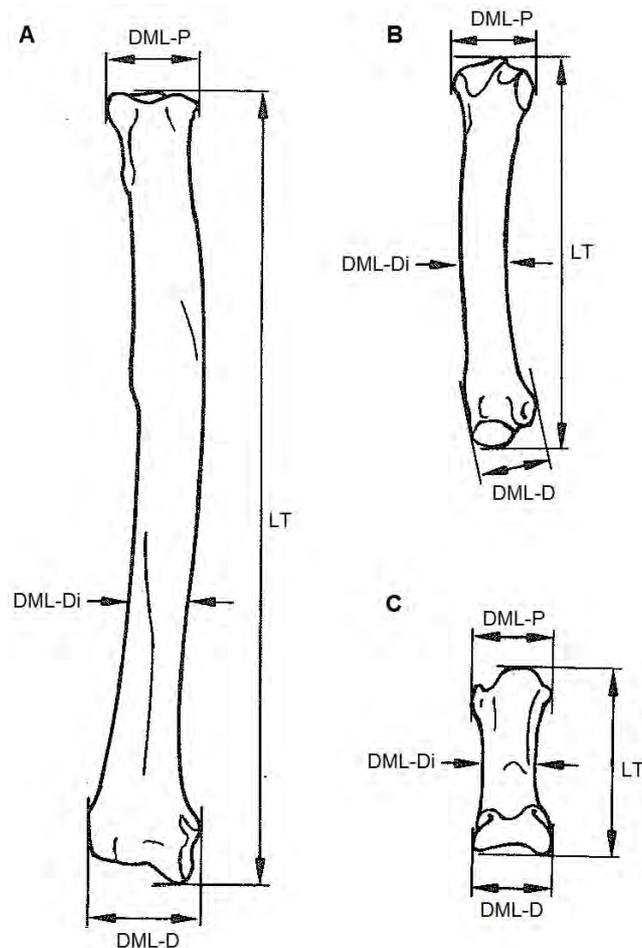


Figura 7: Imágenes ilustrativas de alguna de las medidas tenidas en cuenta en este trabajo, tomadas sobre materiales de *Canis*: radio derecho en vista dorsal (A), quinto metacarpiario izquierdo en vista dorsal (B) y falange media en vista dorsal (C). Abreviaturas en el texto. Modificado de von den Driesch, 1976.

Estimación de parámetros paleobiológicos

Los restos esqueléticos de animales, particularmente de aquellos extintos, pueden ser de gran ayuda para conocer muchos aspectos sobre dichos organismos del pasado, como su locomoción, estrategia reproductiva, hábitos alimenticios, formas y tamaños. En otras palabras, proveen información valiosa sobre diversas facetas de su biología así como también adaptaciones de estos a sus respectivos ambientes o condiciones de vida (Kardong, 2007).

En este sentido, dos de los más importantes parámetros a tener en cuenta son la masa corporal y, relacionado a esta, la masa corporal de la presa típica y máxima.

Masa corporal

La masa corporal tiene una importante relación con diversos aspectos de la biología de un individuo. Conocer, o poder estimar, la masa corporal es esencial y sirve como punto de partida para comprender y realizar inferencias sobre la paleobiología y paleoecología de un organismo fósil, conjunto de organismos o la estructura de una comunidad. Para los organismos actuales, es un dato que se puede obtener por medición directa. Sin embargo, para los taxa extintos se basa en estimaciones por métodos indirectos y según la disponibilidad de material preservado. Uno de estos métodos es la utilización de ecuaciones de regresión, las cuales se obtienen a partir del estudio de la relación entre la masa de individuos actuales y ciertos caracteres (solo por citar alguno de ellos, la longitud o ancho de huesos largos, medidas craneales, de la serie molar, etc.) y que luego pueden ser usadas para estimar la masa de los individuos fósiles, con ciertas restricciones en la interpretación de los resultados (Soibelzon y Tarantini, 2009; Elissamburu, 2012, entre otros tantos). Para poder estimar este parámetro, en el presente estudio se utilizaron las ecuaciones desarrolladas a tales fines para euterios carnívoros según Van Valkenburgh (1990), Thackeray y Kieser (1992), Anyonge (1993), Egi (2001), Christiansen y Harris (2005), Figueirido *et al.* (2011), Hemmer *et al.* (2011), Losey *et al.* (2014); mientras que para los metaterios se usaron las formuladas por Gordon (2003) (Anexo 2A; ver también Anexo 2B).

Presa potencial (tamaño típico y máximo)

Este punto está estrechamente ligado al ítem anterior, sino más bien directamente condicionado por este. El peso corporal, de una manera muy particular, determina el nicho ecológico del organismo y, por ende, su ubicación en la cadena trófica, propiciando así, entre otras cosas, la selectividad por ciertas presas de un tamaño particular en detrimento de otras. En este caso, el tamaño corporal del carnívoro va a estar influenciando sobre que tipo de animales se alimentará, así como su capacidad de cazar, manipular y aprovechar el alimento de dichas presas. Por otro lado, la presa (en base a su tamaño óptimo) determinará, por ejemplo, el área o territorio por donde el carnívoro andará

regularmente (más aún si la presa migra de una zona a otra) así como también la relación de competencia que experimentará con otro carnívoro de similar tamaño y dieta, si es que el recurso, en este caso, el alimento, es limitado. Como resultado más inmediato de estas interacciones, tanto predador-presa y también de la competencia entre predadores, se determinará, a grosso modo, la estructura y diversidad de la comunidad. Asimismo, hay otros factores que intervienen en la predilección por tal o cual dieta o tipo de presa, como lo son restricciones de tipo energético y la tasa metabólica, por lo cual el panorama se vuelve más complejo aún (Holman-Flower, 2014 y bibliografía allí citada). Con la finalidad de poder estimar dicho parámetro, tanto el tamaño típico de la presa como el máximo, se utilizaron diversas ecuaciones desarrolladas para carnívoros actuales, tanto para félidos como para cánidos, según Prevosti y Vizcaíno (2006), y Prevosti y Martin (2013) (Anexo 2A; ver también Anexo 2B).

Análisis multivariados (componentes principales y cluster jerárquico)

Los análisis multivariados son métodos estadísticos que permiten, entre otras cosas, reducir e interpretar una gran cantidad de datos de manera simultánea. A tales efectos, se efectuaron un análisis de componentes principales (ACP) en base a su correspondiente matriz de varianza-covarianza y otro de agrupamientos de parámetros por conglomerado (cluster jerárquico, modo R) (Anexo 3A). Dichos análisis fueron elegidos por el hecho de que no necesitan de una hipótesis previa sobre la distribución de los datos ni tampoco de su estructura en conjunto (Hammer, 2012).

Para la realización de cada uno de estos análisis, se utilizó el programa estadístico PAST Versión 2.09 (Hammer *et al.*, 2001), siguiendo la metodología que se detalla en su respectivo manual (Hammer, 2012). En cada caso en particular se especificará la procedencia de los datos, o sea si es que estos provienen de ejemplares medidos directamente (Anexo 3B) o de materiales previamente publicados.

Análisis paleofaunísticos

Para determinar patrones de distribución temporal de los taxa estudiados se procedió a separarlos, a efectos prácticos para así facilitar su estudio, en cuatro categorías: Oligoceno tardío (o Formación Fray Bentos), Mioceno tardío (o Formación Camacho), Plio-Pleistoceno (o Formación Raigón) y Cuaternario. Si bien dicha separación es arbitraria, la misma respeta la aparición de estos ejemplares en el registro fósil uruguayo. Este estudio comienza con la Formación Fray Bentos debido a que, momentáneamente, es el registro más antiguo de carnívoros (y de mamíferos en general) para el país y se extiende hasta comienzos del Holoceno, aproximadamente unos 10.000 años atrás (para mayor detalles sobre el particular ver Canto *et al.*, 2010). Para representar estos estudios se realizaron diversos gráficos de áreas utilizando el programa estadístico PAST Versión 2.09 (Hammer *et al.*, 2001).

Por otro lado, se realizó un análisis de clasificación de localidades, para intentar evidenciar algún tipo de afinidad biótica entre las diversas áreas geográficas (en este caso se utilizaron las formaciones propiamente dichas) y las faunas de carnívoros que las habitaron. Con tales fines, se elaboró una matriz de presencia/ausencia de especies por regiones, con valores de 1 si la especie en cuestión está presente en determinada región (formación geológica), o 0 si esta está ausente (ver Resultados, Fig. 10). Para el estudio de estos datos se realizó un dendrograma o análisis de cluster (Cluster Analysis, modo Q; medida de similitud “Jaccard”) utilizando el programa informático PAST Version 2.09 (Hammer *et al.*, 2001), según se detalla en su manual (Hammer, 2012).

Para ambos estudios se utilizaron los datos de materiales previamente publicados (Mones y Francis, 1973; Mones y Ubilla, 1978; Perea y Ubilla, 1983; Ubilla, 1996; Soibelzon, 2002; Mones y Rinderknecht, 2004a, b; Ubilla, 2004; Prevosti *et al.*, 2009a; Perea *et al.*, 2011; Ubilla *et al.*, 2011; Corona *et al.*, 2012; Montenegro *et al.*, 2012; Ubilla y Martínez, 2016) así como también los del aporte propio de este trabajo. Aquellos ejemplares de afinidad incierta, sin datos de catálogo precisos o que no fuera localizado el fósil respectivo han sido descartados de estos estudios debido a que su veracidad no puede ser corroborada (ver Resultados: Algunas consideraciones).

Resultados

Materiales asignados a Felidae

Puma concolor Linnaeus, 1771

- Material referido: FC-DPV 1549 (Anexo 1A: Fig. 1), quinto metatarsiano asignado a cf. *Puma concolor*.

- Procedencia geográfica y estratigráfica: Arroyo Malo, depto. de Tacuarembó. Formación Sopas. Pleistoceno tardío.

- Descripción comparativa: el metápodo se presenta relativamente largo y delgado, mucho más que los de *Panthera onca* (los cuales son más robustos y cortos) y similares en tamaño y morfología general a los de *Puma concolor* (Morales-Mejía *et al.*, 2010). La epífisis distal en vista dorsal es redondeada, más similar a aquella de *P. concolor* que *P. onca* y no tan prominente como en este último. La forma de la diáfisis es triangular como en la mayoría de los félidos y en vista lateral esta es levemente curva, como en *P. concolor*. En la región distal de la diáfisis, en vista lateral y dorsal, se observa la presencia de una cresta más bien larga y alta como en *P. concolor*, a diferencia de la corta y baja que presenta *P. onca* (Morales-Mejía *et al.*, 2010). Debido a que las epífisis se encuentran soldadas, se infiere que era un animal adulto.

- Medidas: LT, 8.7; DML-P, 1.7; DDV-P, 1.3; DML-Di, 0.9; DDV-Di, 0.9; DML-D, 1.3; DDV-D, 1.4

- Observaciones: este material fue encontrado espacialmente asociado al material FC-DPV 1890 (Ubilla, com. pers.). El mismo fue referenciado en Manzuetti *et al.* (2016a).

- Material referido: FC-DPV 1566 (Anexo 1A: Fig. 2), falange proximal asignada a *Puma concolor*.

- Procedencia geográfica y estratigráfica: Arroyo Malo, depto. de Tacuarembó. Formación Sopas. Pleistoceno tardío.

- Descripción comparativa: en general, la diáfisis, en su vista lateral, es redondeada y ancha como en *Puma concolor*. En vista palmar, se evidencia la presencia de las marcas del ligamento anular, las cuales se ubican en la región distal de la diáfisis al igual que en *P. concolor* (en *Panthera onca* se ubican en la parte media de la diáfisis); en la misma vista, los cóndilos en la parte más distal se encuentran separados como ocurre en *P. concolor* (en *P. onca* estos están juntos) (Morales-Mejía *et al.*, 2010).

- Medidas: LT, 3.7; DML-P, 1.5; DDV-P, 1.1; DML-Di, 1.2; DDV-Di, 0.9; DML-D, 1.2; DDV-D, 0.8

- Observaciones: el material fue referenciado en Manzuetti *et al.* (2016a).

- Material referido: FC-DPV 1596 (Anexo 1A: Fig. 3), tibia derecha asignada a cf. *Puma concolor*.

- Procedencia geográfica y estratigráfica: Arroyo Malo, depto. de Tacuarembó. Formación Sopas. Pleistoceno tardío.

- Descripción comparativa: según su tamaño, esta es, de manera proporcional y en términos de robustez, parecida a la de los grandes félidos sudamericanos actuales (*Puma concolor* y *Panthera onca*) y no tanto a la de los esmilodontinos (Merriam y Stock, 1932; Méndez-Alzola, 1941), a excepción de *S. gracilis* (Berta, 1995). De su morfología, se destaca hacia su extremo proximal la cresta tibial que presenta un desarrollo mucho menor que en los esmilodontinos y muy similar al de *P. concolor* y *P. onca*. En norma dorsal, dicha cresta se observa bien central de similar manera que en *P. concolor* (en *P. onca* en la misma vista esta tiene una posición más lateral) (ver Chimento *et al.*, 2014). En vista lateral, a la altura de la tuberosidad tibial se forma un ángulo, el cual no es muy acusado, como en *P. concolor* (a diferencia del observado en *P. onca* que es más anguloso) (ver Chimento *et al.*, 2014). La diáfisis, en norma lateral y posterior, se presenta casi recta y sin ninguna evidencia de una cresta (a diferencia de en *Smilodon gracilis* que es ligeramente curvada y con una cresta marcada) (Berta, 1987). Hacia el extremo distal, se evidencia la presencia una escotadura bastante profunda, característica de los grandes félidos actuales (a diferencia de la poco profunda

que se evidencia en los esmilodontinos) (Merriam y Stock, 1932; Méndez-Alzola, 1941; Berta, 1987). La superficie articular distal externa es netamente triangular como en *P. concolor* a diferencia de en *P. onca* que es cuadrangular (Cruz, 2011; Cruz *et al.*, 2012). El maleolo medial no se proyecta tan distalmente como en los esmilodontinos (Berta, 1987). En vista posterior del extremo distal se observan las cicatrices correspondientes a los tendones encargados del movimiento del pie. Debido a que las epífisis se encuentran fusionadas, se infiere que era un animal adulto.

- Medidas: LT, 24.1 (241); DML-P, 6.1; DDV-P, 5.2; DML-Di, 2.3 (22.80); DDV-Di, 2.4 (23.81); DML-D, 4.2; DDV-D, 2.9

- Parámetros paleobiológicos: las estimaciones de masa corporal, utilizando tres ecuaciones para félidos actuales dan, en promedio, un organismo de 83.3 kg (rango de masa de 59.3-109.9 kg). Según esta masa promedio, la presa típica rondaba los 70-110 kg y la presa máxima unos 350-400 kg (ver Anexo 2B).

- Material referido: MGT 1150 (Anexo 1A: Fig. 4), cráneo y mandíbula asignados a *Puma concolor*.

- Procedencia geográfica y estratigráfica: Arroyo Sopas, depto. de Salto. Formación Sopas. Pleistoceno tardío.

- Descripción comparativa: material altamente carbonatado, el cráneo se encuentra muy deformado sobre su margen izquierda, el arco cigomático de ese lado no se preserva, mientras que el derecho se encuentra fracturado. La mandíbula es robusta y corta, con un cóndilo netamente transverso y un proceso coronoides elevado. Según su morfometría, este material está muy por encima de los valores de *Leopardus pardalis* (Murray y Gardner, 1997) y se encuentra en el rango de tamaños esperable para los grandes félidos sudamericanos (Currier, 1983; Seymour, 1989), particularmente para aquellos de *Puma concolor* (Chimento y Dondas, 2017). Las series dentarias, tanto craneal como mandibular, se encuentran bien preservadas. Los caninos son cónicos, presentado los superiores un desarrollo mayor que los inferiores. Estos últimos son levementes más curvados que

los superiores, y se presentan, en vista oclusal, ligeramente ovalados como en *P. concolor* (a diferencia de en *P. onca* que se presentan redondos) (Morales-Mejía *et al.*, 2010). Tanto PM4 como el m1 son marcadamente secodontes.

- Medidas: Cráneo: LT, 20.0e; LCB, 18.7e; CPO, 4.0e; LOO, 11.8e. LSD I-PM4, 8.5e; Ds, 0.9e; CAP, 1.4; CML, 1.05; CCH, 2.2; PM4AP, 2.3; PM4ML; 1.1; PM4CH, 1.2. Mandíbula: LT, 12.6; m1-Cónd, 5.4. LSD i-m1, 7.1; Di, 1.0; cAP, 1.2; cML, 0.7; cCH, 1.65; m1AP, 1.75 (17.5); m1ML, 0.9; m1CH, 1.1

- Parámetros paleobiológicos: las estimaciones de masa corporal realizadas sobre el m1, según ecuaciones para félidos, indican que su peso rondaba los 42.7 kg (rango de masa de 41.6-43.8 kg), con un tamaño de presa típica de unos 20-40 kg y de presa máxima de 150-200 kg (ver Anexo 2B).

- Análisis multivariados: para el cráneo, el ACP indicó la presencia de 4 componentes, de los cuales el primero explica más del 93% de la varianza de la muestra (entre los dos primeros alrededor del 97.5% de esta). Al graficar los primeros dos componentes, el material fósil queda ubicado dentro del rango de la distribución de *Puma concolor*. Los coeficientes de carga del primer componente muestran que la variable que más influye es el diámetro antero-posterior del canino, aunque cabe destacar que el aporte de las demás componentes es muy significativo, particularmente el del diámetro antero-posterior del PM4. Por último, el correspondiente análisis de cluster jerárquico agrupa el material en estudio con los de *P. concolor* (Anexo 3A: Tabla 1 y Figs. 1-3).

Para la mandíbula, el análisis de componentes principales indicó la presencia de 6 componentes, de los cuales el primero explica más del 98% de la varianza de la muestra. Al graficar los primeros dos componentes, el material fósil queda ubicado dentro del rango de la distribución de *Puma concolor*, hacia su extremo más inferior. Los coeficientes de carga del primer componente muestran que la variable que más influye, casi en exclusividad, es la longitud de la mandíbula, con escaso a nulo aporte de las restantes componentes. Por último, el correspondiente análisis de cluster jerárquico agrupa el material en estudio con los de *P. concolor* (Anexo 3A: Tabla 2 y Figs. 4-6).

Panthera onca (Linnaeus, 1758)

- Material referido: CAR SN (Anexo 1A: Fig. 5), distal de radio y ulna, elementos del carpo (escafolunar, trapezoide, trapecio, magno, unciforme, pisiforme y piramidal) y extremos proximales de metacarpos izquierdos asignados a cf. *Panthera onca*.
- Procedencia geográfica y estratigráfica: playa del Arroyo El Caño, depto. de Colonia. Formación Dolores. Pleistoceno tardío-Holoceno temprano.
- Descripción comparativa: el material, que se encuentra altamente carbonatado, es de considerables proporciones, por lo cual solo puede pertenecer a un félido de gran tamaño. Del zeugopodio se preservan el extremo distal del radio y de la ulna, ambos muy robustos. El distal de radio se presenta ancho, más que en *Puma concolor* (Manzuetti, obs. pers.) y no tanto como en *S. fatalis* y *S. populator* (Merriam y Stock, 1932; Méndez-Alzola, 1941); en vista dorsal se observan la presencia de diversos surcos para tendones y músculos. El tubérculo dorsal está muy desarrollado, mucho más que en *P. concolor*. El proceso estiloide, el cual está bien desarrollado, es levemente redondeado y su extremo se dirige hacia adentro como en los félidos sudamericanos actuales a diferencia de en los esmilodontinos que se dirige hacia adelante (Méndez-Alzola, 1941). El extremo del radio que articula con el escafolunar es netamente cóncavo. En el distal de ulna se observa una concavidad bien delimitada, de forma circular, como en los grandes félidos actuales mientras que en los esmilodontinos esta es de forma irregular y poco profunda (Méndez-Alzola, 1941). También se destaca su correspondiente proceso estiloide, el cual posee un vértice relativamente agudo. Tanto el distal de radio como la ulna presentan sus epífisis fusionadas, por lo cual se infiere que era un organismo adulto. En el carpo, en vista dorsal, el escafolunar presenta la región que articula con el radio ligeramente convexa mientras que la que articula con el trapezoide es mucho más cóncava. En norma ventral se destaca en este hueso el llamado proceso proximal. También en norma ventral se destaca el pisiforme, proyectado hacia atrás. Los diámetros transversos de los extremos proximales de los metacarpos presentan proporciones considerablemente mucho mayores que los de *P. concolor* y, en líneas generales, no son tan grandes comparadas con los esmilodontinos (Merriam y

Stock, 1932; Méndez-Alzola, 1941; Berta, 1987 y 1995) siendo estas similares, aunque levemente mayores, a los promedios de *Panthera onca* (Morales-Mejía *et al*, 2010). El Mtc I es corto y robusto. En el Mtc II, en su extremo proximal, la carilla que articula con el trapecoide es netamente de forma triangular como en los grandes félidos actuales y no tan somera como en *S. gracilis* (Berta, 1987). El surco de la arteria radial es prominente. La articulación del Mtc III con el magno no es tan cóncava como en *S. gracilis* (Berta, 1987), mientras que la que corresponde a la del Mtc IV es bastante plana. El Mtc IV es bastante ancho en su extremo proximal, mientras que en el Mtc V la articulación con el unciforme es ancha.

- Medidas: Radio: DML-D, 3.4e; DDV-D, 2.8e; Ulna: DML-D, 2.3e; DDV-D, 1.6e. Mtc II: DML-P, 1.5; Mtc III: DML-P, 2.0; Mtc IV: DML-P, 1.6; Mtc V: DML-P, 1.7

- Observaciones: constituye uno de los pocos registros debidamente documentado de *Panthera* (cf. *P. onca*) para la Formación Dolores.

- Material referido: CGF 104 (Anexo 1A: Fig. 6), rama mandibular derecha con pm3, pm4 y m1 asignado a *Panthera cf. onca*.

- Procedencia geográfica y estratigráfica: Río Santa Lucía medio, depto. de Canelones. Formación Dolores. Pleistoceno tardío-Holoceno temprano.

- Descripción comparativa: la hemimandíbula, la cual está muy bien preservada, es muy robusta y su rama horizontal es alta. El borde ventral de la mandíbula se presenta recto. Su tamaño absoluto es mucho mayor que aquellas de *Puma concolor* y levemente superiores a los de *Panthera onca* (Merriam y Stock, 1932; Méndez-Alzola, 1941; Chimento y Dondas, 2017). Más aún, incluso alguna de estas medidas (Hm1, c AP, pm3 AP, m1 AP y m1 ML) llegan a los valores inferiores evidenciados en *Panthera atrox* (Merriam y Stock, 1932; Montellano-Ballesteros y Carbot-Chanona, 2009). La región de la sínfisis se dirige notoriamente hacia adelante. El cóndilo mandibular es netamente transversal, el proceso coronoides es robusto y, en vista lateral, no se proyecta por detrás del cóndilo, como sucede en *P. onca* y *P. concolor*, a diferencia de *P. atrox* en

que, frecuentemente, sí se proyecta (Merriam y Stock, 1932). La fosa masetérica se presenta pronunciada y se prolonga apenas hasta el borde posterior del m1, como se evidencia en *P. onca* y *P. concolor*, mientras que en *P. atrox* puede alcanzar, como máximo, hasta la mitad del m1 (Merriam y Stock, 1932). En la margen externa de la rama mandibular y debajo del pm3 (y también anterior a este) se identifican los forámenes característicos de los grandes félidos actuales (Méndez-Alzola, 1941). El alvéolo del canino se encuentra bien preservado, lo que indica un diente muy robusto. En el m1 se distinguen las dos cúspides características (paracónido anterior y protocónido posterior), con una escotadura en su parte media la cual equidista de ambas márgenes del diente (la diferencia de tamaño entre paracónido y protocónido no es muy acentuada) (Méndez-Alzola, 1941). La cúspide posterior es más alta que la anterior; en la base del protocónido, se observa la presencia de un pequeño talónido.

- Medidas: LT, 19.1; LSDc-m1, 10.7; Hm1, 4.6; Bm1, 1.9; Ang-Cónd, 4.1; Cónd-Cor, 6.8; Ang-Cor, 9.6; cAP, 2.45; cML, 2.4; pm3AP, 1.7; pm3ML, 0.8; pm4AP, 2.4; pm4ML, 1.1; m1AP, 2.7 (27); m1ML, 1.3

- Parámetros paleobiológicos: las estimaciones de masa corporal realizadas según el diámetro antero-posterior del m1, con ecuaciones para félidos, indican que su peso rondaba los 171.8 kg (rango de masa de 164.3-179.3 kg), con un tamaño de presa típica de unos 260-330 kg y de presa máxima de 840-910 kg (ver Anexo 2B).

- Análisis multivariados: el análisis de componentes principales indicó la presencia de 12 componentes, de los cuales el primero explica más del 99% de la varianza de la muestra. Al graficar los valores de estos componentes, el material fósil queda por fuera de cualquiera de los grupos, entre el morfoespacio de *Panthera onca* y *Panthera atrox*. Los coeficientes de carga del primer componente muestran que la variable que más influye es la longitud total de la mandíbula, seguido de la LSD c-m1 y la distancia angular-coronoides. El análisis de cluster jerárquico agrupa el material en estudio con los de *P. onca* (Anexo 3A: Tabla 3 y Figs. 7-9).

- Observaciones: constituye uno de los pocos registros debidamente documentado de *Panthera* (*P. cf. onca*) para la Formación Dolores.
- Material referido: FC-DPV 501 (Anexo 1A: Fig. 7), m1 derecho asignado a *Panthera onca*.
- Procedencia geográfica y estratigráfica: localidad de Soca, depto. de Canelones. Formación Libertad. Pleistoceno medio-Holoceno temprano.
- Descripción comparativa: molar netamente secodonte, en este se distinguen las dos cúspides características, paracónido anterior y protocónido posterior. La cúspide posterior es más alta que la anterior como en *Panthera onca*, *Puma concolor* y también en el extinto dientes de sable *Smilodon gracilis* (Berta, 1995), el cual es, comparativamente en tamaño, similar a estos grandes félidos sudamericanos (Christiansen y Harris, 2005). Ambas cúspides están separadas por una escotadura en su parte media la cual equidista de ambas márgenes del diente. Por ende, la diferencia de tamaño entre paracónido y protocónido no es muy acentuada, como en *P. onca* o *P. concolor* (Méndez-Alzola, 1941), a diferencia de *S. gracilis* donde dicha escotadura se presenta diferente (tiene forma de letra “U”) y esta es mucho más profunda, delimitando un protocónido más grande antero-posteriormente que el paracónido (Berta, 1987). En la base del protocónido, se observa la presencia de un pequeño talónido.
- Medidas: m1AP, 2.3 (23); m1ML, 1.0; m1CH, 1.3
- Parámetros paleobiológicos: las estimaciones de masa corporal realizadas en base al m1, según ecuaciones para félidos, indican que su peso rondaba los 102.6 kg (rango de masa de 100.76-104.48 kg), con un tamaño de presa típica de unos 100-150 kg y de presa máxima de 470-500 kg (ver Anexo 2B).
- Análisis multivariados: el análisis de componentes principales indicó la presencia de 2 componentes, de los cuales el primero explica más del 96% de la varianza de la muestra. Al graficar los valores de estos componentes, el material fósil queda bastante por fuera del rango de distribución de la muestra, hacia los valores de mayores dimensiones. Los coeficientes de carga del

primer componente muestran que la variable que más influye es el correspondiente diámetro antero-posterior de esta pieza dentaria. El análisis de cluster jerárquico agrupa el material en estudio con *P. onca* (Anexo 3A: Tabla 4 y Figs. 10-12).

- Observaciones: el material fue referenciado en Manzuetti *et al.* (2016a). Constituye el primer registro debidamente documentado de *Panthera (P. onca)* para la Formación Libertad.

- Material referido: FC-DPV 1890 (Anexo 1A: Fig. 8), hemimandíbula izquierda con canino y m1 asignado a *Panthera onca*.

- Procedencia geográfica y estratigráfica: Arroyo Malo, depto. de Tacuarembó. Formación Sopas. Pleistoceno tardío.

- Descripción comparativa: rama mandibular izquierda de considerables dimensiones, bastante mayores que la de *Puma concolor* y levemente superiores a las de *Panthera onca* (Merriam y Stock, 1932; Méndez-Alzola, 1941; Chimento y Dondas, 2017). Presenta el proceso angular bien preservado, mientras que el cóndilo y el proceso coronoides se encuentran fracturados. Su borde inferior se presenta recto. De la dentición se conservan el canino y el m1. El canino es muy robusto; del m1, netamente secodonte, se distinguen las dos cúspides características (paracónido anterior y protocónido posterior), con una escotadura en su parte media la cual equidista de ambas márgenes del diente como en los grandes félidos sudamericanos actuales (la diferencia de tamaño entre paracónido y protocónido no es muy acentuada) (Méndez-Alzola, 1941). La cúspide posterior es más alta que la anterior; en la base del protocónido, se observa la presencia de un pequeño talónido.

- Medidas: LT, 18.6; Hm1, 3.9; Bm1, 1.75; m1-Cónd, 8.1; Ang-Cónd, 3.9. LSDc-m1, 10.4; cAP, 1.7; cML, 1.85; m1AP, 2.4 (24.45); m1M-L, 1.1; m1CH, 1.0

- Parámetros paleobiológicos: las estimaciones de masa corporal realizadas en base al m1, según ecuaciones para félidos, indican que su peso rondaba los 124.9 kg (rango de masa de 121.41-128.38 kg), con un tamaño de presa típica de 140-200 kg y de presa máxima de alrededor de 600-610 kg (ver Anexo 2B).

- Análisis multivariados: el análisis de componentes principales indicó la presencia de 9 componentes, de los cuales el primero explica prácticamente el 97% de la varianza de la muestra. Al graficar los valores de los primeros dos componentes, el material fósil si bien no se agrupa en ningún diagrama queda ubicado en el mismo cuadrante que los ejemplares más grandes de *P. onca*. Los coeficientes de carga del primer componente muestran que la variable que más influye es la longitud de la mandíbula, seguida por la longitud de la serie dentaria c-m1. El análisis de cluster jerárquico agrupa claramente el material en estudio con *Panthera onca* (Anexo 3A: Tabla 5 y Figs. 13-15).
- Observaciones: este material fue encontrado espacialmente asociado al material FC-DPV 1549 (Ubilla, com. pers.). El mismo fue referenciado en Manzuetti *et al.* (2016a).
- Material referido: FC-DPV 1909 (Anexo 1A: Fig. 9), fragmento de falange asignado a cf. *Panthera onca*.
- Procedencia geográfica y estratigráfica: Arroyo Malo, depto. de Tacuarembó. Formación Sopas. Pleistoceno tardío.
- Descripción comparativa: corresponde al extremo proximal de una falange proximal de un félido, de gran porte, la epífisis proximal en vista proximal se presenta redondeada, los cóndilos de la cavidad glenoidea, en vista dorsal, son oblicuos hacia adentro. La parte palmar, en vista lateral, se presenta plana y ancha. En la región media de la diáfisis se identifican las marcas del ligamento anular como en *Panthera onca* (en *Puma concolor* se ubican más hacia la zona distal) (Morales-Mejía *et al.* 2010). La carilla que articula con el metapodial, en vista dorsal, es relativamente profunda. El borde dorsal es levemente irregular y no tan redondo como en *Puma concolor* (Morales-Mejía *et al.* 2010).
- Medidas: DML-P, 1.7; DDV-P, 1.5
- Material referido: FC-DPV 3010 (Anexo 1A: Fig. 10), canino superior asignado a *Panthera onca*.

- Procedencia geográfica y estratigráfica: Paso del Potrero, Arerungá, depto. de Salto. Formación Sopas. Pleistoceno tardío.
- Descripción comparativa: material altamente carbonatado; en base a su tamaño (diámetro transverso y antero-posterior) y morfología general, solo puede corresponder a un canino de un gran félido sudamericano (*Puma concolor* o *Panthera onca*) (Morales-Mejía *et al.*, 2010). Este presenta una corona de forma cónica acentuada y, por regla general para dichos caninos, la raíz se encuentra más desarrollada que la corona dentaria. Esta última está fracturada, en parte, en sentido longitudinal y también transversal, hacia el ápice de la misma. Según la robustez y leve curvatura que presenta, se asemeja mucho más a un canino superior de estos félidos que a uno inferior (los cuales son bastante más curvos y agudos que los primeros) (Manzuetti, obs. pers.). Por el estado del material, las pequeñas y sutiles diferencias (surcos, crestas, rebordes) en la configuración de los caninos, tanto superiores e inferiores, que permiten diferenciar dichas especies no se preservan o son de difícil identificación. Sin embargo, sus medidas absolutas son bastante mayores que las de *P. concolor* y más cercanas a los promedios para *P. onca* (Van Valkenburgh y Ruff, 1987; Morales-Mejía *et al.*, 2010).
- Medidas: CAP, 1.7; CML, 1.4
- Análisis multivariados: el análisis de componentes principales indicó la presencia de 2 componentes, de los cuales el primero explica más del 96% de la varianza de la muestra. Al graficar los valores de los primeros dos componentes, el material fósil se agrupa en el morfoespacio de los datos que corresponden al canino superior de *Panthera onca*. Los coeficientes de carga del primer componente muestran que la variable que más influye es el diámetro antero-posterior del canino, aunque con un gran aporte de su diámetro medio-lateral. El análisis de cluster jerárquico agrupa claramente el material en estudio con *Panthera onca* (Anexo 3A: Tabla 6 y Figs. 16-18).
- Material referido: FC-DPV 3025 (Anexo 1A: Fig. 11), fragmentos de la región posterior del cráneo asignados a *Panthera onca*.

- Procedencia geográfica y estratigráfica: Río Cuareim, depto. de Artigas. Formación Sopas. Pleistoceno tardío.
- Descripción comparativa: material altamente fragmentado, solo se preserva la región superior de la cresta sagital, parte de la región del basicráneo y fragmentos varios indeterminados. La cavidad glenoidea es netamente transversa y, en norma ventral, presenta una configuración y tamaño mucho más coherente con *Panthera onca* que con *Puma concolor*. Particularmente se destaca en esta el proceso post-glenoideo, el cual no es redondeado como en *P. concolor* y es más parecido al de *P. onca* (ver Merriam y Stock, 1932). El foramen oval se presenta grande. La bulla timpánica no se encuentra preservada, la extensión hacia adelante del proceso ectotimpánico es muy similar al de *P. onca* (ver Merriam y Stock, 1932). El proceso mastoideo, en vista ventral, es tan largo como ancho y muy desarrollado, al igual que en *P. onca* mientras que en *P. concolor* este es relativamente elongado antero-posteriormente, más angosto y pequeño.
- Medidas: CGAP, 2.2; CGT, 4.9
- Material referido: MCP 1908 (Anexo 1A: Fig. 12), fragmento de rama mandibular derecha asignada a cf. *Panthera onca*.
- Procedencia geográfica y estratigráfica: Barrancas de San Pedro, depto. de Colonia. Formación Dolores. Pleistoceno tardío-Holoceno temprano.
- Descripción comparativa: fragmento de mandíbula sin presencia de dientes, solo se preservan los alvéolos del pm3, pm4 (con raíz posterior) y m1 (con raíz posterior). No se observan rastros de un pequeño diastema entre el pm3 y el pm4 como en *S. gracilis* (Berta, 1995). Asimismo, en su margen externa y debajo del pm3 (y también anterior a este) se identifican los forámenes característicos de los grandes félidos actuales (por ejemplo *Puma concolor* y *Panthera onca*) (Méndez-Alzola, 1941), a diferencia de *S. gracilis* en donde ambos son anteriores al pm3 (Berta, 1995). En base a su tamaño diferencial, estos forámenes son más similares a los de *Panthera onca* que a los de *Puma concolor*.

En *P. concolor* estos son casi del mismo tamaño, mientras que en *P. onca* el anterior es notablemente más grande que el posterior (que es el que está debajo del pm3).

- Medidas: pm3AP, 1.7; pm3ML, 0.9; pm4AP, 2.2; pm4ML, 1.0; m1AP, 2.5 (25); m1ML, 1.2

- Parámetros paleobiológicos: las estimaciones de masa corporal realizadas en base al m1, según ecuaciones para félidos, indican que su masa promedio rondaba los 134.2 kg (rango de masa de 129.9-139.4 kg), con un tamaño de presa típica de unos 165-230 kg y de presa máxima de unos 660 kg (ver Anexo 2B).

- Análisis multivariados: el análisis de componentes principales indicó la presencia de 6 componentes, de los cuales el primero explica más del 86% de la varianza de la muestra (alrededor del 93% con los primeros dos componentes). Al graficar los valores de estos componentes, el material fósil queda bastante por fuera del rango de distribución de la muestra, hacia los valores de mayores dimensiones. Los coeficientes de carga del primer componente muestran que la variable que más influye es el correspondiente diámetro antero-posterior del pm4, seguido de la misma medida para el m1. El análisis de cluster jerárquico agrupa el material en estudio con *P. onca* (Anexo 3A: Tabla 7 y Figs. 19-21).

- Observaciones: constituye uno de los pocos registros debidamente documentado de *Panthera* (cf. *P. onca*) para la Formación Dolores.

Smilodon populator Lund, 1842

- Material referido: MNHN-P 957 (Anexo 1A: Fig. 13), cráneo asignado a *Smilodon populator*.

- Procedencia geográfica y estratigráfica: Arroyo Limetas, depto. de Colonia. Formación Dolores. Pleistoceno tardío-Holoceno temprano.

- Descripción comparativa: cráneo de considerable tamaño, mucho mayor que aquellos de *Smilodon gracilis* (Berta, 1995), *Smilodon fatalis* (Merriam y Stock, 1932; Kurtén y Werdelin, 1990) e incluso levemente superior a muchos de los *Smilodon populator* de grandes dimensiones (Méndez-Alzola,

1941; Kurtén y Werdelin, 1990). En norma dorsal, el cráneo se presenta elongado y, según la disposición de los arcos cigomáticos, más bien angosto. Los nasales se encuentran fracturados, hacia su extremo distal estos son amplios. El proceso post-orbital es ancho mientras la constricción post-orbitaria se encuentra muy marcada. En norma lateral, en la zona rostral de este, se observa que el premaxilar es bastante procumbente; los nasales se encuentran levantados a diferencia de lo que sucede en *S. fatalis* en donde son más aplanados (Kurtén y Werdelin, 1990). En la zona posterior del cráneo, la cresta lambdoidea se une al proceso mastoideo formando un ángulo, algo característico en *S. populator*, mientras en *S. fatalis* es más bien recto (Kurtén y Werdelin, 1990). En norma ventral, hacia su extremo posterior, se destacan los procesos mastoideos de gran tamaño; se preservan las bullas timpánicas. En general, la serie dentaria derecha está mejor conservada que la izquierda. Los M1 no se preservan mientras que los caninos están fracturados, aunque se estima que la altura de la corona de estos últimos rondaba los 16-17 cm (ver Anexo 4). Ambos caninos superiores están presentes, el PM4 izquierdo presenta sus cúspides fracturadas, mientras que el PM4 derecho presenta solo el parametacono fracturado.

- Medidas: LT, 39.2; LCB, 37,9 (379); LOO, 24.2 (242); AM, 24; AR, 11.9; AIO, 11.2; CPO, 10; BM, 15.2; BC, 8.3; FOT, 3.5; FODV, 3.2. LSD I-PM4, 16.8; LSD PM3-PM4, 6.3; Ds, 2.2; CAP, 5.2; CML, 2.4; PM3AP, 1.9e; PM3ML, 1.2e; PM4AP, 4.4; PM4ML, 1.8

- Parámetros paleobiológicos: las estimaciones de masa corporal, utilizando ecuaciones para félidos actuales dan, en promedio, un organismo de 407.6 kg (rango de masa de 379.1-436.1 kg). Según esta masa promedio, la presa típica rondaba los 1260-1300 kg y la presa máxima unos 2000-2700 kg (ver Anexo 2B).

- Análisis multivariados: el análisis de componentes principales indicó la presencia de 4 componentes, de los cuales el primero explica más del 89% de la varianza de la muestra (entre los dos primeros casi el 98% de esta). Al graficar los primeros dos componentes, el material fósil queda por fuera del rango de los valores superiores en la distribución, particularmente más cerca de *S. populator*. Los coeficientes de carga del primer componente muestran que la variable que más

influye es la longitud cóndilo-basal, mientras que de las restantes solo el ancho cigomático tiene un aporte significativo. Por último, el correspondiente análisis de cluster jerárquico agrupa el material en estudio con *Smilodon populator* (Anexo 3A: Tabla 8 y Figs. 22-24).

- Observaciones: el material fue referenciado en Manzuetti *et al.* (2016b).

- Material referido: MNHN-P 27880 (Anexo 1A: Fig. 14), metatarsianos, falanges proximales y medias asignadas a *Smilodon cf. populator*.

- Procedencia geográfica y estratigráfica: Arroyo Aparicio, depto. de Canelones. Formación Dolores. Pleistoceno tardío-Holoceno temprano.

- Descripción comparativa: los metatarsos son, en general, cortos en relación con los de *Puma concolor* y más largos que los de *Panthera onca*. Sin embargo, son mucho más robustos que los de cualquiera de estos félidos (Morales-Mejía *et al.*, 2010) e inclusive superan en algunas medidas a aquellos de *Smilodon fatalis* (Merriam y Stock, 1932). En base a la morfología general, estos elementos pertenecen al pie derecho del referido felido dientes de sable. El Mtt. 3 se encuentra bien preservado, solo la epífisis proximal está levemente fracturada. Aún así, en vista proximal, presenta una forma triangular típica de felido. En vista lateral, esta es levemente curvada. Las falanges proximales, al igual que los metápodos, son robustas. La diáfisis de estas se presentan, en vista lateral, más bien planas. En vista ventral, se observan que las marcas de inserción de los tendones (ligamento anular) se ubican en la región distal de la diáfisis. Los cóndilos en la parte más distal de esta están separados. El borde ventral entre las cavidades glenoideas es relativamente angosto, mientras que el borde dorsal es redondeado. La carilla que articula con los metapodiales, en su vista dorsal, se presenta somera. Las falanges medias también son robustas. La diáfisis de estas, en vista palmar, se presenta corta, recta y ancha. La cavidad en la región palmar de la epífisis proximal está bien delimitada. Las cavidades glenoideas, en vista proximal, se presentan amplias. El borde palmar es más bien plano. Las falanges, al no poder ser asignadas a un determinado dedo, han sido identificadas con números (1, 2 y 3 las proximales; 4, 5 y 6 las medias).

- Medidas: Mtt III: LT, 9.0e; DDV-P, 3.0e; DML-Di, 2.0; DDV-Di, 1.6; DML-D, 2.2; DDV-D, 1.9.
Falanges proximales: 1) LT, 3.9; DML-P, 2.2; DDV-P, 1.9; DML-Di, 1.6; DDV-Di, 1.3; DML-D, 1.6; DDV-D, 1.1; 2) LT, 4.4; DDV-P, 1.9; DML-Di, 1.6; DDV-Di, 1.3; DML-D, 1.6; DDV-D, 1.1; 3) LT, 4.3; DML-P, 2.1; DDV-P, 1.8; DML-Di, 1.5; DDV-Di, 1.3, DML-D, 1.6 DDV-D, 1.0.
Falanges medias: 4) LT, 2.6; DML-P, 1.7; DDV-P, 1.6; DML-Di, 1.4; DDV-Di, 1.2; DML-D, 1.5; DDV-D, 1.1; 5) LT, 2.9; DML-P, 1.6; DDV-P, 1.5; DML-Di, 1.3; DDV-Di, 1.0; DML-D, 1.4; DDV-D, 1.0; 6) LT, 2.9; DML-P, 1.7; DDV-P, 1.5; DML-Di, 1.4; DDV-Di, 1.1; DML-D, 1.5; DDV-D, 1.2

Smilodon fatalis Leidy, 1868

- Material referido: CBM 13 (Anexo 1A: Fig. 15), cráneo asignado a *Smilodon fatalis*.
- Procedencia geográfica y estratigráfica: Arroyo Tres Cruces Grande, depto. de Artigas. Formación Sopas. Pleistoceno tardío.
- Descripción comparativa: en norma superior, el cráneo se presenta elongado y más bien angosto, con una región craneal que se encuentra alargada en comparación con su región facial, más similar a *Smilodon populator* que a *Smilodon fatalis* (Kurtén y Werdelin, 1990). Sin embargo, en norma lateral, en la parte rostral del mismo, se observa que los nasales no se encuentran elevados de manera pronunciada como en *S. populator* y, en la parte posterior, la cresta lambdoidea configura una trayectoria rectilínea hacia el proceso mastoideo (no forma un ángulo), características presentes en *S. fatalis* que lo diferencian claramente de *S. populator* (Kurtén y Werdelin, 1990). Las series dentarias están bien preservadas, en ambas falta el M1 y la izquierda presenta el canino fracturado. El canino preservado tiene un desarrollo como en *S. fatalis* y *S. populator* y son considerablemente más largos, más curvos y más groseramente aserrados que los de *S. gracilis* (Berta, 1987). En los dos PM4 se identifica la llamada cúspide rudimentaria anterior (Méndez-Alzola, 1941) y sus respectivos protoconos se encuentran relativamente reducidos en comparación con *S. gracilis* (Berta, 1987; Rincón *et al.*, 2011). En base a su tamaño absoluto, se desprende que estos dientes

(canino superior y PM4) son más chicos que los de *S. populator* (Méndez-Alzola, 1941) y más grandes que los de *S. gracilis* (Berta, 1987, 1995), cayendo en el rango comparable con aquellos de *S. fatalis* (Merriam y Stock, 1932). Según el desgaste de las piezas dentarias, particularmente los PM4, se infiere que era un organismo adulto.

- Medidas: LT, 31.96; LCB, 28.95 (289.5); LOO, 18.3 (183); AM, 18.8; AR, 9.4; AIO, 8.8; CPO, 6.1; BM, 12.8; BC, 6.75; FOT, 3.0; FODV, 2.1. LSD I-PM4, 14.3; Ds, 2.25; CAP, 4.2; CML, 2.1; CCH, 14; PM3AP, 1.65; PM3ML, 0.8; PM4AP, 3.5; PM4ML, 1.45

- Parámetros paleobiológicos: las estimaciones de masa corporal realizadas según la longitud cóndilo-basal y la distancia orbito-occipital dan un valor promedio de 164.8 kg (rango de masa de 140.9-188.7 kg), mientras que la presa típica rondaba los 240-310 kg, la máxima era de unos 810-860 kg (ver Anexo 2B).

- Análisis multivariados: el análisis de componentes principales indicó la presencia de 4 componentes, de los cuales el primero explica alrededor del 88% de la varianza de la muestra (entre los dos primeros se explica más del 98% de esta). Al graficar los primeros dos componentes, el material fósil queda agrupado entre los ejemplares de *S. fatalis*, en el rango de los valores más pequeños de la distribución. Los coeficientes de carga del primer componente muestran que la variable que más influye es la longitud cóndilo-basal, mientras que las restantes tienen un aporte menor en comparación a esta. Por último, el correspondiente análisis de cluster jerárquico agrupa el material en estudio con *Smilodon fatalis* (Anexo 3A: Tabla 9 y Figs. 25-27).

- Observaciones: constituye el primer registro debidamente documentado de *Smilodon fatalis* para el territorio uruguayo, particularmente para la Formación Sopas, y el primer registro extra-Andino del taxón para Sudamérica.

- Material referido: FC-DPV 683 (Anexo 1A: Fig. 16), fragmentos craneanos (nasal, premaxilar con I3, maxilar, entre otros indeterminados), PM4 izquierdo, m1 derecho fracturado, fragmentos de atlas, axis y otras tres vértebras cervicales asignadas a *Smilodon cf. fatalis*.

- Procedencia geográfica y estratigráfica: Villa Manuela, depto. de Canelones. Formación Libertad. Pleistoceno medio-Holoceno temprano.
- Descripción comparativa: el I3 izquierdo, que está asociado al premaxilar, se encuentra fracturado en sentido transversal. El PM4 está en buen estado de preservación, presenta sus tres raíces (anterior, posterior y antero-interna) y se encuentra asociado a parte del hueso maxilar. Se identifica en esta pieza dentaria la llamada cúspide rudimentaria anterior característica de este género y ausente en félidos actuales (Méndez-Alzola, 1941). No se evidencia la presencia de protocono en este diente, el metastilo se encuentra fracturado. El m1, es el carnicero inferior derecho, presenta la cúspide posterior (protocónido) más baja que la anterior (paracónido), lo que también es característico de este género (Méndez-Alzola, 1941). Esta última, en este caso, se encuentra fracturada longitudinalmente. A su vez, el tamaño del PM4 es mayor a los reportados para *S. gracilis* (Berta, 1987, 1995) y menor que los de *S. populator* (Méndez-Alzola, 1941; Kurtén y Werdelin, 1990), cayendo en el rango de medidas conocidas para *S. fatalis* (Merriam y Stock, 1932; Berta, 1985). Según el desgaste oclusal evidenciado en las piezas dentarias, principalmente en el m1 y en el PM4, se infiere que era un organismo adulto.
- Medidas: PM4AP, 3.8; PM4ML, 1.4
- Análisis multivariados: el análisis de componentes principales indicó la presencia de 2 componentes, de los cuales el primero explica más del 95% de la varianza de la muestra. Al graficar estos dos componentes, el material fósil queda apenas por fuera del rango de los valores más inferiores en la distribución de *S. fatalis*. Los coeficientes de carga del primer componente muestran que la variable que más influye es el diámetro antero-posterior del PM4. El análisis de cluster jerárquico agrupa el material en estudio con *Smilodon fatalis* (Anexo 3A: Tabla 10 y Figs. 28-30).
- Observaciones: constituye el primer registro debidamente documentado de un organismo afín a *Smilodon fatalis* (*S. cf. fatalis*) para la Formación Libertad.

- Material referido: MLR 360 (Anexo 1A: Fig. 17), quinto metacarpiano completo de la mano derecha asignado a *Smilodon cf. fatalis*.
- Procedencia geográfica y estratigráfica: Arroyo Arenal Chico, depto. de Soriano. Formación Dolores. Pleistoceno tardío-Holoceno temprano.
- Descripción comparativa: en su extremo proximal, la carilla que articula con el unciforme, es más bien triangular y ancha (a diferencia de lo que sucede por ejemplo en *Panthera onca*, en donde esta se presenta de forma rectangular) (Morales-Mejía *et al.*, 2010); en vista lateral izquierda, la carilla que articula con el Mtc IV es pequeña y presenta una marcada depresión; en vista lateral derecha se identifica una acusada depresión. La diáfisis se presenta ancha y recta, hacia su extremo distal se evidencia la presencia de una cresta, la quilla palmar en dicha articulación distal se presenta prominente (Merriam y Stock, 1932). Debido a que las epífisis se encuentran soldadas, se infiere que era un animal adulto. Estos elementos son mucho más grandes y robustos que lo que presentan los grandes félidos sudamericanos actuales (Morales-Mejía *et al.*, 2010). En base a las medidas (Merriam y Stock, 1932; Méndez-Alzola, 1941, Rodrigues *et al.*, 2004) pero más aún a su forma general (sus epífisis, tanto proximal como distal, en vista dorsal, se presentan de contornos más redondeadas y no tan angulosas y prominentes como aquellas de *S. populator*), dicho metápodo se asemeja mucho más en apariencia a los de *S. fatalis* que a los de *S. populator* (Merriam y Stock, 1932; Kurtén y Werdelin, 1990).
- Medidas: LT, 7.1; DML-P, 2.3; DDV-P, 2.7; DML-Di, 1.6 (16); DDV-Di, 1.5; DML-D, 2.4; DDV-D, 1.7
- Parámetros paleobiológicos: la única estimación de masa corporal realizada en base al diámetro transversal de la diáfisis para este metápodo es de 237.4 kg. Las estimaciones de presa potencial se ubican en el entorno de los 480-550 kg y la de presa máxima en 1160-1380 kg (ver Anexo 2B).
- Observaciones: según información de catálogo, originalmente fue asignado por su colector, Lucas Roselli, a la Formación Libertad. En la actualidad, la zona del Arroyo Arenal Chico se corresponde a sedimentos de la Formación Dolores (ver Corona *et al.*, 2013). Constituye el primer registro

debidamente documentado de un organismo afín a *Smilodon fatalis* (*S. cf. fatalis*) para dicha unidad.

- Material referido: MNHN-P 1770 (Anexo 1A: Fig. 18), fémur izquierdo completo asignado a *Smilodon cf. fatalis*.

- Procedencia geográfica y estratigráfica: Cabo Polonio, depto. de Rocha. Pleistoceno *sensu lato*.

- Descripción comparativa: en su extremo proximal se destaca la cabeza femoral, de forma semicircular acentuada, aunque no tanto como en *S. populator*. El trocánter mayor es más curvo que en félidos actuales y se extiende por encima de la cabeza femoral, mientras que el trocánter menor está muy desarrollado. La diáfisis es ancha, lo cual se evidencia desde el punto medio de esta hacia sus extremos, y levemente curvada. En su extremo distal, en vista dorsal, la articulación para la patela (rotula) es bastante cuadrangular aunque no tan cóncava como en félidos actuales pero más que en *S. populator* y sus bordes son dorsalmente prominentes. En norma posterior, la fosa intercondiloidea si bien se encuentra más excavada que en félidos actuales, esta también es más angosta (Merriam y Stock, 1932; Méndez-Alzola, 1941). En base a que las epífisis se encuentran fusionadas, se infiere que era un organismo adulto. Aparte de lo ya mencionado, se diferencia de los demás grandes félidos sudamericanos (*P. onca* y *P. concolor*) debido a su mayor tamaño absoluto y, más aún, su mayor robustez (Méndez-Alzola, 1941). Comparativamente, si bien cae en el rango de tamaño (longitud total) conocido tanto para *S. populator* como para *S. fatalis*, este es mucho menos robusto (diámetros antero-posterior y transversal a nivel de las epífisis y la diáfisis) que en el primero y caen dentro del rango de *S. fatalis* (Merriam y Stock, 1932; Méndez-Alzola, 1941; Churcher, 1967; Castro y Langer, 2008).

- Medidas: LT, 37.8 (378); DML-P, 9.2; DDV-P, 4.1; DML-Di, 3.3 (33); DDV-Di, 3.0 (30); DML-D, 7.7; DDV-D, 7.4

- Parámetros paleobiológicos: las estimaciones de masa corporal realizadas en base a la longitud total de este hueso así como a su respectivo diámetro transversal y dorso-ventral a nivel de la diáfisis

es de 181.3 kg en promedio (rango de masa de 157.1-222.83 kg), mientras que su presa típica rondaba los 290-360 kg y su presa máxima los 890-970 kg (ver Anexo 2B).

- Análisis multivariados: el análisis de componentes principales indicó la presencia de 5 componentes, de los cuales el primero explica alrededor del 98% de la varianza de la muestra. Al graficar los valores de los primeros dos componentes, el material fósil queda agrupado en el rango más inferior de los ejemplares de *S. fatalis*. Los coeficientes de carga del primer componente muestran que la variable que más influye es la longitud total del fémur, con un aporte significativo del diámetro transversal a la altura de ambas epífisis. El análisis de cluster jerárquico es congruente con lo anterior, agrupando el material en estudio con *Smilodon fatalis* (Anexo 3A: Tabla 11 y Figs. 31-33).

- Observaciones: el material fue encontrado rodado, según información de catálogo, por lo que podría corresponder a la Formación Chuy (esencialmente de origen marginal marino) o a unidades continentales pleistocenas que se intercalan con esta (tanto a la Formación Dolores como a la Formación Libertad) (Martínez y Ubilla, 2004; Ubilla y Martínez, 2016). Debido a esto, este material no es tenido en cuenta para los estudios paleofaunísticos.

Leopardus pardalis Linnaeus, 1758

- Material referido: FC-DPV 1884 (Anexo 1A: Fig. 19), elementos postcraneales (huesos largos varios, vértebras, costillas, fragmento de pelvis, elementos del tarso, metápodos, falanges) asignados a cf. *Leopardus pardalis*.

- Procedencia geográfica y estratigráfica: Arroyo Malo, depto. de Tacuarembó. Formación Sopas. Pleistoceno tardío.

- Descripción comparativa: material fragmentado y altamente carbonatado, corresponden a una tibia derecha y a extremos distales de un húmero y fémur; a vértebras cervicales, torácicas y lumbares; costillas varias; fragmento de pelvis derecho; un calcáneo derecho; varios metápodos y falanges

proximales y medias. En el Mtc I, en vista posterior, la cresta distal se encuentra en la región central de la diáfisis. La carilla que articula con el trapecio se presenta ancha. En la falange uno del dedo uno (manus), en vista dorsal, la cavidad que articula con el metacarpiano uno es profunda y bien delimitada, en vista palmar, se observa la presencia de una prolongación en la diáfisis. La falange uno (o falange proximal), en general, presenta la diáfisis, en vista lateral, curvada hacia su extremo anterior y recta en su parte palmar. Los cóndilos en su parte más distal se encuentran separados. El borde dorsal entre las cavidades glenoidales se presenta en forma de letra “V”. La carilla que articula con los metápodos, en vista dorsal, es profunda. El borde dorsal en la epífisis proximal es redondo. La diáfisis de la falange dos (o falange media), en su vista palmar se presenta corta, recta y ancha; en la epífisis proximal se observa la presencia de una cavidad. En vista proximal, las cavidades glenoidales se presentan más bien amplias y su borde palmar es curvo. En la tibia, en vista lateral, se observa que la cresta tibial forma un ángulo bien marcado en su extremo proximal, a la altura de la tuberosidad tibial, el cual solo se identifica, dentro de los felinos del género *Leopardus*, en *L. pardalis* (así como también en félidos de mayor tamaño, tanto actuales (*Puma concolor* y *Panthera onca*) y fósiles (*Puma pumoides*)) (ver Chimento *et al.*, 2014). Debido a que las epífisis de este elemento esquelético se encuentran soldadas se infiere que era un animal adulto. En el calcáneo, la forma de la carilla que articula con el cuboide, en vista distal, es levemente circular. Se observa la presencia de un vértice marcado hacia su extremo posterior. En la misma vista, se evidencia la presencia de una prolongación en su borde lateral. La apófisis anterior, en vista anterior, es levemente curvada. Se aprecia un surco profundo y bien definido entre dicha apófisis y el sustentáculo. Debajo y detrás de esta apófisis se identifica un surco profundo que corresponden a marcas de inserción muscular. En vista anterior, su borde lateral es más bien recto. En base a sus medidas, todos estos elementos esqueléticos referidos son mucho más pequeños y gráciles que los de *Panthera onca* y *Puma concolor* (Méndez-Alzola, 1941; Morales-Mejía *et al.*, 2010), estando en el rango de tamaños (o levemente por encima) de los felinos chicos (Seymour, 1999).

- Medidas: Tibia: LT, 16.7 (167.33); DML-P, 3.0; DDV-P, 2.7; DML-Di, 1.2 (12.36); DDV-Di, 1.3 (12.65); DML-D, 2.4; DDV-D, 1.7. Calcáneo: LT, 4.5; AT, 1.9. Mtc I: LT, 1.7; DML-P, 1.0; DDV-P, 0.7; DML-Di, 0.8; DDV-Di, 0.7; DML-D, 0.7; DDV-D, 0.5. Falange proximal del dedo 1 (pulgar de la mano): LT, 1.3; DML-P, 0.9; DDV-P, 0.5; DML-Di, 0.8; DDV-Di, 0.6; DML-D, 0.7; DDV-D, 0.5. Falange proximal (completa): LT, 1.9; DML-P, 0.8; DDV-P, 0.6; DML-Di, 0.6; DDV-Di, 0.4; DML-D, 0.6; DDV-D, 0.5. Falange media (izquierda): LT, 1.5; DML-P, 0.8; DDV-P, 0.7; DML-Di, 0.5; DDV-Di, 0.5; DML-D, 0.6; DDV-D, 0.5

- Parámetros paleobiológicos: las estimaciones de masa corporal, realizadas sobre medidas de la tibia con ecuaciones para félidos, indican que se trataba de un organismo de unos 18.8 kg promedio (rango de masa de 16.9-20.5 kg). La masa corporal de la presa típica era de unos 4-11 kg y la de la presa máxima de 50-90 kg (ver Anexo 2B).

- Análisis multivariados: para la tibia, el análisis de componentes principales indicó la presencia de 5 componentes, de los cuales el primero explica más del 99% de la varianza de la muestra. Al graficar los valores de los primeros dos componentes, el material fósil queda por fuera de los grupos de estudio, hacia los valores más grandes de *Leopardus pardalis*. Los coeficientes de carga del primer componente muestran que la variable que más influye es la longitud total de la tibia, con un aporte poco significativo de las demás variables. El análisis de cluster jerárquico agrupa el material en estudio, aunque no de manera exclusiva, con los de *L. pardalis* (Anexo 3A: Tabla 12 y Figs. 34-36). Para el calcáneo, el ACP indicó la presencia de 2 componentes, de los cuales el primero explica más del 97% de la varianza de la muestra. Al graficar los valores de los primeros dos componentes, el material fósil queda apenas por fuera de los grupos de estudio, hacia los valores más grandes de *Leopardus pardalis*. Los coeficientes de carga del primer componente muestran que la variable que más influye es la longitud total del calcáneo, aunque a diferencia de lo ocurrido con la tibia, hay un aporte significativo de la otra variable. El análisis de cluster jerárquico agrupa el material en estudio con los de *L. pardalis* (Anexo 3A: Tabla 13 y Figs. 37-39).

- Observaciones: el material fue referenciado en Ubilla *et al.* (2009a).

- Material referido: FC-DPV 2890 (Anexo 1A: Fig. 20), cráneo y mandíbula asignado a cf. *Leopardus pardalis*.
- Procedencia geográfica y estratigráfica: Arroyo Malo, depto. de Tacuarembó. Formación Sopas. Pleistoceno tardío.
- Descripción comparativa: el cráneo está muy deformado y tiene un tamaño considerablemente mayor al de un gato montés adulto (*Leopardus geoffroyi*) y menor al de un puma (*Puma concolor*) (Manzuetti y Perea, obs. pers.). En norma lateral, se evidencia una caja craneana abultada y una cresta sagital poco desarrollada, el rostro se presenta corto. En norma dorsal, si bien solo se preserva el arco cigomático izquierdo, se evidencia que este es amplio y extendido lateralmente; el proceso post-orbitario se presenta ancho, la constricción post-orbitaria está poco acentuada. En norma ventral, se destaca la ampolla auditiva, la cual es relativamente estrecha. La mandíbula se presenta alta y robusta, con relativamente baja y larga apófisis coronoides en sentido antero-posterior. Los caninos son cónicos, presentando los superiores un desarrollo mayor que los inferiores. Los molariformes son francamente secodontes, el PM4 es grande.
- Medidas: Cráneo: LT, 13.9e; AM, 11.6e; AR, 4.0; AIO, 3.2; CPO, 3.9; LOO, 10e. LSD I-PM4, 5.5; Ds, 0.4; CAP, 1.1; CML, 0.7; CCH, 2.1; PM3AP, 1.1; PM3ML, 0.6; PM3CH, 0.8; PM4AP, 1.6; PM4ML, 0.9; PM4CH, 0.9. Hemimandíbula derecha: LT, 9.5; m1-Cónd, 4.6; Hm1, 2.2; Bm1, 0.9. LSD c-m1, 5.2; LSD pm3-m1, 3.5; Di, 0.7; cAP, 0.9; cML, 0.7; cCH, 1.6; pm3AP, 1.0; pm3ML, 0.5; pm3CH, 0.6e; pm4AP, 1.1; pm4ML, 0.6; pm4CH, 0.8; m1AP, 1.2 (11.52); m1ML, 0.5; m1CH, 0.8
- Parámetros paleobiológicos: las estimaciones de masa corporal, según ecuaciones para félidos en base al m1, dan un resultado de 11.2 kg promedio (rango de masa de 10.16-12.23 kg). La presa típica sería del en torno de 2-5 kg y su presa máxima de 25-55 kg (ver Anexo 2B).
- Análisis multivariados: el análisis de componentes principales indicó la presencia de 6 componentes, de los cuales el primero explica alrededor del 98% de la varianza de la muestra. Al

graficar los valores de los primeros dos componentes, el material fósil queda agrupado por fuera de la distribución de los grupos relevados, muy cerca de *Leopardus pardalis*. Los coeficientes de carga del primer componente muestran que la variable que más influye es PM4AP, con un aporte significativo del CAP y PM3AP. El análisis de cluster jerárquico es congruente con lo anterior, agrupando el material en estudio con *L. pardalis* (Anexo 3A: Tabla 14 y Figs. 40-42).

- Observaciones: el material fue referenciado en Perea *et al.* (2015).

Materiales asignados a Canidae

Cerdocyon thous Linnaeus, 1766

- Material referido: FC-DPV 1885 (Anexo 1A: Fig. 21), material parcialmente completo de cráneo y mandíbula articulados asignados a *Cerdocyon thous*.

- Procedencia geográfica y estratigráfica: playa del Arroyo El Caño, depto. de Colonia. Formación Dolores. Pleistoceno tardío-Holoceno temprano.

- Descripción comparativa: el rostro es alto, robusto y relativamente corto en comparación con *Lycalopex gymnocercus*, con sus bordes externos convergentes hacia adelante como en *Cerdocyon thous* y no subparalelos como en *L. gymnocercus* (Kraglievich, 1930). Los nasales son anchos en sus extremos y se hacen angostos en su zona media. El proceso post-orbital es más ancho y convexo que en *L. gymnocercus* y, según la orientación de los bordes posteriores a las orbitas, se deduce que la constricción post-orbital es menos pronunciada que en dicho zorro (Kraglievich, 1930). En general, las series dentarias están bien preservadas, la serie izquierda está completa mientras que a la derecha le faltan los caninos. Los caninos son robustos, más que en la mayoría de los *L. gymnocercus* y en el mismo sentido que en *C. thous*. Debido al desgaste oclusal del PM4 y M1 se infiere un ejemplar adulto.

- Medidas: Cráneo: AR, 2.4; AIO, 2.8; APO, 3.4 (34); LVC, 6.9 (69); LF, 8.3 (83); Hpm2, 1.1 (11); Hm1, 1.6 (16); Bm1, 0.8 (7.5). LSD I-M2, 7.6; LSD C-M2, 6.3; LSD M1-2, 1.7; CAP, 0.7 (6.85); CCH, 1.2e; PM4AP, 1.3; PM4ML, 0.7; PM4CH, 0.7; M1AP, 1.0 (10.12). Mandíbula: cAP, 0.5 (5.49); cCH, 1.3e; pm2CH, 0.6; pm4AP, 0.9; m1AP, 1.4 (14.38)

- Parámetros paleobiológicos: las estimaciones de tamaño corporal indican que este ejemplar rondaba los 7.8 kg en promedio (rango de masa de 4.26-11.9 kg). Las estimaciones de presa típica dan resultados de 1-1.5 kg y de presa máxima de 18-23 kg (ver Anexo 2B).

- Análisis multivariados: el análisis de componentes principales indicó la presencia de 7 componentes, de los cuales los dos primeros explican más del 96% de la varianza de la muestra. Al graficar los valores de estos componentes, el material fósil se agrupa con los de *C. thous*. Los coeficientes de carga del primer componente muestran que las variables que más influyen son, respectivamente, la longitud de la serie dentaria superior, la anchura rostral y ancho inter-orbitario, mientras que el aporte de las otras componentes no es tan significativo. El análisis de cluster jerárquico es congruente con lo anterior, al agrupar el material fósil con los de *C. thous* (Anexo 3A: Tabla 15 y Figs. 43-45).

- Observaciones: el material fue referenciado en Manzuetti *et al.* (2016d) y Manzuetti *et al.* (2017). El mismo, según información de catálogo, fue encontrado rodado. Sin embargo, puede ser asignado de manera fehaciente a la Formación Dolores en base al tipo de fosilización evidenciada, la cual es muy similar a otros fósiles colectados en niveles carbonáticos para dicha formación geológica (Perea, com. pers.). Constituye el primer registro fósil debidamente documentado de *Cerdocyon thous* para el territorio uruguayo, particularmente en la Formación Dolores.

- Material referido: FC-DPV 679 (Anexo 1A: Fig. 22), m1 derecho asociado a un fragmento de mandíbula asignado a cf. *Cerdocyon thous*.

- Procedencia geográfica y estratigráfica: Arroyo Malo, depto. de Tacuarembó. Formación Sopas. Pleistoceno tardío.

- Descripción comparativa: molar mandibular relativamente grácil en comparación con aquellos de *Canis* sp. pero en el mismo sentido que presentan los zorros del género *Lycalopex*, *Cerdocyon* y *Dusicyon*, aunque de un tamaño (longitud antero-posterior) que queda por fuera del rango inferior para este último zorro y apenas supera el valor mínimo para *L. culpaeus*. Se observa que el trígono (tricúspide) es más largo antero-posteriormente que el talónido (bicúspide). El metacónido se encuentra bien desarrollado como en los zorros mencionados. El desgaste oclusal de esta pieza dentaria es alto, por lo cual se puede inferir un organismo adulto de avanzada edad.
- Medidas: m1AP, 1.5 (14.51); m1ML, 0.6; m1CH, 0.9
- Parámetros paleobiológicos: las estimaciones del tamaño corporal para este ejemplar indican una masa de 6.7 kg promedio (rango de masa de 4.4-9.1 kg), con una presa típica de 0.8-1.1 kg y una presa máxima de 14-19 kg (ver Anexo 2B).
- Análisis multivariados: el análisis de componentes principales indicó la presencia de 2 componentes, de los cuales el primero explica prácticamente el 92% de la varianza de la muestra. Al graficar los valores de estos componentes, el material fósil se agrupa con los ejemplares de *C. thous*. Los coeficientes de carga del primer componente muestran que la variable que más influye es el diámetro antero-posterior del m1. El análisis de cluster jerárquico es congruente con lo anterior, al agrupar el material fósil con los de *C. thous* (Anexo 3A: Tabla 16 y Figs. 46-48).
- Observaciones: el material fue referenciado originalmente en Ubilla (1996) como cf. *Dusicyon* sp.⁷ En este trabajo, en base a los análisis multivariados (ver más arriba, ver Anexo 3A) ha sido reasignado como cf. *C. thous* (ver también Manzuetti *et al.*, 2016c). Constituye el segundo registro debidamente documentado de *Cerdocyon thous* (cf. *C. thous*) para el país, el primero para la Formación Sopas.

⁷ Según el criterio seguido por Ubilla (1996), *Dusicyon* era considerado en aquel entonces como el único género válido de zorros, que a su vez incluía al género *Pseudalopex* (= *Lycalopex*) (ver Ubilla, 1996: 54). En la descripción de este ejemplar hace referencia a que "... presenta una configuración muy similar al material determinado como *Dusicyon gymnocercus*..." (ver Ubilla, 1996: 56). En la actualidad, *Dusicyon* solo incluye a las especies extintas *D. avus*, *D. australis* y "*D.* *cultridens*"; por otro lado, algunos de los zorros actuales se clasifican dentro del género *Lycalopex* (entre ellos se encuentra *L. gymnocercus*), por lo que este material asignado como "cf. *Dusicyon* sp." por Ubilla (1996) sería "cf. *Lycalopex* sp." en terminología actual.

Lycalopex culpaeus (Molina, 1782)

- Material referido: CCL SN (Anexo 1A: Fig. 23), material parcialmente completo de sínfisis mandibular asignado a aff. *Lycalopex culpaeus*.
- Procedencia geográfica y estratigráfica: playa del Arroyo El Caño, depto. de Colonia. Formación Dolores. Pleistoceno tardío-Holoceno temprano.
- Descripción comparativa: el material está levemente incrustado y se encuentra fracturado, la sínfisis mandibular es elongada y no tan grácil como en *L. gymnocercus* e inclusive levemente más robusta que los *Cerdocyon thous* de mayor tamaño, aunque no tanto como en el aguará-guazú (*Chrysocyon brachyurus*). Se preservan el canino, el pm1 y pm2, tanto izquierdos como derechos, aunque fracturados. Los caninos aparentan ser muy robustos, no se observan forámenes mandibulares evidentes.
- Medidas: cAP, 0.9 (9); cML, 0.5 (5); pm1AP, 0.4; pm1ML, 0.3; pm2AP, 0.9; pm2ML, 0.4
- Parámetros paleobiológicos: las estimaciones de masa corporal dan valores promedios del en torno de los 13.4 kg (rango de masa de 11.2-15.5 kg), con una masa de presa típica de 3-4 kg y de presa máxima de unos 50-52 kg (ver Anexo 2B).
- Análisis multivariados: el análisis de componentes principales indicó la presencia de 4 componentes, de los cuales los dos primeros explican más del 95% de la varianza de la muestra. Al graficar los valores de estos componentes, el material fósil se agrupa con los zorros grandes, particularmente con los ejemplares de *D. avus* y *L. culpaeus*. Los coeficientes de carga del primer componente muestran que la variable que más influye es el diámetro antero-posterior del canino y, secundariamente, el del pm2. El análisis de cluster jerárquico es congruente con lo anterior, al agrupar el material fósil con los zorros grandes antes mencionados, mostrando una mayor afinidad por *L. culpaeus* (Anexo 3A: Tabla 17 y Figs. 49-51).

- Observaciones: el material fue referenciado en Manzuetti *et al.* (2016c). Constituye el primer registro debidamente documentado de un organismo con afinidad a *L. culpaeus* para el territorio uruguayo, particularmente para la Formación Dolores.

Lycalopex gymnocercus (Fischer, 1814)

- Material referido: FC-DPV 777 (Anexo 1A: Fig. 24), cráneo y mandíbula asignado a *Lycalopex gymnocercus*.

- Procedencia geográfica y estratigráfica: Arroyo Sopas, depto. de Salto. Formación Sopas. Pleistoceno tardío.

- Descripción comparativa: material con notorias evidencias de carbonatación y levemente deformado (aplastado sobre una de sus respectivas márgenes). El rostro se presenta elongado y grácil como en *Lycalopex gymnocercus*. El proceso angular de la mandíbula es angosto dorso-ventralmente como en *L. gymnocercus*, lo que los diferencia de *Cerdocyon thous* (Langguth y Anderson, 1980). La fosa masetérica apenas alcanza el borde posterior del alvéolo del m3. Las series dentarias se encuentran bien preservadas; el grado de desgaste oclusal de estas es mínimo. El I3 presenta una cúspide principal y carece de cúspides accesorias. El PM4 presenta un protocono relativamente grande de orientación anterolingual. Los molares son proporcionalmente grandes con relación al PM4; al mismo tiempo son anchos transversalmente en relación a su largo antero-posterior, lo que los diferencia de *Cerdocyon* (angostos para su largo) (Berta, 1988). En el M1 el paracono es más grande que el metacono mientras que en el M2 estos son casi del mismo tamaño. En ambos molares el cíngulo labial se encuentra bien definido y completo (se extiende por adelante del protocono); tanto el hipocono como el protocono se encuentran bien desarrollados. El pm4 presenta, detrás de la cúspide principal, el desarrollo de dos cúspides posteriores. El m1 presenta el trigónido tricúspide y el talónido bicúspide. El protocónido se encuentra fracturado; el metacónido

está bien desarrollado y de forma general angulosa, el cual se proyecta verticalmente en sentido lingual. El hipocónido es levemente más alto que el entocónido.

- Medidas: Cráneo: LT, 15.3e; LSD I1- M2, 7.4; LSD C-M2, 6.1 (61); LSD PM4-M2, 2.8; LSD M1-M2, 1.5. CAP, 0.6 (5.61); CML, 0.4 (3.83); CCH, 1.4; PM4AP, 1.3; PM4ML, 0.6, PM4CH, 0.8; M1AP, 0.9 (9.53); M1ML, 1.2; M1CH, 0.5; M2AP, 0.6 (5.87); M2ML, 0.9; M2CH, 0.3. Hemimandíbula derecha: Hpm2, 1.2 (12); Bpm2, 0.7; Hm1, 1.4 (14); Bm1, 0.8 (7.72); Ang-Cor, 3.4 (33.84); Ang-Cónd, 1.7 (17); Cónd-Cor, 2.5 (25); C-FM, 2.7 (27). LSD pm1-m3, 5.7 (56.64); LSD pm2-m3, 5.2 (52.49); LSD pm1-pm4, 3.1 (30.78), LSD pm2-pm4, 2.6 (26); LSD m1-m3, 2.6 (25.82); pm2AP, 0.7; pm2ML, 0.3; pm3AP, 0.7; pm3ML, 0.3; pm4AP, 0.8; pm4ML, 0.3; pm4CH, 0.7; m1AP, 1.5 (15.44); m1ML, 0.6; m2AP, 0.8 (7.8); m2ML, 0.4 (4.3)

- Parámetros paleobiológicos: las inferencias de masa corporal dan resultados promedios de 7.5 kg (rango de masa de 3.8-13.1 kg); las estimaciones de presa potencial rondan los 1-1.3 kg y de presa máxima de 17-22 kg (ver Anexo 2B).

- Análisis multivariados: el análisis de componentes principales indicó la presencia de 6 componentes, de los cuales los dos primeros explican más del 96% de la varianza de la muestra. Al graficar los valores de estos componentes, el material fósil se agrupa con los de *L. gymnocercus*. Los coeficientes de carga del primer componente muestran que la variable que más influye es la longitud de la serie dentaria superior, mientras que el aporte de las otras componentes es escaso. El análisis de cluster jerárquico es congruente con lo anterior, al agrupar el material fósil con los de *L. gymnocercus* (Anexo 3A: Tabla 18 y Figs. 52-54).

- Observaciones: el material fue parcialmente referenciado en Ubilla (1996) (solo las mandíbulas); posteriormente, y junto con el cráneo, fue referenciado en Manzuetti *et al.* (2016e).

- Material referido: FC-DPV 2855 (Anexo 1A: Fig. 25), cráneo y mandíbula asignado a *Lycalopex gymnocercus*.

- Procedencia geográfica y estratigráfica: Arroyo Malo, depto. de Tacuarembó. Formación Sopas. Pleistoceno tardío.

- Descripción comparativa: material altamente carbonatado y deformado (aplastado en sentido longitudinal), el rostro es elongado y grácil al igual que en *Lycalopex gymnocercus*. El proceso angular de la mandíbula es angosto dorso-ventralmente, lo que los diferencia notoriamente de *Cerdocyon thous* (Langguth y Anderson, 1980). La fosa masetérica apenas alcanza el borde posterior del alvéolo del m3. Las series dentarias se encuentran bien preservadas. El PM4 presenta un protocono relativamente grande de orientación anterolingual; su paracono presenta un leve desgaste oclusal. Los molares son proporcionalmente grandes con relación al PM4; a su vez, son anchos transversalmente en relación a su largo antero-posterior, lo que los diferencia de *Cerdocyon* (angostos para su largo) (Berta, 1988). En el M1 el paracono es más grande que el metacono mientras que en el M2 estos son casi del mismo tamaño. En ambos molares el cíngulo labial se encuentra bien definido y completo (se extiende por adelante del protocono); tanto el hipocono como el protocono se encuentran bien desarrollados. El pm4 presenta, detrás de la cúspide principal, el desarrollo de dos cúspides posteriores.

- Medidas: Cráneo: LT, 15.4e; LSD PM4-M2, 2.9; LSD M1-M2, 1.6; PM4AP, 1.3; PM4ML, 0.7; PM4CH, 0.7; M1AP, 1.0 (9.86); M1ML, 1.3; M1CH, 0.5; M2AP, 0.5 (5.44); M2ML, 1.0; M2CH, 0.2. Mandíbula: LT, 10.1e; Hpm2, 1.2 (11.63); Hm1, 1.4 (14.29); Ang-Cónd, 1.7 (17). LSD pm1-pm4, 3.3 (33.09); LSD pm2-pm4, 2.8 (27.64); LSD pm1-m3, 6.0 (60.35); LSD pm2-m3, 5.5 (54.69); LSD m1-m3, 2.8 (29.59); m1AP, 1.5 (15.30); m2AP, 0.8 (8.23)

- Parámetros paleobiológicos: su masa corporal promedio estimada rondaba los 8.4 kg (rango de masa de 4.9-11.82 kg), mientras que su presa típica tenía una masa aproximada de 1.2-1.7 kg, su presa máxima era de unos 21-26 kg (ver Anexo 2B).

- Análisis multivariados: el análisis de componentes principales indicó la presencia de 4 componentes, de los cuales los dos primeros explican alrededor del 90% de la varianza de la muestra. Al graficar los valores de estos componentes, el material fósil se agrupa con los de *L.*

gymnocercus. Los coeficientes de carga del primer componente muestran que la variable que más influye es el diámetro antero-posterior del PM4, mientras que el aporte de las otras componentes, si bien es menor, es parejo. El análisis de cluster jerárquico es congruente con lo anterior, al agrupar el material fósil con los de *L. gymnocercus* (Anexo 3A: Tabla 19 y Figs. 55-57).

- Observaciones: el material fue referenciado en Manzuetti *et al.* (2016e).

Dusicyon avus (Burmeister, 1866)

- Material referido: FC-DPV 2936 (Anexo 1A: Fig. 26), fragmento de rama mandibular derecha con m1 y m2 asignado a *Dusicyon avus*.

- Procedencia geográfica y estratigráfica: playa del Arroyo El Caño, depto. de Colonia. Formación Dolores. Pleistoceno tardío-Holoceno temprano.

- Descripción comparativa: la mandíbula es más grande, en dimensiones absolutas, que aquellas de *Lycalopex gymnocercus* y *Cerdocyon thous*, pero no tanto como en *Chrysocyon brachyurus*. La rama horizontal es alta, su fosa masetérica es profunda y su borde anterior alcanza el borde posterior del alveólo del m3; el borde inferior de dicha rama es levemente curvo. El m1 es anteroposteriormente más largo que el m2-3, a nivel alveolar (Prevosti *et al.*, 2009a). El mismo está fracturado a lo largo de su trigónido, el cual es proporcionalmente grande en relación a su talónido. El paracónido y el protocónido no están bien preservados, el metacónido se presenta pequeño. Según el desgaste oclusal de las piezas dentarias, se infiere un organismo adulto.

- Medidas: Hm1, 2.1 (20.73); Bm1, 0.9 (9); Hm2, 2.0; LSD m1-m3, 3.3; m1AP, 2.1 (20.63); m1ML, 0.7; m2AP, 0.9 (8.99); m2ML, 0.6 (6.01); m2CH, 0.4; m3AP, 0.4; m3ML, 0.3

- Parámetros paleobiológicos: las estimaciones de tamaño corporal promedio indican que se trataba de un organismo de unos 16.5 kg (rango de masa de 12.8-21.2 kg), que podría haber tenido un tamaño de presa típica de unos 4-6 kg y de presa máxima de 67-77 kg (ver Anexo 2B).

- Análisis multivariados: el análisis de componentes principales indicó la presencia de 5 componentes, de los cuales los dos primeros explican más del 95% de la varianza de la muestra. Al plotear los valores de estos componentes el material fósil se agrupa con los de *D. avus*. Los coeficientes de carga del primer componente muestran que las variables que más influyen son el diámetro antero-posterior del m1 y la altura de la mandíbula al m1, mientras que las restantes tienen escaso aporte. El análisis de cluster jerárquico es congruente con lo anterior, al agrupar el material fósil con los de *D. avus* (Anexo 3A: Tabla 20 y Figs. 58-60).
- Observaciones: el material fue referenciado en Manzuetti y Perea (2016), y Manzuetti *et al.* (2017). Constituye el segundo registro debidamente documentado de *Dusicyon avus* para el país, el primero para la Formación Dolores.

Canis Linnaeus, 1758

- Material referido: MLR 188 (Anexo 1A: Fig. 27), m1 izquierdo asignado a cf. *Canis* sp.
- Procedencia geográfica y estratigráfica: costas del Río Uruguay próximo al Arroyo Higueritas, depto. de Colonia. Formación Villa Soriano. Holoceno.
- Descripción comparativa: tanto trigónido como talónido se encuentran preservados, de los cuales el primero ocupa casi dos terceras partes de la longitud del diente, a diferencia de lo que se observa por ejemplo en *Chrysocyon brachyurus*, en el cual el talónido es más largo y ancho en relación al trigónido (Loponte y Acosta, 2016). El protocónido es bastante más alto que el paracónido, aunque igualmente anchos en sentido transversal con cúspides gruesas. El metacónido posee forma de cono bien marcada, se encuentra desarrollado pero bajo, al igual que en los ejemplares de *Canis* (*C. dirus*, *C. gezi* y *C. nehringi*) (ver Berta, 1988). Además, está individualizado de las demás cúspides del trigónido (particularmente del protocónido) y se proyecta verticalmente hacia arriba. En *Dusicyon*, *Lycalopex* o *Cerdocyon* las cúspides del trigónido no son tan robustas y el metacónido está más desarrollado en relación a su trigónido (Loponte y Acosta, 2016). En *Theriodictis* la

presencia de metacónido es variable mientras que *Protocyon* carece de este (Berta, 1988; Rincón *et al.*, 2009 y bibliografía allí citada). El talónido es corto y ancho como en *Canis*. En su vista interna, se observa que el hipocónido es levemente más alto que el entocónido, el cual se encuentra reducido. Tanto *Theriodictis* como *Protocyon* presentan un talónido más simple; en este último, el entocónido, en caso de estar, se reduce a una cresta (Berta, 1988; Rincón *et al.*, 2009 y bibliografía allí citada). En vista oclusal, teniendo en cuenta los cánidos referidos, su forma general es similar a aquella presente en *Canis*, particularmente *Canis nehringi* (ver Berta, 1988). Según su tamaño este diente es bastante más grande que aquellos del aguará-guazú (*Chrysocyon brachyurus*), *Dusicyon*, *Lycalopex* o *Cerdocyon*, y no llega a los tamaños de los cánidos de mayor porte (*Theriodictis*, *Canis*) (Berta, 1988; Rincón *et al.*, 2009). Si bien, en líneas generales, cae dentro del rango de medidas conocidas para *Protocyon*, su morfología difiere mucho de la de este cánido (ver más arriba). Todas las cúspides preservadas presentan un desgaste oclusal considerable por lo cual se infiere que era un organismo al menos adulto.

- Medidas: m1AP, 2.4 (24); m1ML, 1.0; m1CH, 1.2

- Parámetros paleobiológicos: las estimaciones de masa corporal indican que se trataba de un organismo de unos 25.5 kg en promedio (rango de masa de 24.6-26.4 kg); la masa de la presa típica rondaba los 9-15 kg y la presa máxima los 120-170 kg (ver Anexo 2B).

- Observaciones: material originalmente asignado, según información de catálogo, a la Formación Vizcaíno. Actualmente dichos depósitos se conocen con el nombre de Formación Villa Soriano (Holoceno). Constituye uno de los pocos registros fósiles de *Canis* sp. (cf. *Canis* sp.) para el territorio uruguayo y el primero de un mamífero con hábitos carnívoros para la unidad.

Materiales asignados a Ursidae

Arctotherium Burmeister, 1879

- Material referido: MNHN-P 229 (Anexo 1A: Fig. 28), mandíbula con serie dentaria casi completa asignada a *Arctotherium* sp.
- Procedencia geográfica y estratigráfica: país Uruguay, unidad portadora desconocida.
- Descripción comparativa: el material se presenta altamente incrustado; este es robusto y de considerables dimensiones. La hemimandíbula derecha se encuentra mejor preservada que la izquierda. La superficie sinfisaria está muy desarrollada. El borde inferior de la mandíbula, visto lateralmente, es bastante recto. Tanto el proceso angular, el cóndilo y el proceso coronoides se encuentran preservados. El proceso angular se presenta como una pequeña apófisis, el cóndilo mandibular es netamente transverso y de gran dimensión. Por último, el coronoides es elevado y ancho. La fosa masetérica se presenta bien delimitada por la cresta masetérica (al menos en su porción superior). Dicha cresta, al parecer rectilínea, se orienta de manera bastante perpendicular a la rama horizontal de la mandíbula como en *Arctotherium bonariense*, *A. tarijense* y *A. wingei* (Soibelzon, 2002; Soibelzon, 2004), y diferente de lo evidenciado en *A. vetustum* o *A. angustidens* (Soibelzon, 2002), en el cual en este último se presenta levemente inclinada hacia el borde posterior de la mandíbula (Soibelzon, 2004). En *Tremarctos* o *Arctodus* la cresta masetérica está mucho más inclinada en dirección posteroinferior que en el género *Arctotherium* (Soibelzon, 2000; Soibelzon, 2002). Debido a la preservación, no es posible distinguir y/o identificar la fosa premasetérica. Las series dentarias se encuentran preservadas en ambas hemimandíbulas, faltando en cada una de ellas los pm1-3 y el m3. Los caninos, netamente cónicos y robustos, están bastante desgastados y se curvan hacia arriba; los pm4 son dientes de configuración simple y están poco desarrollados. Los molares (m1 y m2) son marcadamente rectangulares o, al menos, subrectangulares (siempre más largos que anchos) y netamente bunosecodontes. Según el nivel de incrustación presente en el material, es muy difícil describir o identificar las cúspides en los premolares y molares presentes.

En base a la morfometría de los correspondientes m1, esta coincide con las evidenciadas en *A. tarijense* y *A. bonariense* (Soibelzon y Tarantini, 2009).

- Medidas: Hemimandíbula izquierda: LT, 28.6; LSD i-m3, 16.9; LSD pm4-m3, 10.4; m3-Cónd., 10.3; m1AP, 3.5 (34.70), m1ML, 2.0; m2AP, 3.0 (30.30); m2ML, 2.3 (23.11). Hemimandíbula derecha: LT, 28.9; LSD i-m3, 17.1; LSD pm4-m3, 10.2; m3-Cónd., 10.4; m1AP, 3.6 (35.65); m1ML; m2AP, 3.2 (31.93); m2ML, 2.4 (23.66).

- Parámetros paleobiológicos: las estimaciones de masa corporal realizadas en base al m1 y al m2, según 3 ecuaciones desarrolladas para úrsidos, indican que el peso promedio de este ejemplar rondaba los 563.1 kg (rango de masa de 103.5-1082 kg) (ver Anexo 2B).

- Observaciones: si bien este material pertenece al territorio uruguayo, se desconoce la localidad o la zona de donde proviene (y lógicamente la unidad estratigráfica asociada) (Rinderknecht, com. pers.), por lo que no será tenido en cuenta para los estudios paleofaunísticos

- Material referido: FC-DPV 2762 (Anexo 1A: Fig. 29), canino superior izquierdo completo asignado a *Arctotherium* sp.

- Procedencia geográfica y estratigráfica: Arroyo Perico Flaco, depto. de Soriano. Formación Dolores. Pleistoceno tardío-Holoceno temprano.

- Descripción comparativa: diente muy grande y robusto; si bien los caninos, tanto superiores como inferiores, son morfológicamente muy similares entre sí, en los inferiores se observa que la corona, en vista lateral, se incurva fuertemente hacia arriba, provocando una brusca interrupción en el perfil de la pieza a la altura de la base de la misma, más marcada en el borde superior (Grandal d'Anglade, 1993). Esto no es evidente en el material en estudio, por lo que se infiere que correspondería a un canino superior. La corona es cónica y se adelgaza progresivamente desde la base hasta el ápice. Presenta una leve curvatura en sentido lateral, en dirección de adentro hacia afuera, por lo que determina que su cara interna (mesial) es levemente convexa y la externa (distal) cóncava (Soibelzon, 2002), por lo que se infiere corresponde al lado izquierdo de la dentición; su

extremo apical se encuentra roto (fragmentado y/o desgastado). La raíz es de gran tamaño y transversalmente comprimida. En este caso, y contrario a lo observado en la corona, su parte interna es aplanada y un tanto recta mientras que la externa se presenta levemente convexa (Grandal y Anglade, 1993). Tanto raíz como corona se encuentran fragmentadas en su cara anterior y posterior, los laterales están mejor preservados.

- Medidas: CAP, 2.5 (25); CML, 2.3 (23); CCH, 3.4

- Parámetros paleobiológicos: las estimaciones de masa corporal determinan un organismo en el entorno de los 270.4 kg promedialmente (rango de masa de 174-366 kg) (ver Anexo 2B).

- Observaciones: debido a que no se pudo caracterizar a nivel de especie, y ya habiendo registros de osos de rostro corto para esta unidad (Soibelzon, 2002; Ubilla *et al.*, 2011; Ubilla y Martínez, 2016), este material no será tenido en cuenta para los estudios paleofaunísticos.

- Material referido: MBR 741-1 (Anexo 1A: Fig. 30A), M2 derecho asignado a *Arctotherium* sp.

- Procedencia geográfica y estratigráfica: Real de San Carlos, depto. de Colonia. Pleistoceno *sensu lato*.

- Descripción: el contorno de la corona es subtriangular, recordando un triángulo rectángulo, donde el lado mayor es el lingual (o interno), el lado menor es el mesial (o en este caso, anterior) y la hipotenusa es el lado distolabial (Soibelzon, 2002). Si bien se encuentra altamente desgastado, en vista oclusal, se puede apreciar que tanto trígono como talón forman superficies masticatorias separadas, como en *Arctotherium angustidens*, *A. bonariense* y *A. tarijense* (Soibelzon, 2002; Soibelzon, 2004). Tanto su borde mesial (bastante redondeado) (Soibelzon, 2002; Soibelzon, 2004) como su lado lingual (presenta una pequeña muesca) (ver Soibelzon, 2004 y Soibelzon *et al.*, 2014) son más similares a los de *A. angustidens* que a los de las demás especies. Debido al desgaste mencionado, la identificación y descripción de sus cúspides masticatorias es muy compleja.

- Medidas: M2AP, 5.1e (50.8e); M2ML, 3.54e

- Parámetros paleobiológicos: las estimaciones de masa corporal, en base al diámetro antero-posterior del M2, indican un organismo de unos 578.6 kg (ver Anexo 2B).
- Observaciones: debido a que se desconoce la unidad estratigráfica asociada a la zona del hallazgo, este material no será tenido en cuenta para los estudios paleofaunísticos.

Arctotherium tarijense Ameghino, 1902

- Material referido: MBR 741-2 (Anexo 1A: Fig. 30B), M2 izquierdo asignado a *Arctotherium* cf. *tarijense*.
- Procedencia geográfica y estratigráfica: Real de San Carlos, depto. de Colonia. Pleistoceno *sensu lato*.
- Descripción: en general comparte la misma forma con el material MBR 741-1 (ver más arriba), aunque debido a la notoria diferencia de tamaño (es mucho más pequeño que este), lógicamente no se corresponde al mismo individuo. El trígono está separado del talón por una cresta como en *Arctotherium angustidens*, *A. bonariense* y *A. tarijense* (Soibelzon, 2002; Soibelzon, 2004). Tanto paracono como metacono están muy desgastados, el protocono presenta un desarrollo parecido en tamaño (o inclusive algo menor) al metacono. El talón se presenta amplio. En vista oclusal se observa que el borde mesial se presenta subrectilíneo, como en *A. bonariense* y *A. tarijense* (Soibelzon, 2002; Soibelzon, 2004), pero el borde lingual de la corona es bastante recto como en *A. tarijense* y mucho más que en *A. bonariense* (en el cual es levemente convexo) (ver Soibelzon, 2004) y diferente de los demás integrantes del género (Soibelzon, 2002).
- Medidas: M2AP, 4.2e (41.8e); M2ML, 2.9e.
- Parámetros paleobiológicos: las estimaciones de masa corporal en base al diámetro antero-posterior del M2, da una masa de unos 382.2 kg (ver Anexo 2B).
- Observaciones: debido a que se desconoce la unidad estratigráfica asociada a la zona del hallazgo, este material no será tenido en cuenta para los estudios paleofaunísticos.

Materiales asignados a Mustelidae

Lontra Gray, 1843

- Material referido: MAB 1704 (Anexo 1A: Fig. 31), fragmento de hemimandíbula derecha con m1 asignado a *Lontra* sp.
- Procedencia geográfica y estratigráfica: Arroyo Gutierrez Grande, depto. de Río Negro. Formación Dolores. Pleistoceno tardío-Holoceno temprano.
- Descripción comparativa: material muy fragmentario, la mandíbula se presenta alta y robusta, su borde inferior es levemente curvo. El proceso angular y el cóndilo mandibular no se preservan, el proceso coronoides se encuentra fracturado. La fosa masetérica no es muy profunda y alcanza, su borde anterior, hasta más de la mitad del alvéolo del m2. En norma externa, se evidencian diversos forámenes mandibulares. La altura de la rama mandibular es casi igual al diámetro antero-posterior del molar carnívoros. El m1 se presenta robusto, con una marcada tendencia carnívora. Su trigónido es más largo antero-posteriormente que el talónido pero no tan ancho transversalmente como este último. El metacónido tiene un desarrollo similar en altura al paracónido, el protocónido se presenta como la cúspide más alta. El cíngulo labial se encuentra bien desarrollado. El tamaño absoluto de este molar es coherente con el de *Lontra* (*L. longicaudis*) (Astúa *et al.*, 2010) y bastante menor que el de *Pteronura* (*P. brasiliensis*) (Prevosti y Ferrero, 2008; Perini *et al.*, 2009). El m2, en base a su único alvéolo, se presenta reducido en relación al m1.
- Medidas: m1AP, 1.63e (16.3e); Hm1, 1.6e
- Parámetros paleobiológicos: la única estimación de masa realizada, según al diámetro antero-posterior del m1, con una ecuación general para carnívoros actuales, da un resultado de 21.4 kg (ver Anexo 2B).
- Observaciones: constituye el primer registro del género *Lontra* debidamente documentado para la Formación Dolores. Si bien no se pudo caracterizar a nivel de especie, y debido a que de momento

no hay otros registros para dicha unidad, este material sí será tenido en cuenta para los estudios paleofaunísticos para así poder reflejar la presencia del género.

Lontra longicaudis (Olfers, 1818)

- Material referido: FC-DPV 1220 (Anexo 1A: Fig. 32), húmero derecho asignado a *Lontra* cf. *longicaudis*.

- Procedencia geográfica y estratigráfica: Arroyo Malo, depto. de Tacuarembó. Formación Sopas. Pleistoceno tardío.

- Descripción comparativa: en vista lateral, tanto interna como externa, en la región proximal se evidencia la cabeza humeral prominente, en la región externa en la misma vista se evidencian las marcas de inserción del músculo infraspinosus. El tubérculo mayor se encuentra fracturado, el tubérculo menor acusa una forma netamente cuadrangular. Ambos están separados por el surco intertubercular, el cual está bien definido pero no tanto como en *L. provocax* (ver Ercoli, 2015). La diáfisis se presenta curva y comprimida lateralmente, la cual es mucho menos robusta que en *Pteronura brasiliensis* (en general, el húmero es más grácil y pequeño que en *P. brasiliensis*) (Cartelle y Hirooka, 2005). La tuberosidad deltoidea es robusta y bien marcada, pero no se encuentra expandida lateralmente como en *L. provocax* (Ercoli, 2015). La cresta del tubérculo mayor está presente pero poco diferenciada. En la epífisis distal, se observa el foramen supracondiloideo, el cual se presenta amplio y bien definido, mientras que en *L. provocax* su presencia es variable y en caso de estar su desarrollo es más bien de moderado a amplio (Ercoli, 2015). En vista distal posterior, la tróclea y la fosa oleocraneana se presentan profundas. De igual manera, la fosa para el tendón del olécranon es profunda y elongada longitudinalmente. La cresta del epicóndilo lateral es más baja y ancha que en *L. provocax*.

- Medidas: LT, 7.6 (76.33); DML-P, 1.6; DDV-P, 1.8; DML-Di, 0.7; DDV-Di, 1.2; DML-D, 2.2; DDV-D, 1.1

- Parámetros paleobiológicos: las estimaciones de masa corporal, según ecuaciones generales para carnívoros actuales, da un resultado promedio de 2.99 kg (rango de masa de 2.55-3.96 kg) (ver Anexo 2B).

Materiales asignados a Didelphidae

Didelphis Linnaeus, 1758

- Material referido: FC-DPV 875 (Anexo 1A: Fig. 33), cráneo y mandíbula asignado a *Didelphis* sp.

- Procedencia geográfica y estratigráfica: Arroyo Sopas, depto. de Salto. Formación Sopas. Pleistoceno tardío.

- Descripción comparativa: material altamente carbonatado y levemente deformado; el rostro, que preserva parte de la órbita ocular izquierda, es relativamente grácil y elongado. De las hemimandíbulas, la izquierda está más completa y mejor preservada que la derecha. La fosa masetérica se presenta profunda y no llega al borde posterior del m4. El borde inferior de esta rama mandibular es levemente curvo. El desarrollo del proceso angular mandibular es hacia adentro, característico de los marsupiales (a diferencia de los placentarios en donde este se dirige posteriormente). El cóndilo se encuentra fracturado y el proceso coronoides se presenta como una delgada lámina ósea, ancha en sentido antero-posterior, y levemente fragmentada. Las series dentarias están parcialmente preservadas, la morfología general de las mismas también es típica de marsupiales. En el cráneo se preservan el PM1, PM3 y los M1-3 izquierdos; en la mandíbula izquierda 2 incisivos, canino, pm3 y m2-4; en la derecha el pm3, el m1, m2 y m4. Debido a su desgaste oclusal, particularmente la serie molar M1-3 y el m4 izquierdo, se infiere un organismo por lo menos adulto. El PM3 se presenta bien desarrollado, de corona alta y puntiaguda. El m4 de la hemimandíbula izquierda es el mejor preservado de los molares inferiores. Su trigónido es un poco más largo que ancho, el talónido es corto en relación al trigónido. El metacónido se presenta bien

individualizado de las demás cúspides del trigónido, mientras que el protocónido se presenta como la cúspide más alta. En el talónido, el entocónido parece ser un poco más alto que el hipocónido. El hipocónulido se presenta pequeño. Su tamaño absoluto (cráneo, mandíbula y dentición) y morfología son coherentes con aquellas de las especies del género *Didelphis* (Lemos y Cerqueira, 2002; Ventura *et al.*, 2002; Rincón *et al.*, 2009) y no así con los evidenciados para los restantes Didelphinae sudamericanos (entre otros Marshall, 1978; Macrini, 2004; Rincón *et al.*, 2009).

- Medidas: Cráneo: LT, 10.3e; LSD PM1-M3, 3.1; LSD PM3-M3, 2.1; LSD M1-M3, 1.7. M1AP, 0.5 (5.04); M1ML, 0.5 (4.55); M2AP, 0.4 (4.46); M2ML, 0.5 (5.11); M3AP, 0.6 (5.91). Hemimandíbula izquierda: LT, 8.4; LSD i-m4, 4.8; m2AP, 0.5 (4.85); m2ML, 0.3 (3.20); m3AP, 0.6 (5.75); m3ML, 0.3 (3.47); m4AP, 0.6 (6.22); m4ML, 0.3 (3.23). Hemimandíbula derecha: m1AP, 0.5 (5.03); m1ML, 0.3 (3.49); m2AP, 0.5 (4.70); m2ML, 0.3 (3.25); m4AP, 0.6 (5.82); m4M-L, 0.3 (3.14)

- Parámetros paleobiológicos: las estimaciones de masa corporal realizadas según ecuaciones desarrolladas para marsupiales actuales, en base a sus molares tanto superiores como inferiores, dan un resultado promedio de 1.27 kg (rango de masa de 0.725-2.125 kg) (ver Anexo 2B).

- Análisis multivariados: para el cráneo, el análisis de componentes principales indicó la presencia de 5 componentes, de los cuales el primero explica prácticamente la totalidad de la varianza de la muestra (99.661%). Al graficar los primeros dos componentes, el material fósil queda dentro de la distribución de la muestra, hacia valores más grandes de esta. Los coeficientes de carga del primer componente muestran que la variable que más influye es la longitud total del cráneo, mientras que las restantes tienen un aporte nulo o inclusive negativo. Por último, el correspondiente análisis de cluster jerárquico agrupa el material en estudio con *Didelphis* (*D. albiventris*) (Anexo 3A: Tabla 21 y Figs. 61-63). Para la mandíbula, el ACP indicó la presencia de 8 componentes, de los cuales el primero explica el 97% de la varianza de la muestra (entre los dos primeros se explica más del 99%). Al graficar los primeros dos componentes, el material fósil queda dentro de la distribución de la muestra. Los coeficientes de carga del primer componente muestran que la variable que más

influye es la longitud total de la mandíbula seguida de la longitud de la serie dentaria i-m4, mientras que las restantes tienen un aporte nulo. Por último, el correspondiente análisis de cluster jerárquico agrupa el material en estudio con *Didelphis (D. albiventris)* (Anexo 3A: Tabla 22 y Figs. 64-66).

- Observaciones: material listado en Ubilla y Martínez (2016). Es el único registro del género *Didelphis* debidamente documentado para Uruguay, particularmente para la Formación Sopas. Si bien no se pudo caracterizar a nivel de especie, y debido a que de momento no hay otros registros para dicha unidad, este material sí será tenido en cuenta para los estudios paleofaunísticos para así poder reflejar la presencia del género.

Otros materiales

Con la finalidad de completar y complementar el alcance de este trabajo, se tuvieron en cuenta algunos ejemplares previamente publicados (ver Anexo 1D) debido a su importancia en el registro fósil uruguayo. Todos estos materiales comparten la característica de que corresponden a los únicos registros de dichos taxones para el territorio nacional. A estos se les determinaron, según disponibilidad de datos (ver la bibliografía referida para cada caso en particular), los ya mencionados parámetros paleobiológicos (esta sección y Anexo 2B).

Proborhyaena cf. gigantea (MNHN-DP N ° 720)

Restos de hemimandíbula izquierda con pm2-3 y m1-4 (Anexo 1D: Fig. 1) perteneciente a un ejemplar adulto (viejo). El mismo proviene de la cuenca del Río Santa Lucía (depto. de Canelones), de los sedimentos de la Formación Fray Bentos⁸, asignados al Oligoceno tardío (Edad mamífero/SALMA⁹ Deseadense) (Mones y Ubilla, 1978).

⁸ Si bien posteriormente han sido reportados restos de otro metaterio en esta unidad (un bonapartheriforme indet.), este no sería de hábitos carnívoros sino insectívoro-omnívoro (Goin *et al.*, 2008; ver también Perea *et al.*, 2011), por lo cual no será tenido en cuenta en el presente trabajo.

⁹ South American Land Mammals Ages o Edades Mamíferos Terrestres de América del Sur.

Las estimaciones de su masa corporal, según ecuaciones en base a los molares inferiores, indican que era un organismo que rondaba los 142 kg en promedio (rango de masa de 80-202 kg) (ver Anexo 2B).

Thylacosmilidae gen. et sp. indet. (MNHNA 1636 (LRC 329))

Fragmentos varios de maxilar derecho con canino fracturado, PM2-3 y M1-3, canino izquierdo incompleto así como restos de huesos post-craneales (Anexo 1D: Fig. 2). Estos materiales fueron hallados en sedimentos de la Formación Camacho del Mioceno tardío (Edad mamífero/SALMA Huayqueriense), en la zona de Pto. Arazatí (depto. de San José) (Mones y Rinderknecht, 2004a).

El promedio de las estimaciones de masa corporal, en base a sus molares superiores, fue de 5.8 kg (rango de masa de 1.2 -13.4 kg) (ver Anexo 2B).

cf. Xenosmilus sp. (MNHNA Col. F. Oliveras 31561)

Porción anterior de mandíbula izquierda con alvéolos del canino, pm4 y m1 (Anexo 1D: Fig. 3). El mismo fue encontrado rodado en cercanías de Pto. Arazatí (depto. de San José) y asignado a los sedimentos del Plioceno tardío-Pleistoceno medio de la Formación Raigón (Edad mamífero/SALMA Montehermosense-Ensenadense?) (Mones y Rinderknecht, 2004b).

En base a las medidas del alvéolo de su m1, según ecuaciones para félidos actuales, la masa corporal de este ejemplar era de alrededor de 378.5 kg promedio (rango de masa de 347-409.7 kg). Según esta estimación promedio, la masa de la presa que este carnívoro usualmente podría haber cazado sería de 1122-1135 kg y de la presa máxima rondaría los 1850-2500 kg (ver Anexo 2B).

Protocyon troglodytes (MACNU-95)

Restos fragmentarios de rama mandibular izquierda y derecha con serie dentaria c-m2, y alvéolo de m3 (Anexo 1D: Fig. 4). El mismo fue encontrado en la zona del Arroyo Sopas (depto. de Salto),

asignable a sedimentos de la Formación Sopas del Pleistoceno tardío (Edad Mamífero/SALMA Lujanense) (Prevosti *et al.*, 2009a).

Las estimaciones del tamaño corporal inferidas para este organismo, teniendo en cuenta varias medidas y utilizando solo ecuaciones desarrolladas para cánidos actuales, fueron de 32.8 kg promedialmente (rango de masa de 11.9-53.7 kg). El tamaño de la presa típica era de alrededor de 15-25 kg mientras que la presa máxima sería de 175-280 kg (ver Anexo 2B).

Algunas consideraciones

Se deja constancia que en la colección del Museo Municipal “Lucas Roselli”, de la ciudad Nueva Palmira (depto. de Colonia), se hace referencia a un fragmento de tibia asignado a un prociónimo para la Formación Camacho (MLR 599). Dicho material no se encuentra en la exposición permanente del museo por lo cual fue buscado en el depósito por su encargado, Jorge Frogoni, y este tesista, pero dicha búsqueda no arrojó resultados positivos.

De igual manera, en el Museo Paleontológico “Alejandro Berro” (Mercedes, depto. de Soriano) en instancias de su reacondicionamiento durante el año 2009, las cajas que contenían los materiales referidos a didélfidos y prociónidos no fueron encontradas y permanecen de ese modo en la actualidad (Montenegro, com. pers.).

Por último, los materiales asignados a “*Didelphys*”, “*Procyon*” y “*Carris*” (se asume un error de tipeo y que se hace referencia a “*Canis*”, como lo han hecho otros autores previamente) (Mones y Francis, 1973; Prevosti *et al.*, 2009a) listados en Berro (1929) carecen de cualquier tipo de información de registro (entiéndase por esto número de catálogo, procedencia geográfica o estratigráfica, ubicación física, entre otros).

Por lo antes expresado (ver Metodología), ninguno de estos materiales han sido tenidos en cuenta para los estudios paleofaunísticos efectuados en este trabajo.

Ensamble paleofaunístico de mamíferos carnívoros

Durante el Terciario de Uruguay, la distribución de mamíferos carnívoros consta solo de dos registros de metaterios, particularmente de mediano a gran tamaño y muy especializados (*Proborhyaena* cf. *gigantea* para la Formación Fray Bentos y un Thylacosmilidae indet. para la Formación Camacho) (Mones y Ubilla, 1978; Mones y Rinderknecht, 2004a). Si a estos registros se le agrega aquel de la Formación Raigón (Plioceno tardío-Pleistoceno medio, cf. *Xenosmilus* sp.) (Mones y Rinderknecht, 2004b), este aumenta pero no de manera significativa (ver Discusión).

Por el contrario, la diversidad de mamíferos carnívoros es mucho mayor en sedimentos netamente cuaternarios, con un registro de, al menos, 15 especies distintas (Fig. 8), con diferentes tamaños y grados de carnivoría. Estos abarcan cinco félidos (*Smilodon populator*, *S. fatalis*, *Puma concolor*, *Panthera onca* y *Leopardus pardalis*), seis cánidos (*Dusicyon avus*, *Lycalopex gymnocercus*, *L. culpaeus*, *Cerdocyon thous*, *Protocyon troglodytes* y *Canis* sp.), al menos dos úrsidos (*Arctotherium bonariense* y *A. tarijense*), al menos un mustélido (*Lontra longicaudis*) y un marsupial (*Didelphis* sp.). Las mismas se distribuyen doce en la Formación Sopas, ocho en Formación Dolores, cuatro en la Formación Libertad y una en la Formación Villa Soriano (Fig. 9).

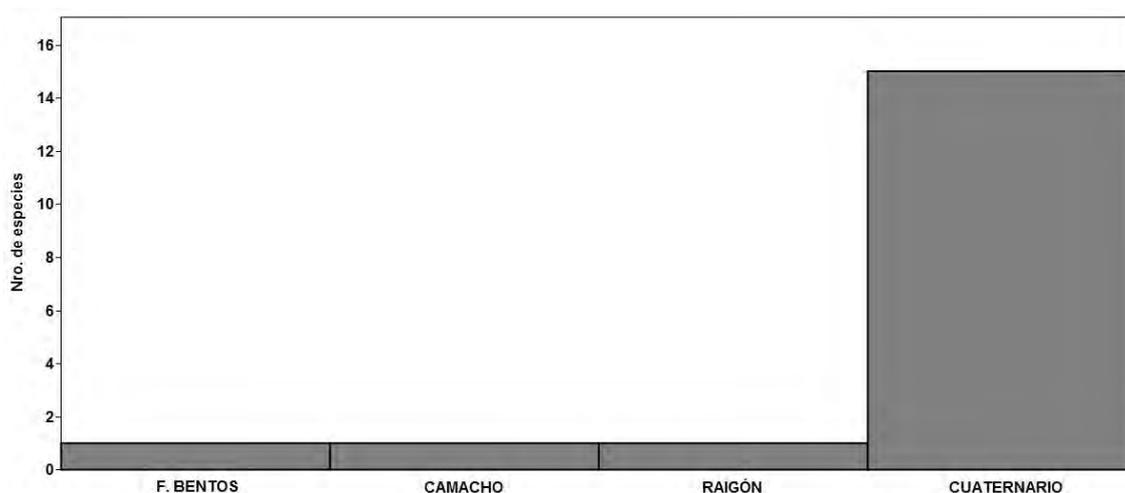


Figura 8: Distribución de la fauna de mamíferos de hábitos carnívoros durante el Cenozoico en Uruguay.

De las quince especies representadas en el cuaternario del Uruguay, siete están exclusivamente extintas en Sudamérica: *Smilodon populator*, *S. fatalis*, *Arctotherium bonariense*, *A. tarijense*, *Canis* sp., *P. troglodytes* y *D. avus* (esta última en una época reciente) (ver Prevosti *et al.*, 2015). De las nueve restantes, cuatro (*L. pardalis*, *P. concolor*, *P. onca* y *L. culpaeus*) tienen representación en el continente pero no de manera constante en el país, considerándose *P. onca* como extinta, mientras que *P. concolor* y *L. pardalis* como especies amenazadas (González *et al.*, 2013 y literatura allí citada). De *L. culpaeus*, en cambio, no solo no había registro fósil sino tampoco actual en el territorio uruguayo. Solo *Didelphis* sp., *Lontra longicaudis* y dos zorros de mediano porte (*L. gymnocercus* y *C. thous*) son encontrados frecuentemente en el territorio uruguayo como parte del ensamble de mamíferos con hábitos predatorios (González *et al.*, 2013 y literatura allí citada).

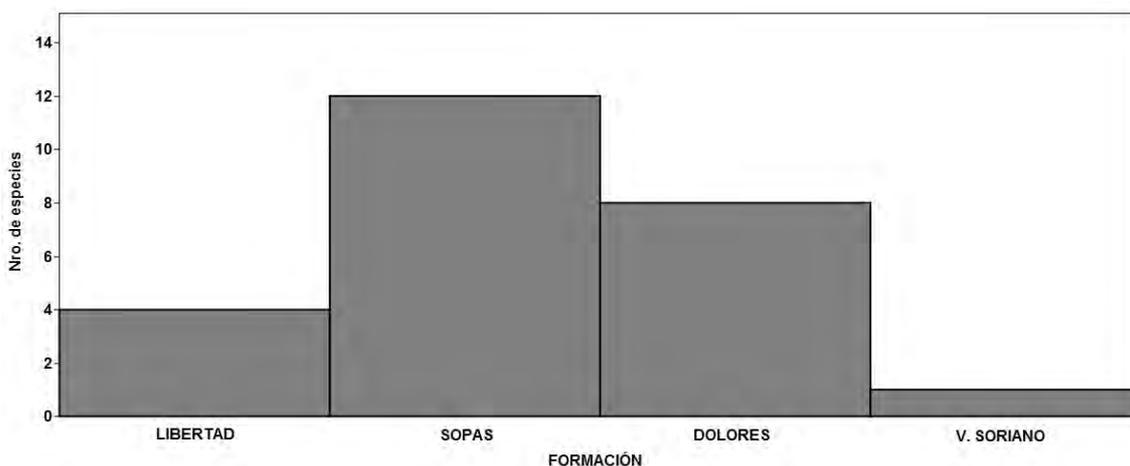


Figura 9: Distribución de la fauna de mamíferos de hábitos carnívoros para cada formación geológica durante el Cuaternario en Uruguay.

Con respecto a la afinidad de estas faunas entre sí, las unidades terciarias (formaciones Fray Bentos y Camacho), la Formación Raigón y la Formación Villa Soriano son las más divergentes, por el hecho de tener un solo registro, y aparte diferente, en cada una de ellas. De las formaciones cuaternarias continentales, Sopas y Dolores son las más parecidas entre sí que con la Formación Libertad, según la fauna de carnívoros analizada. Estas comparten al menos seis especies (*Lontra*, *D. avus*, *C. thous*, *P. onca*, *S. populator* y *S. fatalis*). En tanto que *L. pardalis*, *P. concolor*, *L. gymnocercus*, *P. troglodytes* y *Didelphis* son exclusivas de la Formación Sopas; solo *L. culpaeus* y *A. tarijense* lo son para la Formación Dolores, mientras que la Formación Libertad no posee

especies exclusivas. Cabe destacar que todas estas formaciones cuaternarias continentales comparten a los grandes carnívoros del Pleistoceno sudamericano (*P. onca*, *Smilodon* y *Arctotherium*) (Fig. 10).

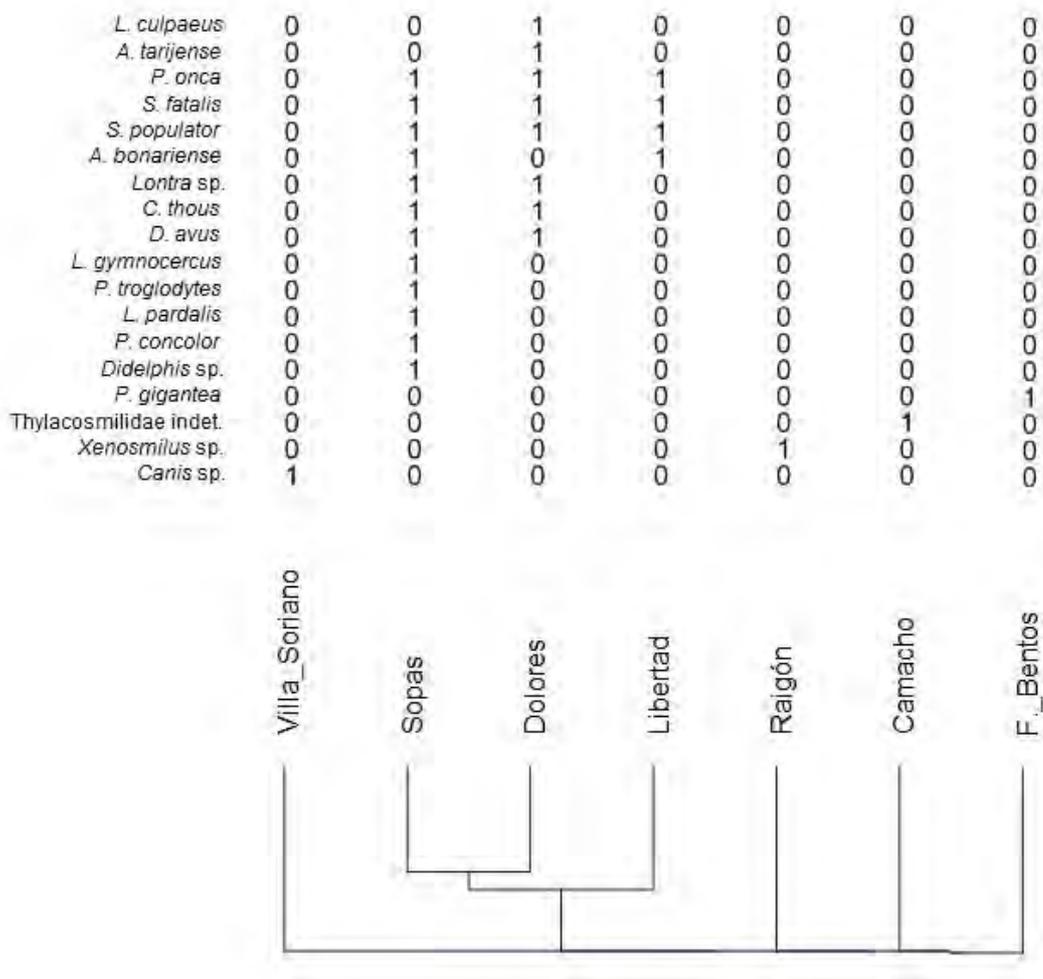


Figura 10: Afinidad de faunas de mamíferos de hábitos carnívoros para cada formación geológica durante el Cenozoico en Uruguay.

Discusión

Mamíferos carnívoros del Terciario

La cantidad de hallazgos de metaterios carnívoros en el país durante el Terciario es escasa, con solo dos registros de estos organismos, uno para el Deseadense (*P. cf. gigantea*) y el restante en el Huayqueriense (Thylacosmilidae indet.). Para esas mismas SALMAs, la diversidad de los metaterios carnívoros en toda Sudamérica rondaba las 8 y 7 especies respectivamente (Fig. 11) y aunque esta diste bastante de su pico máximo (11 especies para el Santacruceño) (Prevosti *et al.*, 2013a, b; Babot y Forasiepi, 2016), es mucho mayor que la aquí observada. Esta llamativa baja diversidad de este tipo de animales en esta zona del continente podría llegar a estar relacionada con algún tipo de diferenciación biogeográfica no contemplada actualmente o con algún otro factor de índole biológico (interacciones con otros carnívoros no mamíferos) (ver más abajo).

Sin embargo, si se tienen en cuenta las aparentes similitudes ambientales y faunísticas con otras regiones del continente (esto último en base a las SALMAs), dicha diversidad de organismos, evidente en el resto del continente pero aparentemente ausente en nuestro territorio, puede que responda a otros tipo de causas, por ejemplo un sesgo de muestreo. A grandes rasgos, la distribución espacial y los patrones de diversidad (riqueza de especies) de cualquier grupo, en este caso de esparasodontes, dependerá tanto del esfuerzo de muestreo como de las cualidades de los afloramientos (grado de exposición y extensión). Esto afectará a la muestra en sí, ya condicionada por lo incompleto del registro fosilífero, y por ende a las inferencias realizadas a partir de ellas (Prevosti y Soibelzon, 2012; Babot y Forasiepi, 2016). La mayoría de los materiales de esparasodontes provienen de Argentina (aproximadamente un 70% de ellos) por lo que hace que gran parte del continente, incluido el Uruguay, todavía permanezca submuestreado. Esto implica que nuevos hallazgos en estas áreas poco exploradas del continente probablemente modifiquen o confirmen los patrones biogeográficos conocidos (Babot y Forasiepi, 2016).

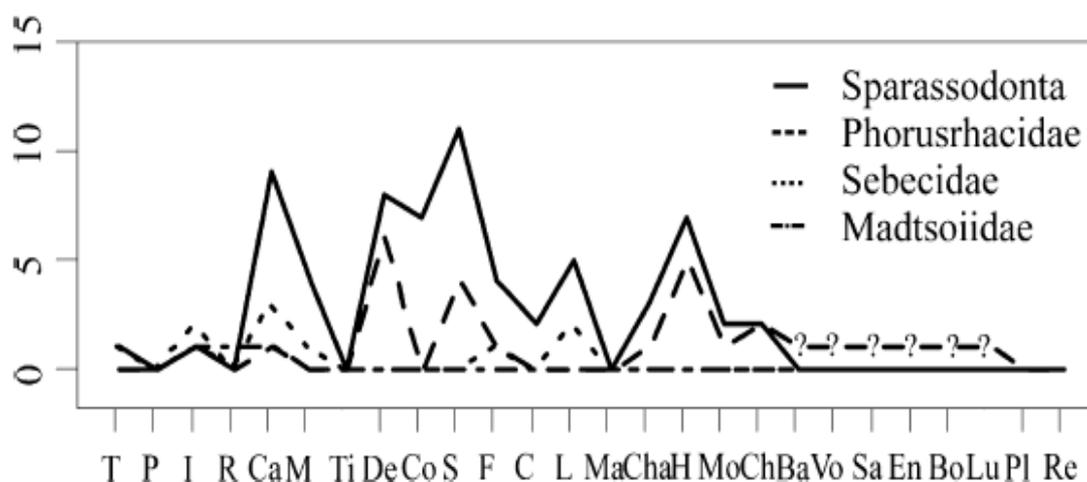


Figura 11: Diversidad de esparasodontes y carnívoros no mamíferos en Sudamérica durante el Cenozoico. De: Desadense, S: Santacrucense, H: Huayqueriense. Modificado de Prevosti *et al.*, 2013a.

Para el Oligoceno tardío, se desarrollaron los metaterios de mayor porte del Cenozoico sudamericano. De tamaños máximos comparable con aquellos de los Ursidae actuales, sus cráneos eran robustos y con una marcada tendencia a la hipercarnivoría, con probable ingesta de hueso (Babot y Forasiepi, 2016; Goin *et al.*, 2016), entre los que se destaca el esparasodonte *Proborhyaena*. Para el ejemplar *P. cf. gigantea* (MNHN-DP N° 720) las estimaciones de masa inferidas coinciden con la deducción hecha por Mones y Ubilla (1978) de que se trataría de un organismo por lo menos adulto (adulto viejo según los autores), en base al desgaste dentario (Ubilla, com. pers.). Sin embargo esta estimación (142 kg en promedio con un máximo de 202 kg), y aunque similar a otras realizadas previamente (154 kg) (Prevosti *et al.*, 2013: Electronic Supplementary Material 1; ver también más abajo), dista mucho del tope de los 600 kg inferidos para los mayores ejemplares de este linaje¹⁰ (Sorkin, 2008). Esto permite deducir un rango de variabilidad de tamaños corporales para dicha especie bastante importante (70-100 a 600 kg) (Sorkin, 2008; Babot y Forasiepi, 2016 y literatura allí citada; Goin *et al.*, 2016). Dichos tamaños corporales grandes se encuentran en asociación al aumento de tamaño de los hervíboros, por

¹⁰ Vale aclarar que el método utilizado por Sorkin (2008) asume similitud geométrica entre la especie extinta y su modelo viviente de referencia. Esto, según dicho autor, resulta en un error no mayor al 10% en las estimaciones para los organismos fósiles. Sin embargo, como bien puntualiza, debido a la poca semejanza anatómica entre, por ejemplo, *Proborhyaena* con carnívoros actuales, este método es poco confiable para estimar la masa corporal en los individuos de mayor tamaño en esta especie en particular.

ejemplo los astrapoterios y piroterios (Babot y Forasiepi, 2016 y bibliografía allí citada). De estos, un representante de los astrapoterios (*Uruguaytherium beaullieui*) se encuentra referido en la Formación Fray Bentos (Mones y Ubilla, 1978; Perea *et al.*, 2011), lo que lo convertiría en una potencial presa. Particularmente para este mismo material de estudio, Blanco *et al.* (2011), según análisis sobre fuerza de mordida, perfil de fuerza mandibular y morfología de sus extremidades, también concluyeron que estaban bien adaptados para alimentarse de presas medianas a grandes, con la capacidad de quebrar hueso a nivel del pm3 mandibular (como las actuales hienas). De igual manera, y asumiendo similitud geométrica con otros esparasodontes (por ejemplo *Borhyaena* o *Prothylacinus*), estos autores proponen una masa estimada de entre 75 a 132 kg, mucho más acorde con la reportada en este trabajo (ver Resultados y Anexo 2B).

Para el tilacosmílido, y al igual que en el caso anterior, las estimaciones de masa podrían coincidir con la apreciación hecha, en este caso, por Mones y Rinderknecht (2004a) de que se trataría de un individuo juvenil, según el poco desgaste oclusal evidenciado en su dentición. En la actualidad, se reconocen tres especies de esparasodontes dientes de sable: *Patagosmilus goini* y *Thylacosmilus atrox* ambos de Argentina (Mioceno medio y Mioceno tardío-Plioceno tardío respectivamente) y *Anachlysictis gracilis* del Mioceno medio de Colombia (entre otros, Riggs, 1933 y 1934; Marshall, 1976; Argot, 2004; Forasiepi y Carlini, 2010; Babot y Forasiepi, 2016; Goin *et al.*, 2016). De estos, solo *Thylacosmilus* alcanzó tamaños corporales grandes, mientras que las otras especies eran de menor tamaño, de alrededor de 16-18 kg (Wroe *et al.*, 2004; Prevosti *et al.*, 2013: Electronic Supplementary Material 1). Particularmente, las estimaciones de masa realizadas sobre ejemplares pertenecientes a *T. atrox*, lo situaban como un predador de 117 kg de media con un mínimo de 67 kg y un máximo que varía entre 150-168 kg (Sorkin, 2008; Ercoli y Prevosti, 2011), semejante a los jaguares actuales (Carnivora, Felidae) (Argot, 2004). En base al biocrón de estas especies, y debido a que el material proviene de sedimentos atribuibles a la Formación Camacho (Mioceno tardío), solo podría pertenecer a un organismo afín a *Thylacosmilus*. Sin embargo, es de destacar que tanto *Anachlysictis* como *Patagosmilus* solo se conocen a partir de sus respectivos holotipos (Forasiepi y

Carlini, 2010; Goin *et al.*, 2016), lo que implica que su rango temporal podría, con toda seguridad, encontrarse sesgado. Por otro lado, según Forasiepi y Carlini (2010), este material exhibe una morfología similar a *T. atrox*. Más aún, el tamaño absoluto de su dentición es, en líneas generales, algo mayor que la evidenciada en el material de *Anachlysictis* (ver Mones y Rinderknecht, 2004a) pero bastante menor que aquella de *Thylacosmilus* (Riggs, 1933 y 1934; Goin y Pascual, 1987). Sobre este punto, cabe recordar de que el ejemplar en estudio se trata de un organismo juvenil, por lo que hubiera sido lógico esperar un aumento de tamaño a medida que avanzaba en su desarrollo ontogenético, hacia tamaños similares a *Thylacosmilus*. Sin embargo, a pesar de que todas la evidencias indicarían una cierta afinidad con *T. atrox*, debido a lo fragmentario del material, la asignación a dicha especie permanecería, de momento, meramente especulativa. Estos esparasodontes dientes de sable altamente especializados adquirieron una dentición muy adaptada al consumo de músculo (no adecuada para procesar huesos) (Goin y Pascual, 1987; Argot, 2004), asociada con una estrategia activa de caza (Babot y Forasiepi, 2016 y bibliografía allí citada). Sus principales presas habrían sido notoungulados (mesotéridos), litopternos (macrauchénidos) y roedores (dinómidos e hidrochoéridos) (Argot, 2004). De entre estos últimos se destaca *Cardiatherium*, también registrado en la Formación Camacho (Perea *et al.*, 2011), como su potencial presa.

Dinámica esparasodontes- placentarios carnívoros

Ya para el Cuaternario de toda Sudamérica (a partir del Ensenadense) la diversidad de mamíferos de hábitos carnívoros aumenta significativamente (Fig. 12), con especies con diferente grado de carnivoría, hecho intimamente ligado al G.I.B.A. (entre otros Marshall, 1988; Perea, 2003; Soibelzon y Prevosti, 2007; Woodburne, 2010; Ubilla *et al.*, 2011; Prevosti y Soibelzon, 2012; Prevosti *et al.*, 2013a, b; Soibelzon y Prevosti, 2013; Forasiepi *et al.*, 2014).

Un punto importante para comprender como ha sido la evolución de la fauna de mamíferos de dieta carnívora durante el Cenozoico sudamericano radica en determinar la dinámica existente entre los

euterios carnívoros que llegaron a través del Istmo de Panamá desde el norte y los esparasodontes que estaban en el continente a su arribo y que finalmente se extinguieron (Prevosti *et al.*, 2013b).

La visión tradicional apoya la idea de un reemplazo por competencia. Esto indicaría que la llegada a Sudamérica de los placentarios carnívoros invasores del norte contribuyó, en alguna medida, a la extinción de los marsupiales sudamericanos que ocupaban ese mismo nicho ecológico (Tabla 2) (Savage, 1977; Hoffstetter, 1981; Perea, 2003; Rodríguez Méndez, 2009).

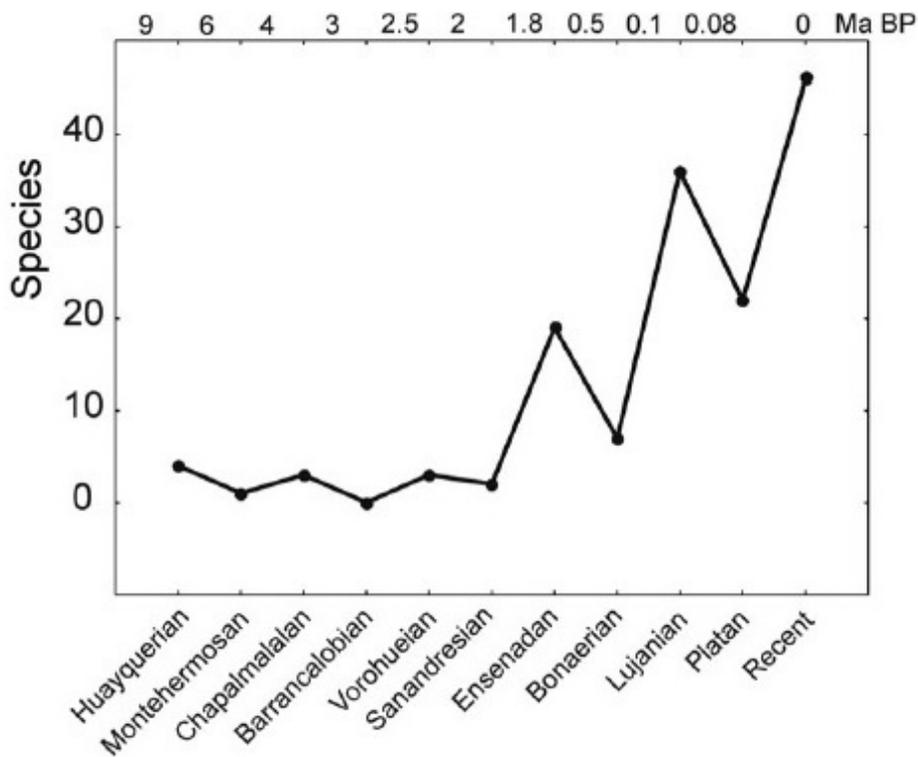


Figura 12: Diversidad de los euterios carnívoros en Sudamérica desde el Mioceno tardío hasta el Reciente. Modificado de Prevosti y Soibelzon, 2012.

Se ha propuesto que los que ingresaron desde el norte fueron el resultado de antiguos fenómenos de intercambios faunísticos (hay que tener en cuenta que durante gran parte del Cenozoico Norteamérica estuvo conectada con Europa y varias veces con Asia, a través de Beringia, con la consecuente mezcla de faunas), y por tal motivo “mejor adaptados” a dichos procesos. A diferencia de esto, los organismos que habitaron Sudamérica en aquel entonces se desarrollaron en un medio ambiente estable, por haber sido este un “continente isla” durante un tiempo prolongado. Esto implicaría que para dichos animales sería el primer contacto sostenido con otros competidores y

potenciales predadores. La fuerte presión evolutiva ejercida sobre la fauna norteamericana (incluidos los placentarios carnívoros), derivada de los intercambios previos ya mencionados, y a la vez de una mayor capacidad de proliferación propia del linaje, habrían determinado su supremacía frente a toda la fauna nativa sudamericana (Marshall, 1988).

Sin embargo, no es un hecho menor destacar que los grupos autóctonos sudamericanos (incluidos los marsupiales) se encontraban reducidos en su diversidad, probablemente a causa de cambios en el hábitat. La llegada masiva de los sucesivos contingentes del norte habría empeorado dicha situación de baja diversidad, concretando la extinción de muchos de estos grupos originarios (Gould, 1984; Benton, 2006), entre ellos el de los metaterios carnívoros.

	Metaterios carnívoros	Euterios carnívoros	Phorusrhacidae
Pleistoceno		9.1	2.4
Plioceno	4.5	1.8	3.7
Mioceno	6.3		7.0
Oligoceno	6.3		5.2
Eoceno	3.9		
Paleoceno	2.6		

Tabla 2: Porcentaje de carnívoros terrestres en la fauna sudamericana. Información procedente de Savage, 1977.

En oposición a la idea clásica, se propone que la relación entre placentarios y marsupiales de hábitos carnívoros debería ser referida como un fenómeno de reemplazo oportunista, en donde los carnívoros euterios ocuparon, y continúan ocupando, en los ecosistemas terrestres sudamericanos el nicho ecológico dejado vacante por los esparasodontes (Forasiepi, 2005; Apesteguía y Ares, 2010c; Prevosti *et al.*, 2013a, b; Babot y Forasiepi, 2016).

Esta hipótesis hace referencia que para cuando se produjo el ingreso masivo de los depredadores del norte, los carnívoros marsupiales (los esparasodontes) ya estaban totalmente extintos. Por tal motivo, ni siquiera habría sucedido una superposición temporal entre organismos con nichos ecológicos equivalentes, sino todo lo contrario, existieron importantes intervalos temporales entre cada uno de ellos (Tabla 3). Además, se enfatiza en que la decadencia de los esparasodontes fue un proceso gradual, el cual comenzó previo a la llegada de los placentarios a América del Sur (Prevosti

et al., 2013a, b). Por último, habría que tener en cuenta que la semejanza morfológica entre estos grupos de carnívoros es sólo superficial, por lo que el establecimiento de “pares ecológicos” debiera evaluarse con mayor detenimiento (Forasiepi, 2005; Prevosti *et al.*, 2013a).

Lapso Temporal	“Tipos ecológicos semejantes”
Aprox. 0.8 m. a.	primeros pequeños hipercarnívoros placentarios (<i>Galictis sorgentinii</i>)
	últimos pequeños esparasodontes (<i>Borhyaenidium riggsi</i>)
Aprox. 1.2 - 2 m. a.	primeros placentarios hipercarnívoros medianos a grandes (<i>S. populator</i>)
	últimos grandes esparasodontes (<i>Thylacosmilus atrox</i>)
Mayor a 1 m. a.	primer omnívoro placentario (<i>Chapalmalania</i>)
	último omnívoro esparasodonte (<i>Stylocynus paranensis</i>)

Tabla 3: Relación de los lapsos temporales entre los primeros registros de placentarios y los últimos de los esparasodontes de “tipos ecológicos semejantes”. Se incluyen también organismos de dieta omnívora. Información procedente de Prevosti *et al.*, 2013a.

Según este contexto, sería un poco más evidente convenir en que la extinción de los esparasodontes estuvo muy poco o no debió haber estado relacionada con el ingreso a América del Sur de los mamíferos carnívoros euterios. Por el contrario, esta se produjo antes (al menos en los “tipos ecológicos semejantes”) (ver Tabla 3) y, por ende, debe de responder a otras causas.

El nicho ecológico de los esparasodontes estaba compartido con otros carnívoros no mamíferos del terciario sudamericano tales como grandes aves corredoras (Phorusrhacidae), cocodrilos terrestres (Sebecidae) y serpientes constrictoras gigantes (Madtsoiidae y Boidae)¹¹ (Prevosti *et al.*, 2013a; Babot y Forasiepi, 2016). Los cocodrilos y serpientes tuvieron baja diversidad durante todo el Cenozoico y se extinguieron antes que los esparasodontes (Prevosti *et al.*, 2013a) pero las aves corredoras aumentaron su abundancia de manera significativa, particularmente con algunos picos importantes, durante el Mioceno (ver Tabla 2) (Savage, 1977; Prevosti *et al.*, 2013a). Empero, no hay evidencias concretas de que la proliferación de estas aves hubiera influenciado el declive de los esparasodontes (Prevosti *et al.*, 2013a), por lo que si bien las interacciones, en este caso la

¹¹ En el territorio uruguayo no hay registros de los cocodrilos ni de las serpientes mencionadas para aquella época. Por el contrario, si los hay de las aves corredoras gigantes, entre otras, en la Formación Fray Bentos (aunque con dudas por datos inciertos de colecta). De esta misma unidad proviene también el material de *P. cf. gigantea* (Mones y Ubilla, 1978; Perea *et al.*, 2011).

competencia por el alimento, entre estos grupos permanecen especulativas, las mismas no deberían ser obviadas (Argot, 2004).

Se ha propuesto el término “reemplazo endógeno” para hacer referencia al reemplazo que habrían sufrido los Sparassodonta por parte de los Didelphimorphia (Ortiz Jaureguizar, 1998; ver también Argot, 2004). Sin embargo, los Sparassodonta ocuparon principalmente los tamaños medianos (de entre 2 y 10 kg) y grandes (mayores a 10 kg) mientras que los Didelphimorphia los tamaños pequeños (menores a 2 kg). Además, los primeros estaban adaptados a dietas hipercarnívoras y los segundos a dietas mesocarnívoras (división que persistió aún luego de extintos los esparasodontes). En suma, no parecen haber ocurrido procesos de competencia o reemplazo sino una repartición del recurso trófico. Por tales motivos, dicha teoría no tendría una correlación ecológica (Zimicz, 2012). Sin embargo, es verdad que hubo un solapamiento entre los más pequeños esparasodontes hipercarnívoros con marsupiales de similar dieta y talla corporal de la familia Didelphidae durante el Mioceno tardío-Plioceno¹², aunque dicha situación explicaría la declinación de los más pequeños esparasodontes, no así la desaparición del grupo entero (Prevosti *et al.*, 2013a, b).

Como se puntualizó oportunamente, los primeros carnívoros placentarios de los cuales se tiene registro en América del Sur corresponden al grupo de los prociónidos (Carnivora, Procyonidae) que datan del Mioceno tardío. Dichos organismos tenían dietas omnívoras y eran de pequeño tamaño (por ejemplo *Cyonasua*, de unos 6 kg de peso) (Prevosti *et al.*, 2013a, b). Para esa misma época, los esparasodontes estaban representados por siete especies, la mayoría de ellas hipercarnívoras de tallas pequeñas a grandes. Si bien estos taxones coexistieron por un determinado período de tiempo, las diferencias a nivel alimenticio permiten establecer una separación de sus nichos, por lo que no hay evidencias concretas de una superposición ecológica entre estos grupos. En líneas generales, es poco probable que estos prociónidos hayan podido desplazar a los grandes esparasodontes hipercarnívoros, o inclusive a los pequeños más especializados. Si bien la competencia entre estos grupos no puede ser descartada, la misma debió haber sido muy limitada (Prevosti *et al.*, 2013a).

¹² Las especies involucradas pertenecieron a los géneros *Borhyaenidium*, *Noticitis*, *Notocynus* (Orden Sparassodonta), *Thylophorops* e *Hyperdidelphys* (Orden Didelphimorphia) (Zimicz, 2012).

Aparte, el declive de los esparasodonta tampoco registra un aumento significativo en la diversidad y abundancia de los Carnivora (más aún, ambos grupos disminuyen hacia el Montehermosense) (ver Fig. 11 y 12) (Prevosti *et al.*, 2013a, b), los cuales proliferan recién en el Ensenadense, cuando los esparasodonta ya estaban extintos (Babot y Forasiepi, 2016).

La extinción de los esparasodonta estaría relacionada a cambios climáticos y/o geológicos hacia fines del Mioceno (el levantamiento de la Cordillera de los Andes y vulcanismo asociado) (Forasiepi, 2005, Prevosti *et al.*, 2013a; Babot y Forasiepi, 2016). A su vez, dichos cambios podrían haber propiciado modificaciones en la vegetación (reemplazo de la sabana arbolada por bosques más secos, desiertos y semi-desiertos en algunas áreas) (Gould, 1984; Prevosti *et al.*, 2013a) y consecuentemente en la comunidad de herbívoros (varios grupos de ungulados nativos se extinguieron). Los esparasodontes, por ser en su mayoría hiperespecialistas (a manera de ejemplo basta con citar a *T. atrox*, último representante de este linaje de metaterios carnívoros hacia el Plioceno tardío)¹³, serían más vulnerables a los cambios del medio en el cual habitaban y por consiguiente tendrían mayores tasas de extinción. En este contexto parecería que no solo factores biológicos sino también físicos habrían conspirado en su desaparición (Prevosti *et al.*, 2013a, b).

Mamíferos carnívoros del Cuaternario: félidos y cánidos

De los mamíferos carnívoros presentes en el registro fósil durante el Cuaternario de Uruguay, son los félidos y cánidos los que evidencian una mayor diversidad y abundancia, representados por seis especies en cada caso.

Con respecto a los Felidae, en la actualidad se asume la existencia de varios linajes que han estado presentes en Sudamérica, representando básicamente a dos grandes grupos de félidos: los Machairodontinae (linaje Homotherini y Smilodontini) y los Felinae (linajes *Panthera*, *Puma* y

¹³ Para la época en que se extinguen los tilacosmilinos sucede el llamado “Impacto del Plioceno tardío” o “Colisión del Asteroide Eltanin”, de unos 4 km de diámetro, que cayó en el Océano Pacífico. Dicho evento pudo ser capaz de liberar la energía necesaria para causar una devastación a nivel global, generando, entre otros, sucesivos megatsunamis (Gersonde *et al.*, 1997; ver también Apesteguía y Ares, 2010c). Incluso, se ha propuesto también que un asteroide de menos de 1 km cayó entre las localidades de Miramar y Mar del Plata (Argentina) hace 3.3 m.a. atrás, aunque su fiabilidad es controvertida (ver Apesteguía y Ares, 2010c).

Leopardus spp.)¹⁴ (Chimento *et al.*, 2014; Chimento, 2016), todos con algún representante fósil afín en el territorio nacional.

De los organismos “dientes de cimitarra”¹⁵ (linaje Homotherini) se destaca el material de cf. *Xenosmilus* sp., representando un ejemplar de notables dimensiones corporales para un félido, el cual merece una atención especial. Este material, que fuera encontrado en una unidad que abarca desde el Plioceno tardío hasta el Pleistoceno medio (Formación Raigón), por el hecho de no poseer una determinación estratigráfica exacta, podría plantear, a grandes rasgos, dos posibles escenarios: 1) si el material fuese adjudicado al Plioceno tardío, implicaría que este linaje se originó en Sudamérica (por ser este su registro más antiguo) y migró hacia el norte en el intercambio; o 2) que el material provenga de sedimentos del Pleistoceno, por lo cual este organismo habría ingresado por el norte hacia esta parte del continente. El primer escenario suscita varias complicaciones, tal vez las más importantes de explicar estén relacionadas a que no hay registros de félidos previo al G.I.B.A. en Sudamérica (ni siquiera en una etapa temprana de este, la que corresponde al primer pulso de migrantes en el Plioceno tardío) (Woodburne, 2010). Además, esto trae aparejado las correspondientes interrogantes acerca de su ancestría, entre otras tantas que puedan surgir. Debido a que este es un taxón que tiene un origen certero vinculado netamente al Pleistoceno temprano de Norteamérica (Martin *et al.*, 2000), el segundo escenario planteado parece ser, si es que no lo es, mucho más coherente: el ingreso de estos organismos se habría producido a inicios muy temprano del Pleistoceno (preferentemente en el segundo pulso de migrantes durante el G.I.B.A.) o tal vez durante el transcurso del Pleistoceno medio, junto con el resto de muchos de los otros euterios

¹⁴ Los Felidae se dividen principalmente en dos grandes linajes: los extintos dientes de sable (subfamilia Machairodontinae) y los félidos de caninos cónicos. Estos últimos se pueden dividir a su vez en panterinos (subfamilia Pantherinae) o felinos (subfamilia Felinae). Sin embargo, algunos investigadores utilizan la subfamilia Felinae *sensu lato* para poder así reflejar esta división primaria con los dientes de sable, por lo que incluyen en dicha subfamilia a todos los félidos de caninos cónicos, tanto felinos (tribu Felini) como a los panterinos (tribu Pantherini) (Werdelin *et al.*, 2010; ver también Johnson *et al.*, 2006; Etnyre *et al.*, 2011).

¹⁵ Además de las diferencias craneo-dentales y post-craneales entre el linaje Homotheriini y el Smilodontini, el término “dientes de cimitarra” hace referencia a la morfología de los caninos superiores, los cuales son relativamente cortos, angostos medio-lateralmente con los bordes dentados (tanto posterior como anterior) y muy curvados. En el linaje Smilodontini (dientes de sable), los caninos superiores se presentan muy elongados, anchos, menos curvados y finamente aserrados (entre otros, van den Hoek Ostende *et al.*, 2006; Werdelin *et al.*, 2010).

carnívoros (incluidos otros homoterinos) (ver Rincón *et al.*, 2011). Estos cazadores de emboscada tenían la capacidad de predar sobre los grandes herbívoros (Martin *et al.*, 2000) e inclusive también, aunque de manera teórica, sobre los megaherbívoros¹⁶ (ver Resultados y Anexo 2B).

El linaje Smilodontini o “dientes de sable” se encuentra mucho más representado que los homoterinos (Chimento, 2016 y bibliografía allí citada). Pese a las controversias generadas alrededor a su taxonomía específica, actualmente se reconocen tres especies según atributos métricos y morfológicos: *S. gracilis*, *S. populator* y *S. fatalis*, todas presentes en el continente (entre otros Méndez-Alzola, 1941; Churcher, 1967; Berta, 1985 y 1987; Kurtén y Werdelin, 1990; Berta, 1995; Turner y Antón, 1997; Soibelzon y Prevosti, 2007 y 2013; Labarca *et al.*, 2008; Prieto *et al.*, 2010; Rincón *et al.*, 2011; Labarca, 2015).

De estos, *Smilodon populator*, endémico de América del Sur, es el más frecuentemente hallado en el continente, en yacimientos del Ensenadense al Lujanense (Pleistoceno medio a tardío), particularmente hacia el centro y este del mismo (Brasil, Bolivia, Paraguay, Argentina, Venezuela, Uruguay, este de Perú y el sur de Chile) (Berta, 1985; Kurtén y Werdelin, 1990; Rincón, 2006; Soibelzon y Prevosti, 2007 y 2013; Shockey *et al.*, 2009; Prieto *et al.*, 2010; Díaz Aros, 2013). Era la especie de mayor tamaño del género, y también que cualquier félido actual, con una masa corporal en el en torno a los 220-360 kg (Christiansen y Harris, 2005), aunque algunos ejemplares podían haber superado los 400 kg de peso (entre otros Christiansen y Harris, 2005; Sorkin, 2008).

Sobre este particular, el material MNHN-P 957 se corresponde claramente a un organismo de *Smilodon populator* (ver Resultados; ver más abajo), aunque de un porte poco frecuente a lo comúnmente hallado. Su masa corporal¹⁷ superaba los 400 kg promedio, con una masa máxima

¹⁶ La capacidad de predar sobre los megaherbívoros estaría condicionada por el tamaño del carnívoro y la estrategia de caza (Schmieder, 2000), viendose beneficiada por parte del predador una cacería en grupo por sobre una táctica solitaria. Aparte, también dependerá del tamaño y tipo de presa (Schmieder, 2000), su mecanismo de defensa (desarrollo de estructuras de protección o hábitos gregarios), la condición sanitaria y el rango etario de la misma (Prevosti y Vizcaíno, 2006 y literatura allí citada).

¹⁷ Las estimaciones de masa corporal con mejores resultados en la mayoría de los grupos de mamíferos se realizan en base a medidas de los huesos largos, por el hecho de que están relacionados con soportar el peso del cuerpo (Hemmer *et al.*, 2011 y literatura allí citada). Otras veces, como es el caso particular de estudio y según la preservación del material, se realizan estimaciones en base a otros elementos (medidas craneales, dentarias, entre otras) a manera de referencia.

estimada de 436 kg (Manzueti *et al.*, 2016b). Asimismo, según Turner y Antón (1997), el largo total de los caninos superiores en los especímenes más grandes de *S. populator* eran de alrededor de 28 cm, de los cuales aproximadamente 17 cm se correspondían a la corona dentaria y el resto a la raíz. Las estimaciones realizadas para determinar la altura de la corona en los caninos superiores de este ejemplar evidenciaron resultados similares a estos (ver Resultados; ver Anexo 4), por lo que se puede deducir que estarían en el límite máximo de su desarrollo. Consecuentemente, el ejemplar en sí también podría exhibir las dimensiones cráneo-dentarias máximas, o estar muy cercana a ellas, para la especie. Todo esto no solo lo convertía en un eficaz predador terrestre, particularmente con la capacidad de cazar a los grandes herbívoros de sus respectivos ecosistemas (Prevosti y Vizcaíno, 2006; Soibelzon y Prevosti, 2007) e inclusive también a los megaherbívoros (ver Resultados y Anexo 2B) (Prevosti y Vizcaíno, 2006; Prevosti y Martín, 2013), sino que, de manera hipotética, solo rivalizaría con los osos de rostro corto del género *Arctotherium* como sus más directos competidores entre los mayores mamíferos de dieta carnívora en el continente sudamericano.

Por otro lado, *S. fatalis*, del Pleistoceno medio-tardío de Norteamérica, posee un tamaño similar al del tigre Siberiano actual, con una masa que rondaba los 160-280 kg (Christiansen y Harris, 2005). Esta especie también ha sido hallada en sedimentos del Pleistoceno tardío del noroeste de América del Sur (Coralito en Ecuador y Talara en Perú) (Kurtén y Werdelin, 1990), lo que habría representado una nueva inmigración, en este caso tardía, de grandes félidos a Sudamérica, junto con otros carnívoros (por ejemplo *C. dirus*) sobre la costa pacífica durante el Lujanense (Kurtén y Werdelin, 1990; Soibelzon y Prevosti, 2007 y 2013).

Más allá de compartir, a grandes rasgos, un plan corporal común, estas especies de Smilodontini se diferencian entre sí, aparte de por el ya mencionado tamaño corporal, por varias características morfológicas (ver Resultados). A manera de síntesis, *Smilodon populator* se distingue de *Smilodon fatalis* por poseer un cráneo más elongado y angosto, con una región craneal que se encuentra alargada en comparación con su región facial. Sus nasales son prominentes y determinan un perfil

craneal más elevado que en *S. fatalis*, mientras que en su región posterior presentan un marcado ángulo entre la cresta lambdoidea y el proceso mastoideo (Kurtén y Werdelin, 1990).

En base a estas dos últimas características, el material CBM 13 presenta un patrón congruente con aquel evidenciado en *S. fatalis*. Sin embargo, en norma dorsal, y como ya fuera puntualizado (ver Resultados), este presenta un morfotipo más parecido a *S. populator* (Anexo 1A: Fig 15A). En este sentido, esta misma variación craneal ya ha sido constatada en otros ejemplares de *S. fatalis*, particularmente entre los registrados en Talara (Perú), por lo que se interpreta como una diferenciación a nivel intraespecífico entre estas poblaciones y las norteamericanas de *S. fatalis* (Kurtén y Werdelin, 1990). Por lo antes expuesto, la variante aquí encontrada presenta características más consistentes con aquellas presentes en la subpoblación de *S. fatalis* registrada en Talara (Perú) que con el linaje netamente norteamericano.

Como es sabido, una de las pocas maneras certeras para poder identificar y asignar restos de mamíferos, tanto actuales y más aún fósiles, es a través del cráneo y dentición asociada. Sin embargo, este frecuentemente puede no preservarse o su estado no permite su estudio detallado. Más aún, muchas veces los restos recuperados de un animal son solo fragmentarios, o inclusive pueden corresponder a piezas dentales sueltas en mal estado o a elementos del postcráneo, por lo cual su asignación taxonómica en base a estos materiales puede ser aún más compleja. Empero, algunos estos elementos pueden poseer características diagnósticas (forma general del hueso, de la diáfisis, inserciones musculares, entre otros) que permiten su identificación (Morales-Mejía *et al.*, 2010; Morales-Mejía y Arroyo-Cabrales, 2012). Otras veces, a falta de características morfológicamente diagnósticas, y dependiendo del grupo de estudio, el tamaño (siempre y cuando se trate de organismos adultos con poco dimorfismo sexual) puede ser un factor válido para asignar específicamente los restos, en este caso teniendo como referencia exclusivamente variables métricas (Labarca *et al.*, 2008). Esto es lo que ocurre particularmente para los materiales que fueron atribuidos al dientes de sable *Smilodon cf. fatalis*, en base a elementos craneales fragmentarios y de postcráneo (FC-DPV 683 y MNHN-P 1770). Dichos materiales corresponden, al menos, a formas

gráciles de organismos adultos del género *Smilodon* (ver Resultados). Estos pueden ser interpretados bajo el siguiente escenario hipotético: 1) que podrían pertenecer a ejemplares de *S. fatalis* o 2) que podrían representar hembras de *S. populator*. Sabido es que los félidos actuales presentan un gran dimorfismo entre sexos, particularmente para la masa corporal, debido a múltiples factores (Martínez *et al.*, 2014). En este sentido, estudios realizados de manera indirecta sobre materiales fósiles de *Panthera atrox* también han determinado dimorfismo sexual en este felido extinto, inclusive levemente mayor al que presenta *P. leo* (Meachen-Samuels y Binder, 2010). De momento, no hay estudios de este tipo sobre *S. populator* aunque sí sobre *S. fatalis*, con resultados, en líneas generales, congruentes entre sí. Dichos estudios indican que en este último se evidencia muy poco a nulo dimorfismo sexual (Prevosti y Vizcaíno, 2006 y literatura allí citada; Meachen-Samuels y Binder, 2010), o que bien podrían haber experimentado algún tipo de dimorfismo entre sexos pero en mucha menor magnitud que lo observado en félidos actuales (por ejemplo en *Puma* o *Panthera*) (Kurtén y Werdelin, 1990; Christiansen y Harris, 2012). De esto se desprende que la presencia de algún grado de dimorfismo sexual, por más mínimo que sea, se torna casi inevitable (Kurtén y Werdelin, 1990). Entonces, se puede asumir que *S. populator* podría haber mostrado un desarrollo similar en este aspecto al de su congénere norteamericano, o sea, un bajo dimorfismo sexual o, en su defecto, en caso de que tuviese hubiera sido mucho menor que en los grandes félidos vivos. En base a todo lo anterior, estos materiales deberían ser interpretados de manera más certera como pertenecientes a ejemplares con mayor afinidad a *S. fatalis* que a hembras de *S. populator*.

Como ya fuera mencionado, *S. fatalis* se distribuye al noroeste de América del Sur y *S. populator* al centro-este del continente, con la Cordillera de los Andes actuando como una barrera de dispersión, lo que ha llevado a interpretarse como una distribución de tipo alopátrida (Kurtén y Werdelin, 1990; Turner y Antón, 1997; Soibelzon y Prevosti, 2007 y 2013; Castro y Langer, 2008; Prieto *et al.*, 2010; Díaz Aros, 2013). De momento, en Sudamérica, no hay registros de coexistencia entre estos félidos por lo que, en este contexto, los hallazgos aquí reportados implican que no solo se amplía la

distribución de *Smilodon fatalis*, en este caso unos 5.000 km hacia el sureste en el continente, sino que estaría desacreditando dicha idea de distribución alopátrida.

Según la morfología de los miembros locomotores, se asume que dichos félidos macairodontinos no estaban bien adaptados para la persecución de la presa a grandes distancias ni tenían gran aceleración, por lo cual su estrategia de caza sería de acechar y emboscar a sus víctimas en ambientes altamente estructurados (Gonyea, 1976; Turner y Antón, 1997; Martin *et al.*, 2000; Palmqvist *et al.*, 2003; Wheeler y Jefferson, 2005; Meloro *et al.*, 2013; Brown *et al.*, 2017). Las condiciones inferidas, al menos para la Formación Libertad, un ambiente más bien abierto, (Corona *et al.*, 2012) (ver más abajo) y en parte también para la Formación Dolores (Corona *et al.*, 2013; Ubilla y Martínez, 2016 respectivamente), no concuerdan del todo con la idea de que cazaba en áreas cerradas, lo que implicaría una cierta contradicción. Sin embargo, la presencia de estos como de otros hallazgos (ver Schmieder, 2000; Prieto *et al.*, 2010; Scott y Springer, 2016) así como estudios isotópicos (Bocherens *et al.*, 2016) indicarían, al menos, una cierta adaptabilidad a diferentes ecosistemas, tanto abiertos como cerrados. Por tal motivo, la idea preconcebida de que precisaba ambientes cerrados para cazar eficientemente como un predador de emboscada necesitaría ser reconsiderada (Scott y Springer, 2016). En tal sentido, su estrategia de caza en áreas poco estructuradas podría haber sido complementada, ocasionalmente, incorporando la persecución (Prieto *et al.*, 2010) o podrían haber mostrado algún tipo de comportamiento social, agrupándose en manadas (Gonyea, 1976; Akersten, 1985; Turner y Antón, 1997; Bocherens *et al.*, 2016), lo que también serviría para compensar la aparente falta de velocidad así como para maximizar otros parámetros (eficiencia durante la caza, éxito reproductivo, defensa del territorio, entre otros). Si bien pareciera haber suficiente evidencia en el registro fósil que indicaría que estos organismos fueron sociales (por ejemplo, los especímenes de *Smilodon fatalis* con algún tipo de traumatismo óseo cicatrizado encontrados en Rancho La Brea) (Carbone *et al.*, 2009; Van Valkenburgh *et al.*, 2009), no existe una unanimidad de opiniones (McCall *et al.*, 2003; Kiffner, 2009; Christiansen y Harris, 2012; Brown *et al.*, 2017). Es más, su morfología endocefálica sugiere que eran organismos

solitarios más que gregarios y que no habrían desarrollado comportamiento social alguno (McCall *et al.*, 2003; Prevosti y Vizcaíno, 2006 y literatura allí citada). En todo caso, en ambientes cerrados, por una cuestión de espacio, se podría ver favorecida una vida de cazador solitario en emboscada, mientras que se evidenciaría un comportamiento más social en áreas más abiertas (al igual que en *Panthera leo*) (Schmieder, 2000). Empero, cabe destacar que, a excepción del león, todos los grandes félidos actuales 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 carnívoros) (Schmieder, 2000; Kiffner, 2009; Van Valkenburgh *et al.*, 2009).

El registro fósil de los Felinae de gran tamaño en el Uruguay, el linaje *Puma* y el linaje *Panthera*, es un poco más reducido que aquel de los dientes de sable. Mientras que *Panthera onca* se distribuye en todo el Cuaternario continental (Formación Sopas, Dolores y Libertad), *Puma concolor* presenta una distribución más acotada, registrándose solo al norte del país, en la Formación Sopas. El hábitat de preferencia de estos dos grandes félidos sudamericanos es el de vegetación densa, aunque también pueden ser encontrados en terrenos más abiertos, áridos y de vegetación baja (Currier, 1983; Seymour, 1989; Juliá *et al.*, 2000). Más aún, *P. onca* está fuertemente asociado a cursos de agua (ríos, arroyos, etc.) y/o zonas pantanosas (Seymour, 1989; Juliá *et al.*, 2000; Ferrero, 2008; Diaz, 2010; Rodrigues *et al.*, 2014). En base al grado de adaptabilidad que presentan a diferentes ambientes, el hecho de que *P. concolor* solo haya sido registrado hasta el momento en la Formación Sopas estaría relacionado a un sesgo en el registro fósil, aunque no se puede descartar la presencia de algún factor de tipo biológico. En la actualidad, si bien el rango de distribución de estos predadores se superpone, la interacción entre ellos es mínima, e inclusive pareciera que se evitan mutuamente. Sin embargo, al encontrarse en simpatria, *P. concolor* es más abundante en áreas secas mientras que *P. onca* en zonas húmedas (Seymour, 1989), por lo que el patrón observado podría indicar algún proceso de segregación con estas o similares características.

Muchos autores han evidenciado una variación del tamaño en *P. onca* durante el Pleistoceno, particularmente una reducción del mismo desde el Pleistoceno medio hasta el presente (entre otros Seymour, 1989; Juliá *et al.*, 2000; Díaz, 2010; Morales-Mejía *et al.*, 2010). En base a esto, se determinó incluso una subespecie extinta, *P. o. mesembrina* (ver Cabrera, 1934), de tamaño similar a *Panthera leo*, aunque se advierte que su status actual debe ser revisado¹⁸ (Soibelzon y Prevosti, 2007 y 2013; Cione *et al.*, 2009). Por otro lado, el tamaño de *P. concolor* se ha mantenido prácticamente sin cambios, aunque se menciona que los ejemplares finipleistocénicos tenderían a ser más grandes que los actuales, por lo que el comienzo de dicha reducción sería más tardía (Morales-Mejía *et al.*, 2010 y literatura allí citada).

Esta marcada diferencia de tamaños si se observa para *P. onca*, en el cual las mediciones realizadas sobre los materiales fósiles son significativamente mayores con respecto a los materiales actuales (ver Resultados; Anexo 3A). Particularmente, para el material CGF 104, varias de estas medidas son equivalentes inclusive a aquellas del león del Pleistoceno norteamericano *Panthera atrox* (Merriam y Stock, 1932; Montellano-Ballesteros y Carbot-Chanona, 2009). Sin embargo, su estudio comparativo y los análisis multivariados descartaron dicha posibilidad (ver Resultados: CGF 104; Anexo 3A), por lo que este último sigue sin registros fehacientes en Sudamérica (Seymour, 2015)¹⁹. Asimismo, vale destacar que no todos los *P. onca* extintos eran más grandes que los actuales (ver Resultados: FC-DPV 3010; Anexo 3A), por lo que se puede asumir un rango de superposición de tamaños entre los especímenes fósiles más pequeños y los vivientes de mayor talla (ver Díaz, 2010 y literatura allí citada). Por el contrario, para *P. concolor* no se encontraron diferencias significativas entre las medidas del set comparativo actual y los ejemplares fósiles (ver Resultados; Anexo 3A).

¹⁸ Recientemente, Metcalf *et al.* (2016) determinaron, en base a secuencias mitocondriales, que los *P. onca* del Pleistoceno de la Patagonia sudamericana eran genéticamente distintos de los jaguares modernos y representarían a la subespecie extinta *P. o. mesembrina*.

¹⁹ Cabe mencionar que Lemon y Churcher (1961) habían determinado un material craneal de un félido de gran tamaño de Talara (Perú) como perteneciente a *P. atrox*. Sin embargo, dicho espécimen correspondía a uno de los más grandes jaguares conocidos (ver Seymour, 2015).

Las inferencias sobre la masa corporal, la presa típica y la presa máxima aquí obtenidas son coherentes para los ejemplares fósiles tanto de *P. concolor* y, en líneas generales, también para *P. onca*, siendo que la dieta de ambos predadores incluye principalmente mamíferos de tamaño mediano a grande (50 a 500 kg) (Prevosti y Vizcaíno, 2006; Prevosti y Martin, 2013). Como puntualizaron estos autores, en base al mayor tamaño y masa corporal de los organismos fósiles de *P. onca* con respecto a los actuales (Tabla 4; entre otros ver también Seymour, 1989; Nogueira, 2009), estos podrían potencialmente haber predado sobre megaherbívoros o juveniles de estos (ver también Resultados: CGF 104). Sin embargo, por el hecho de que *P. onca* es un cazador solitario (Seymour, 1989) esto sería una complicación al momento de atacar a presas de tal tamaño, concentrando sus esfuerzos en las de menor porte. Estos predadores, sin lugar a dudas, se encuentran entre los mayores mamíferos de dieta carnívora en el continente sudamericano en nuestros días, habiendo sido superados en tamaño, durante el Pleistoceno tardío, solo por los félidos “dientes de sable” y los osos de rostro corto del género *Arctotherium*.

	Mínimo	Máximo	Promedio
<i>P. onca</i> fósiles	101	179	133
<i>P. onca</i> actuales	68	136	100

Tabla 4: Estimaciones de rango de masa corporal y promedio de masa, en kg, para ejemplares de *P. onca* fósiles según este trabajo (CGF 104, MCP 1908, FC-DPV 501 y 1890; ver también Anexo 2B) comparado con organismos vivientes según Nogueira (2009). Abreviaturas en el texto.

Por último, el registro fósil de los pequeños felinos sudamericanos (linaje *Leopardus* spp.) es el más incompleto (Murray y Gardner, 1997) y el que presenta mayores complicaciones a la hora de realizar algún tipo de inferencia al respecto (Chimento, 2016 y bibliografía allí citada).

Según los materiales aquí estudiados (FC-DPV 1884 y FC-DPV 2890), se está en presencia de félidos en el rango de medidas absolutas (Murray y Gardner, 1997) y de masa corporal (6.6-18.6 kg) (de Oliveira *et al.*, 2010) coherentes con aquellas de *L. pardalis*. Asimismo, las características anatómicas que se reconocieron en elementos del postcráneo (por ejemplo la tibia) y los análisis multivariados realizados sobre varias mediciones en ambos materiales también indicarían que se

trataría de restos afines al referido félido, esto en base a la disponibilidad de datos de los pequeños felinos sudamericanos con los cuales se los comparó (ver Seymour, 1999).

En este sentido, y de manera preliminar, se había determinado previamente de que el material FC-DPV 1884 se trataba de un felino intermedio en tamaño entre los pequeños y grandes félidos sudamericanos, inclusive un poco más robusto que *L. pardalis*. Empero, en base a la forma del calcáneo del mismo material, se determinó de que se trataba de un espécimen comparable a los gatos pequeños, incluido *L. pardalis*, y que se diferenciaba tanto de *Puma concolor* como de *Panthera onca* (Ubilla *et al.*, 2009a). Sin embargo, por lo fragmentario y el mal estado de preservación de ambos materiales, y al igual que lo sugerido por estos autores (ver Ubilla *et al.*, 2009a), podría tratarse de un felino (o inclusive dos, teniendo en cuenta de que son dos materiales en estudio), similar a *L. pardalis* en sus caracteres morfológicos y de su paleobiología, pero desconocido y aún no descrito. Según esto, mayores estudios *a posteriori* podrían ser necesarios para esclarecer esta cuestión.

En este caso, sin importar su afinidad taxonómica, se trataría de un tipo de carnívoro con una capacidad de cazar comunmente sobre presas del en torno de los 1.5-11 kg y entre los 25-90 kg como máximo (ver Resultados y Anexo 2B). Según esto, alguna de sus potenciales presas en la Formación Sopas podrían haber sido, entre otras, *Myocastor coypus* (6 kg), *Morenelaphus* spp. (50 kg), *Lama (Vicugna)* sp. (45-55 kg), *Ozotoceros* (40 kg) o *Tayassu/Catagonus* (22-43 kg) (ver Prevosti *et al.*, 2009a), compitiendo directamente por estas con otros carnívoros de considerable porte (los cánidos extintos *Protocyon troglodytes* y *Dusicyon avus*) (ver más abajo). Más aún, en la actualidad, *L. pardalis* puede ser ocasionalmente presa de *P. onca* o *P. concolor* (Murray y Gardner, 1997) y, teniendo en cuenta de que ambos se registran en esta unidad, ya sea que estos restos fueran de *L. pardalis* o de un félido afín, dichas interacciones, si bien especulativas, serían muy probables.

Los Canidae, a diferencia de los félidos que son todos hipercarnívoros, presentan distintos niveles de carnivoría. De estos, el único netamente hipercarnívoro es *Protocyon troglodytes*, un cánido

extinto de considerable tamaño, registrado en la Formación Sopas (Prevosti *et al.*, 2009a). La masa corporal estimada para el ejemplar MACNU-95 ronda los 33 kg, la cual es levemente mayor pero coherente a las previamente estimadas (15-30 kg) (Prevosti *et al.*, 2009a). Este poseía un potencial para predar sobre mamíferos de mediano porte (Oliveira *et al.*, 2005; Perini *et al.*, 2009; Prevosti *et al.*, 2009a), de hasta aproximadamente unos 280 kg (por ejemplo, de los registrados en dicha unidad están *Lama* sp., *Ozotoceros*, *Morenelaphus* spp., entre otros). Empero, por el hecho de cazar en manada, persiguiendo a sus presas por largas distancias en terrenos abiertos, su potencial de caza podría haber llegado a animales de mayor tamaño (mamíferos grandes o inclusive juveniles de megamamíferos) (Oliveira *et al.*, 2005; Perini *et al.*, 2009; Prevosti *et al.*, 2009a), aunque el alcance de esta afirmación es incierta.

Dusicyon avus y *Cerdocyon thous* son los únicos dos cánidos representados en dos formaciones geológicas diferentes (Formación Sopas y Formación Dolores), por lo que ayudan a caracterizar dichas unidades (ver más abajo). El registro fósil de *D. avus* en Sudamérica es abundante y proviene de la parte sur del continente (Brasil, Chile, Argentina y Uruguay), según varias localidades paleontológicas del Pleistoceno tardío y sitios arqueológicos del Holoceno (Pasquali y Tonni, 2004; Prevosti *et al.*, 2011; Prevosti *et al.*, 2015; Sillero-Zubiri, 2015). Aunque las principales causas de extinción de estos cánidos no está clara, esta pudo haber ocurrido en tiempos recientes, aproximadamente entre los 324-426 años antes del presente (AP) y estarían relacionadas a una combinación de factores climáticos y humanos (Prevosti *et al.*, 2015). Este zorro, de unos 14-16 kg de masa promedio, tenía una dieta un poco más carnívora que aquella de *Lycalopex culpaeus* (Prevosti y Vizcaíno, 2006; Prevosti *et al.*, 2009a; Prevosti *et al.*, 2011; Prevosti y Martin, 2013; Prevosti *et al.*, 2015; Labarca, 2015 y bibliografía allí citada), con un tamaño de presa típica de unos 4-5 kg y máxima de alrededor de 60-76 kg (Prevosti y Vizcaíno, 2006; Prevosti y Martin, 2013; este trabajo), por lo que podía cazar no solo pequeños y medianos roedores sino también cérvidos medianos, pequeños camélidos y pequeños perezosos como potenciales presas (Prevosti y Vizcaíno, 2006; Prevosti *et al.*, 2009a; Prevosti *et al.*, 2011; Prevosti y Martin, 2013).

Por otro lado, el registro fósil de *C. thous* es dudoso y escaso. En América del Sur, este se conoce por los depósitos del Pleistoceno tardío, especialmente de Brasil (Minas Gerais, Bahía y Río Grande del Norte) (Courtenay y Maffei, 2004; Oliveira *et al.*, 2005). En la actualidad, su masa corporal oscila en el en torno a los 4 a 7-8 kg (Hover, 2003), por lo que las estimaciones aquí realizadas son coherentes, con un tamaño de presa típica en el en torno al kilo y máxima de unos 14-23 kg (entre otras, se destaca *M. coypus* como una de sus posibles presas). También podría alimentarse de lagartijas, ranas, aves, insectos, cangrejos y frutas, como lo hace actualmente, según disponibilidad de alimento (Berta, 1982; Hover, 2003).

Se ha inferido que *D. avus* podría haber habitado ambientes más bien áridos de áreas abiertas con plantas arbustivas, como las regiones pampeanas y patagónicas actuales (Sillero-Zubiri, 2015; Labarca, 2015 y bibliografía allí citada). Por el contrario, *C. thous* si bien puede ser encontrado en una diversidad de ambientes, este prefiere áreas densamente vegetadas (Berta, 1982; Lucherini, 2015). En base al registro paleontológico, se interpreta que tanto la Formación Sopas y, en menor medida, la Formación Dolores presentan una diversidad ambiental importante (ver más abajo), variando de terrenos más bien abiertos y áridos a áreas forestadas (Corona *et al.*, 2013; Ubilla y Martínez, 2016; este trabajo), por lo que la presencia simultánea de estos zorros de requerimientos ecológicos diferentes no sería del todo contradictoria (ver Manzuetti *et al.*, 2017).

Otro zorro que actualmente habita el territorio nacional, al igual que lo hace *Cerdocyon thous*, es *Lycalopex gymnocercus*, pero a diferencia de lo que sucede con el primero, su registro fósil es más abundante aunque se restringe, hasta el momento, al norte del país (Formación Sopas)²⁰ (Ubilla, 2004; Ubilla *et al.*, 2011; Ubilla y Martínez, 2016). *L. gymnocercus* puede ser considerado un indicador paleoclimático, ya que habita bajo condiciones templadas y húmedas (Pasquali y Tonni,

²⁰ Es interesante destacar un material, actualmente en estudio, alojado en la colección particular del Sr. Carlos Larrama. El mismo proviene de la zona del Arroyo El Caño (depto. de Colonia), asignable a la Formación Dolores. Dicho material (fragmento de hemimandíbula derecha sin dientes) muestra una cierta semejanza anatómica con zorros de mediano porte, por ejemplo con *L. gymnocercus* o *C. thous*. Los análisis multivariados realizados son congruentes con lo anterior pero no ayudan a determinar si pertenecen a una u otra especie, por lo que mayores estudios al respecto son necesarios a futuro (o tal vez solo ampliar la base de datos utilizada). En este sentido, si bien no se puede asegurar, no sería de extrañar la presencia de *L. gymnocercus* al sur del país durante el Pleistoceno tardío.

2004) en ambientes preferentemente abiertos, aunque eventualmente puede habitar zonas forestadas (Lucherini y Luengos Vidal, 2008). De un tamaño mediano, este zorro es similar en talla a *C. thous*, por lo que pueden considerarse pares ecológicos semejantes (al igual que *P. onca* y *P. concolor*) (ver más arriba), lo que implica que potencialmente coinciden en sus hábitos predatorios. Cuando se encuentran en simpatria, *L. gymnocercus* es más abundante en terrenos abiertos mientras que *C. thous* en zonas vegetadas (Lucherini y Luengos Vidal, 2008 y literatura allí citada), por lo que un patrón similar es esperable en el pasado.

Por el contrario, el otro material asignado al género *Lycalopex* corresponde a la también especie viviente *L. culpaeus* (CCL SN, aff. *L. culpaeus*), pero en este caso se trataría de un zorro de mayor porte, registrado hasta ahora solo en la Formación Dolores. De hábitos carnívoros, aunque no tanto como los sugeridos para *D. avus* (ver más arriba), se trata de zorros con una masa que se ubica en el entorno de los 8 kg (Pasquali y Tonni, 2004), con un tamaño de presa típica de unos 2 kg y de presa máxima de 27 kg (Prevosti y Vizcaíno, 2006 y literatura allí citada; Labarca, 2015 y literatura allí citada). Sin embargo, las estimaciones realizadas sobre el material de estudio no concuerdan, siendo las calculadas en este trabajo mucho mayores en todos los rubros (ver Resultados; ver Anexo 2B). Ahora bien, *L. culpaeus*, como otros organismos, aumenta significativamente su tamaño con el aumento de la latitud, en este caso hacia el extremo sur de su rango de distribución (ver Regla de Bergmann) (Novaro, 1997 y literatura allí citada). Estos, al sur, llegan a alrededor de los 12 kg (Novaro, 1997; Vivar y Pacheco, 2014), e inclusive a los 14 kg (Peterson, 2011), mucho más coherentes con las estimaciones de este trabajo, por lo que podría tratarse de un organismo de estas poblaciones. Particularmente, podría haber cazado presas de hasta 50 kg (ver Resultados y Anexo 2B), casi el doble de lo estimado previamente (ver más arriba) y potencialmente haber competido por el alimento con *D. avus*, también registrado en la Formación Dolores, en esta zona del continente. Estos zorros habitaron en la provincia de Bs. As. hasta antes de la época de la conquista (Pasquali y Tonni, 2004) y mientras que por ejemplo *D. avus* se extinguió para esa época (ver más arriba), *L. culpaeus*, al parecer, experimentó una retracción en su distribución. Actualmente habitan

al oeste y principalmente al sur del continente (también en el centro de Argentina, en Córdoba, donde hay una población relictual) (Novaro, 1997) por lo que sus restos indican, en general, paleoclimas áridos con un amplio rango de temperatura (Pasquali y Tonni, 2004), condiciones ya inferidas en la Formación Dolores (ver más arriba). En este sentido, el ejemplar aquí reportado no solo adicionaría una forma hasta ahora nunca antes descrita de cánido para el Pleistoceno tardío del país sino que además sugiere que su distribución histórica pudo haber sido mucho más amplia que su rango actual, con las correspondientes implicaciones ya mencionadas a nivel paleoecológico. Empero, y para contemplar todas las posibilidades, teniendo en cuenta que el material es fragmentario y no es posible una determinación morfológica precisa, también podría tratarse de un ejemplar de *D. avus* de pequeña-mediana talla (siendo que en el ACP el material se ubica en la zona donde se superponen dichos taxones), aunque las inferencias a partir del Cluster no apoyarían dicha idea sino más bien determinan un organismo que muestra mayor afinidad por *L. culpaeus* (ver Anexo 3A: Figs. 43 y 45).

El linaje *Canis* está representado en el Cuaternario del continente²¹ por *Canis gezi* del Ensenadense (Pleistoceno medio) de Argentina, *C. dirus* del Pleistoceno tardío de Norte y Sudamérica (Lujanense de Perú, Venezuela, Bolivia) y *C. nehringi* del Pleistoceno tardío-Holoceno (Lujanense-Platense) de Argentina (entre otros Dundas, 1999; Pasquali y Tonni, 2004; Woodburne *et al.*, 2006; Soibelzon y Prevosti, 2007)²². Luego, en el Holoceno tardío (2 a 3 mil años AP) *Canis familiaris* fue introducido por humanos (Prevosti *et al.*, 2009b; Prevosti, 2010 y literatura allí citada).

²¹ Recordar que Berro (1929) hace un listado de varios materiales pertenecientes a la otrora denominada "Formación Pampeana", que hoy se corresponde con las diversas unidades cuaternarias continentales tratadas en este trabajo (ver Ubilla *et al.*, 2011). En dicho listado se incluye a *Canis* para Uruguay, pero sin datos muy certeros (ver Resultados), por lo que su validéz y su antigüedad es dudosa.

²² Recientemente, en base a análisis filogenéticos, *C. gezi* ha sido excluido del género e incluido en el "clado Sudamericano" (entre otros, junto con los también extintos *Theriodictis* y *Protocyon*) y *C. nehringi* es considerado como un sinónimo junior de *C. dirus*, por lo que solo está última especie seguiría siendo válida (ver Prevosti *et al.*, 2009b; Prevosti, 2010).

El material de estudio (MLR 188), que proviene de sedimentos marinos de la Formación Villa Soriano²³, es asignable, en base a su morfología dentaria, a un ejemplar de este linaje de cánidos, particularmente de los extintos (ver Resultados).

La mayoría de los cánidos comparten una condición ancestral en base al desarrollo del m1, esto es un trigónido tricúspide (con paracónido, protocónido y metacónido) y un talónido bicúspide, con un hipocónido más grande que el entocónido, sin estar estos unidos por una cresta transversa. A su vez, se distinguen dos estados derivados en cánidos avanzados, la hipo e hipercarnivoría. La hipocarnivoría se caracteriza por un aumento proporcional del tamaño del metacónido y del talónido del m1 (Prevosti *et al.*, 2015 y literatura allí citada), mientras que en la hipercarnivoría sucede lo contrario, y en casos extremos se evidencia la pérdida del metacónido en el trigónido y la reducción (y en última instancia pérdida) del entocónido del talónido (como en *Theriodictis* o *Protocyon*) (Berta, 1988). En este sentido, *C. gezi* y *C. nehringi*, este último de unos 30-32 kg de masa promedio (rango de 28-38 kg) (Prevosti y Vizcaíno, 2006; Soibelzon y Prevosti, 2007), son considerados netamente hipercarnívoros (entre otros Prevosti y Vizcaíno, 2006; Tarquini *et al.*, 2016) mientras que *C. dirus*, de unos 50 kg (Soibelzon y Prevosti, 2007 y literatura allí citada), era una especie mesocarnívora (Berta, 1988; Tarquini *et al.*, 2016).

En este caso, el material muestra un metacónido y un talónido reducidos por lo que se infiere una tendencia hacia la hipercarnivoría. Por otro lado, con una masa promedio de 25-26 kg supera a la de los zorros de mayor porte, tanto actuales (*Chrysocyon brachyurus*) (Dietz, 1985) como extintos (*D. avus*) (Prevosti y Vizcaíno, 2006; Prevosti y Martín, 2013) y si bien cae en el rango de masa corporal de *Protocyon*, su morfología dentaria (ver Resultados) difiere enormemente.

Como se puntualizó oportunamente, su forma general recuerda particularmente a aquella de *C. nehringi*, y debido a que este se conoce solo por su holotipo (Dundas, 1999; ver también Berta,

²³ Si bien la mayoría de los restos encontrados en dicha unidad corresponden lógicamente a organismos marinos, también hay escasos registros de vertebrados continentales (por ejemplo *Rhea* sp. y *Ctenomys* sp.) (Ubilla *et al.*, 2009b; Ubilla y Martínez, 2016). Las diversas dataciones de estos sedimentos indican que es asignable al Holoceno (Platense) (Ubilla y Martínez, 2016 y bibliografía allí citada).

1988; Prevosti y Vizcaíno, 2006; Prevosti *et al.*, 2009b) implica que su variación intraespecífica es desconocida, por lo que podría considerarse un organismo afín a este aunque de menor tamaño.

Se propone que estos tipos de cánidos (*C. dirus*, *C. nehringi*) habrían cazado sobre mamíferos de mediana talla (camélidos, cérvidos, roedores de mediano a gran porte, entre otros) pero, al igual que lo sugerido para *Procyon*, la capacidad de formar jaurías les hubiera permitido preñar sobre herbívoros de gran porte e inclusive individuos juveniles de megafauna (Prevosti y Vizcaíno, 2006; Soibelzon y Prevosti, 2007). Aparte, este comportamiento social, si es que el número de la manada es el indicado, les facilitaría defenderse de otros carnívoros de mayor tamaño que podrían atacarlos para arrebatarles su comida o potencialmente preñar sobre ellos (por ejemplo *Smilodon* o *Arctotherium*) (Prevosti y Vizcaíno, 2006). Sin embargo, la Formación Villa Soriano, según diversas dataciones radiocarbónicas, se ubica en el lapso temporal de entre los 7000 a 1500 años AP (Ubilla y Martínez, 2016 y literatura allí citada). Para ese entonces los grandes y megaherbívoros ya tenían un tiempo de extintos (entre otros Marshall, 1988; Soibelzon y Prevosti, 2007; Ubilla *et al.*, 2011), por lo que los mamíferos de mediano porte serían sus probables presas.

Por último, y solo para tenerlo en consideración, este lapso temporal de la Formación Villa Soriano coincide parcialmente con algunos de los registros datados de *C. familiaris* para esta zona del continente, de entre 3500 a 1500 años AP (Loponte y Acosta, 2016 y literatura allí citada). Empero, todos estos hallazgos están asociados de alguna u otra manera a un contexto humano (enterramientos, asentamientos, etc.) (Prates *et al.*, 2010; Acosta *et al.*, 2011; Loponte y Acosta, 2016; Guedes Milheira *et al.*, 2016). Aparte, si bien *C. familiaris* es una especie polimórfica (Loponte y Acosta, 2016), todo indicaría que estos perros prehispánicos habrían sido de menor porte (de unos 16 kg promedio aproximadamente) (Acosta *et al.*, 2011), equivalente en tamaño a las razas medianas de perros actuales (Acosta *et al.*, 2011; Guedes Milheira *et al.*, 2016). En este sentido, según lo explicado, el material de estudio, sino imposible, sería poco probable de que se tratara de un cánido de este tipo, sugiriendo la existencia de al menos dos linajes diferentes de *Canis* para esa época.

Úrsidos, mustélidos y didélfidos

En comparación, mucho más escaso es el registro de otros grupos de carnívoros en el país (por ejemplo úrsidos, mustélidos y didélfidos), aún en su conjunto, con respecto a cánidos y félidos, inclusive tomando a estos últimos de manera independiente.

Los Ursidae fósiles de América del Sur pertenecen al género *Arctotherium* Burmeister 1879 (ver Soibelzon, 2002). Actualmente se reconocen 5 especies (*A. angustidens*, *A. bonariense*, *A. tarijense*, *A. wingei* y *A. vetustum*) (Soibelzon, 2002; Soibelzon, 2004; Arnaudo *et al.*, 2016). De estas, dos se encuentran representadas en el Cuaternario de Uruguay: *A. bonariense* en la Formación Libertad (Corona *et al.*, 2012) y en la Formación Sopas (Ubilla y Martínez, 2016) y *A. tarijense* en la Formación Dolores (entre otros Soibelzon, 2002; Ubilla *et al.*, 2011; Ubilla y Martínez, 2016; este trabajo). Sin embargo, los restos de estos organismos no son muy frecuentes, lo que sugiere el hecho de que estas poblaciones no debieron ser muy abundantes (Ubilla *et al.*, 2011).

Asimismo, Soibelzon y Tarantini (2009) (ver también Soibelzon, 2002), a pesar del dimorfismo sexual existente en tamaño en los Ursidae (Soibelzon y Tarantini, 2009 y literatura allí citada), estimaron la masa corporal de estas especies extintas: *A. angustidens* 412 a 1200 kg, *A. bonariense* 171 a 500 kg, *A. tarijense* 135 a 400 kg, *A. vetustum* 102 a 300 kg y *A. wingei* 51 a 150 kg.

En este sentido, y como un aporte a la discusión sobre la temática, la masa estimada para el ejemplar FC-DPV 2762 (270.4 kg) cae en el rango de tres especies del género (*A. vetustum*, *A. tarijense* y *A. bonariense*). La unidad de donde se recuperó este material, la Formación Dolores, es asignada de manera certera al Pleistoceno tardío-Holoceno temprano (Martínez y Ubilla, 2004; Ubilla *et al.*, 2011; Ubilla y Martínez, 2016). Esto es coherente con el biocrón de *A. tarijense* o *A. bonariense* (Arnaudo *et al.*, 2016) (es más, *A. tarijense* ya ha sido registrado en dicha formación) (Soibelzon, 2002; Soibelzon, 2004; ver también Perea y Ubilla, 1983), no así con *A. vetustum* que es del Pleistoceno medio (Arnaudo *et al.*, 2016), por lo que su presencia sería menos probable.

Con respecto al material MNHN-P 229, su identificación, a pesar de que la mandíbula se encuentra completa, no puede ser más precisa que a nivel genérico, *Arctotherium* sp., debido a que los molares

si bien están presentes, estos se encuentran muy desgastados y no permiten realizar una asignación a algunas de las especies de este género. Sin embargo, en base al diámetro anteroposterior del carnicero inferior, el m1 (34.70 y 35.65 mm, izquierdo y derecho respectivamente), se deduce que este es más grande que en *A. wingei* (20.6 a 28 mm, relevado de 7 individuos) y *A. vetustum* (29.5 a 32 mm, 3 individuos) y mucho menor que en *A. angustidens* (38.3 a 42.4 mm, 13 individuos), ubicándose en el rango tanto de *A. tarijense* (32 a 38 mm, 6 individuos) como de *A. bonariense* (27.4 a 48.5 mm, 9 individuos) (Soibelzon y Tarantini, 2009). Sin embargo, la estimación de masa corporal promedio para este ejemplar (ver Resultados) no coincide con los rangos estimados para ninguna de estas dos especies de osos de rostro corto (ver más arriba). Ahora bien, Soibelzon y Tarantini (2009) señalan que las ecuaciones que mejor estiman la masa en estos individuos, en base a los molares inferiores (particularmente según el diámetro anteroposterior del m1), son las formuladas por Van Valkenburgh (1990) (para carnívoros mayores a 100 kg) y, secundariamente, la desarrollada para toda la muestra (ver Anexo 2A: ecuación VV5). Teniendo esto en cuenta, entonces la masa de este individuo rondaría en el en torno de los 200-220 kg (ver Anexo 2B) y sería compatible con la masa inferida para estas especies.

Por otro lado, el material MBR 741-2 que fuera determinado morfológicamente como *A. cf. tarijense*, cae en el rango de los valores calculados para dicha especie (382 kg) (que también se superpone con *A. bonariense*), mientras que el restante M2 (MBR 741-1), el cual no fue posible determinar a nivel específico pero se advierte una leve similitud con *A. angustidens*, posee una masa calculada de unos 580 kg, que coincide solo con la especie de mayor tamaño, justamente *A. angustidens*. Cabe recordar que estos últimos materiales (MBR 741) provienen de una zona *a priori* poco explorada geológicamente (Real de San Carlos en Colonia del Sacramento). *A. angustidens* es del Pleistoceno temprano a medio mientras que *A. tarijense* se registra del Pleistoceno medio al Holoceno temprano (Arnaudo *et al.*, 2016), por lo cual podrían potencialmente haber coincidido. Como ya fuera expresado, las estimaciones de masa en base a medidas craneales y dentarias no son las que obtienen los resultados más acordes. Para el caso particular, estas subestiman la masa de

Arctotherium (Soibelzon, 2002), por lo que es de esperar que la masa del ejemplar FC-DPV 2762 fuera mayor, saliendo probablemente del rango estimado para *A. vetustum*, mientras que el ejemplar MBR 741-1, estimado en unos 580 kg, seguiría correspondiendo a la especie de mayor tamaño. Según estos datos, aunque muy especulativo, no se podría descartar la presencia de otras especies de oso del género *Arctotherium* en nuestro país.

Estos osos de rostro corto, según diversos estudios morfológicos, biomecánicos, de patologías dentarias e isótopos estables entre otros, serían los menos carnívoros en el ensamble de predadores fósiles registrados en el país, aunque con un predominio de materia de origen animal, por lo que se sugiere un organismo con fuertes tendencias mesocarnívoras (Soibelzon, 2002; Prevosti y Vizcaíno, 2006; Prevosti y Martín, 2013; Soibelzon *et al.*, 2014; Arnaudo *et al.*, 2016). Debido a su envergadura física, no solo podría haber cazado a sus presas, del en torno de unos 100 a 300 kg (Prevosti y Vizcaíno, 2006; Prevosti y Martín, 2013), sino que también podría haberse adueñado de estas desplazando a carnívoros de menor porte o inclusive carroñeados (Soibelzon, 2002; Pasquali y Tonni, 2004; Prevosti y Vizcaíno, 2006; Prevosti y Martín, 2013; Soibelzon *et al.*, 2014; Labarca, 2015 y bibliografía allí citada; Arnaudo *et al.*, 2016).

Los Mustelidae fósiles están representados en el país por la subfamilia Lutrinae, particularmente por el género *Lontra* (Ubilla *et al.*, 2011; Ubilla y Martínez, 2016), muy posiblemente solo por la especie *L. longicaudis*. Su registro es muy escaso, al igual que en todo el continente (Larivière, 1999; Prevosti y Ferrero, 2008). De momento, este consta de tres registros, dos de la Formación Sopas (Ubilla, 1996; este trabajo) y tan solo uno de Formación Dolores (este trabajo). Dicha escasez se deba probablemente al tipo de ambiente que habitan (ecotono terrestre-acuático: ríos, esteros, arroyos y lagunas en ambientes vegetados en climas cálidos y templados) (Larivière, 1999; Pasquali y Tonni, 2004; Cartelle y Hirooka, 2005; Ubilla *et al.*, 2011; Arroyo-Cabrales *et al.*, 2013; Hernández-Romero *et al.*, 2015), por lo que además pueden ser considerados como un indicador paleoambiental. Suele alimentarse principalmente de peces, aunque pequeños mamíferos, aves y

reptiles, entre otros, son consumidos de manera oportunista (entre otros Lariviere, 1999; Ercoli, 2015). *Lontra* (*L. longicaudis*, 3.5- 24 kg) (Astúa *et al.*, 2010; Gallo-Reynoso *et al.*, 2013) compete en simpatria con la nutria gigante *Pteronura brasiliensis* (24- 28.8 kg) (Gallo-Reynoso *et al.*, 2013), aunque dicha interacción se ve aplacada por las diferencias ecológicas que presentan (Lariviere, 1999). Sin embargo, *L. longicaudis* puede ser presa de, entre otros, *Panthera onca* y *Canis* (Lariviere, 1999). Para el material FC-DPV 1220 (un húmero), teniendo en cuenta que *L. longicaudis* muestra dimorfismo sexual (siendo los machos más grandes que las hembras) (Lariviere, 1999; Hernández-Romero *et al.*, 2015), su valor de 2.99 kg se acerca a aquel evidenciado en las hembras (ver Astúa *et al.*, 2010). El restante material (MAB 1704, 21.4 kg), en base a medidas del m1, entra en el rango de los valores de mayor masa corporal registrada para *Lontra* (particularmente *L. longicaudis*) (Gallo-Reynoso *et al.*, 2013), acercándose inclusive a los valores de masa de *Pteronura* (ver más arriba). Sin embargo, cabe destacar que las estimaciones fueron realizadas con ecuaciones generales desarrolladas para carnívoros, por lo que una cierta desviación de los valores es esperable. En este sentido, no se puede descartar que dichas estimaciones se encuentren en algún punto sobreestimadas (algo similar sucede en otros grupos al aplicar las ecuaciones generales para carnívoros) (ver Resultados; Anexo 2B). Al parecer, los escasos materiales fósiles asignados a *Pteronura* son algo mayores al tamaño promedio de organismos actuales para dicha especie (Prevosti y Ferrero, 2008; ver también Cartelle y Hirooka, 2005; y Perini *et al.*, 2009). Esto mismo sucede con *Lontra*, al menos para el material MAB 1704. En este, el diámetro antero-posterior de su m1, si bien es coherente, es levemente mayor al promedio evidenciado para los organismos vivientes (ver Astúa *et al.*, 2010). Al igual que lo que se sugiere para *Pteronura* (ver Prevosti y Ferrero, 2008 y literatura allí citada), esto puede deberse a que efectivamente los representantes de *Lontra* fósiles podrían haber sido más grandes que los actuales (inclusive llegando a conformar una especie diferente), aunque lo más probable es que esto deba interpretarse como una simple variación intraespecífica (Prevosti y Ferrero, 2008). Empero, no

se puede descartar el hecho de que también se trate de un artificio de los datos debido al escaso registro fósil y de material comparativo disponible para estos taxones.

Los Didelphidae son los mamíferos marsupiales más antiguos del Neotrópico (Pasquali y Tonni, 2004; Rocha y Rumiz, 2010). Las formas actuales de didélfidos varían de pequeñas a medianas, de entre 15 g a 2 kg aproximadamente, y se agrupan en dos subfamilias: Caluromyinae y Didelphinae (Rocha y Rumiz, 2010 y literatura allí citada). Dentro del género *Didelphis* se reconocen, según que literatura se consulte, varias especies para Sudamérica: *D. albiventris*, *D. marsupialis*, *D. aurita*, *D. pernigra* y *D. imperfecta* (Lemos y Cerqueira, 2002; Ventura *et al.*, 2002; Cozzuol *et al.*, 2006).

El registro fósil del género *Didelphis* es escaso. Este abarca desde el Mioceno tardío (*Didelphis solimoensis*) (Cozzuol *et al.*, 2006) y se extiende hasta el Cuaternario *sensu lato* (Pasquali y Tonni, 2004). También han sido reportadas otras especies extintas del género, como lo son *D. crucialis* del Plioceno tardío y *D. reigi* del Plioceno tardío-Pleistoceno temprano (Cozzuol *et al.*, 2006)²⁴.

El material de estudio (FC-DPV 875, masa estimada 1.27 kg), supera ampliamente los rangos de tamaño y masa corporal de los Didelphinae sudamericanos actuales de menor talla (*Chironectes* 395-790 g, *Philander* 200-960 g, *Monodelphys* 90-150 g, *Luterolina* 200-540 g) (Marshall, 1978; Macrini, 2004; Rocha y Rumiz, 2010) y también de especímenes extintos como *Hyperdidelphis* (800-990 g.) (Goin *et al.*, 2009). Asimismo, no alcanzan tamaños tales como los evidenciados en otro género extinto, como lo es *Thylophorops* (1.5-7.4 kg) (Goin *et al.*, 2009). Cabe aclarar que estos organismos, exclusivamente fósiles, solo han sido reportados para el Mioceno tardío y Plioceno tardío, respectivamente (Goin y Pardiñas, 1996; Goin *et al.*, 2009).

Dicha conjunción de caracteres anatómicos (ver Resultados), tamaños y peso corporal solo son coherentes con aquellos exhibidos en miembros del género *Didelphis* presentes en el continente (*D. marsupialis*, *D. pernigra*, *D. aurita* y *D. albiventris*) (Lemos y Cerqueira, 2002; Ventura *et al.*,

²⁴ Berro (1929) también incluye a *Didelphis* para los sedimentos pampeanos ("Formación Pampeana") de Uruguay pero sin datos certeros (ver Resultados) por lo que, de igual manera que lo sucedido con el material de *Canis* referenciado por este mismo autor, tanto su validéz como su antigüedad es incierta (ver también Mones y Rinderknecht, 2004a).

2002; este trabajo: Anexo 2B y Anexo 3B), a excepción de *Didelphis imperfecta*, la cual es levemente más pequeña, en tamaño absoluto, que este material fósil (Ventura *et al.*, 2002). Sin embargo, el plan corporal de estos organismos es muy conservativo (entre otros Medellín, 1991; Flores y Abdala, 2001). Por ejemplo, Flores y Abdala (2001) identificaron seis caracteres para diferenciar osteológicamente a *D. albiventris* de *D. marsupialis*, cinco craneales (forma del proceso palatino, desarrollo del proceso supraorbital y del proceso suborbital, forma del meato acústico interno y del surco petroso inferior) y uno dentario (forma del PM2). De estos, debido al estado de preservación del material, ninguno se puede identificar de manera fehaciente en el fósil. Por último, los análisis estadísticos realizados (ACP y Cluster jerárquico) solo permiten asignarlo a nivel genérico, pero no permiten una mejor determinación por el hecho del bajo número muestral de *D. marsupialis* utilizado (dos ejemplares) y el rango superpuesto de las dos especies, por lo que mayores estudios a futuro serán necesarios.

Didelphis habita una variedad importante de ecosistemas (boscosos o abiertos, inclusive áridos o templados) con preferencia a cercanía de fuentes de agua (Rocha y Rumiz, 2010). Considerado un importante predador a niveles intermedios de la cadena trófica, tiene una dieta basada principalmente en pequeños vertebrados (incluida la carroña) pero también en invertebrados (insectos), frutas o granos. Este tipo de dieta generalista es una de las principales causas que han contribuido al éxito del grupo (McManus, 1974; Cantor *et al.*, 2010).

Por último, no se pudo comprobar la existencia de materiales asignables a *Procyon* (Carnivora, Procyonidae) (ver Berro, 1929) ni a ningún otro prociónido (ver Resultados), por lo que la presencia de estos en el registro fósil uruguayo es, por decir lo menos, cuestionable.

Diversidad de carnívoros e inferencias paleoambientales

Acerca de la variedad de los organismos de hábitos carnívoros en las unidades cuaternarias continentales (Tabla 5), la Formación Sopas continúa siendo la que contiene más diversidad pasando de 10 a 12 especies (con el agregado de *S. fatalis* y *C. thous*). Esto se debe principalmente a la gran amplitud paleoambiental sugerida para dicha unidad (ambientes abiertos a densamente vegetados), a su gran extensión (en el norte del país) y mejor determinación a nivel sedimentario (Ubilla *et al.*, 2011). A su vez, una mayor prospección de sus afloramientos, particularmente en los últimos tiempos, ha permitido una actualización del listado de su fauna en general (entre otros Ubilla, 1996; Ubilla, 2004; Ubilla *et al.*, 2004; Prevosti *et al.*, 2009a; Gasparini *et al.*, 2012; Ubilla *et al.*, 2015; Ubilla y Martínez, 2016).

Diferente es la situación de las restantes unidades continentales, la Formación Dolores y la Formación Libertad. Con una similitud sedimentológica y de ambientes de depositación (Martínez y Ubilla, 2004 y literatura allí citada; este trabajo: Tabla 1), su estudio es muy complejo, llegando a ser diferenciadas inclusive por criterios litológicos no válidos (Martínez y Ubilla, 2004 y bibliografía allí citada), aunque se aclara que hay matices en sus litologías (tonalidades, carácter fangolítico y sus relaciones estratigráficas). Sin embargo, se asume que la Formación Dolores tendría, al parecer, una mayor distribución geográfica que la Formación Libertad (Martínez y Ubilla, 2004). La primera se encuentra representada en los departamentos de Colonia, Soriano, Río Negro y Canelones (cuenca del Río Santa Lucía) y región de la Laguna Merín (Martínez y Ubilla, 2004; Ubilla y Rinderknecht, 2014 y 2016; Ubilla y Martínez, 2016). La Formación Libertad, en tanto, se encuentra al sur del país, en el departamento de San José (aunque aquí se podría confundir con el Miembro San Bautista de la Formación Raigón) (Perea y Martínez, 2004 y literatura allí citada) y en los departamentos de Montevideo y Canelones (Corona *et al.*, 2012; Ubilla y Martínez, 2016). Estas complicaciones también se trasladan al terreno paleontológico (algunos hallazgos de mamíferos podrían corresponder a la Formación Libertad, Dolores o inclusive a Raigón) (Martínez y Ubilla, 2004 y literatura allí citada; ver Resultados: MLR 360).

	Formación Libertad	Formación Dolores	Formación Sopas
<i>D. avus</i>		<u>X</u>	x
<i>P. troglodytes</i>			x
<i>L. gymnocercus</i>			x
<i>L. culpaeus</i>		<u>X</u>	
<i>C. thous</i>		<u>X</u>	<u>X</u>
<i>S. populator</i>	x	x	x
<i>S. fatalis</i>	<u>X</u>	<u>X</u>	<u>X</u>
<i>L. pardalis</i>			x
<i>P. onca</i>	<u>X</u>	x	x
<i>P. concolor</i>			x
<i>A. bonariense</i>	x		x
<i>A. tarijense</i>		x	
<i>Lontra</i> sp.		<u>X</u>	x
<i>Didelphis</i> sp.			x

Tabla 5: Lista actualizada de mamíferos depredadores para las unidades cuaternarias continentales. X: taxones nuevos según este trabajo (ver también Perea *et al.*, 2015; Manzuetti y Perea, 2016; Manzuetti *et al.*, 2016a-e; Manzuetti *et al.*, 2017); x: taxones ya conocidos según Ubilla, 1996; Ubilla, 2004; Ubilla *et al.*, 2004; Ubilla *et al.*, 2009a; Prevosti *et al.*, 2009a; Ubilla *et al.*, 2011; Corona *et al.*, 2012; Montenegro *et al.*, 2012; Ubilla y Martínez, 2016; Ubilla *et al.*, 2017.

En este contexto, para la Formación Dolores solo se registraban los Carnívora de mayor porte (*S. populator*, *A. tarijense* y *P. onca*). A estos, se les agregan ahora los cánidos²⁵ *L. culpaeus* (aff. *L. culpaeus*), *D. avus* y *C. thous*, el mustélido *Lontra* sp. (probablemente *L. longicaudis*) y el félido *S. fatalis*, pasando de 3 a 8 especies de carnívoros. Por otro lado, la Formación Libertad pasa de 2 registros (*A. bonariense*, *S. populator*) a 4 especies en total (con la adición de *S. fatalis* y *P. onca*).

El paleoambiente inferido para la Formación Dolores indica áreas abiertas en condiciones áridas-semiáridas en climas fríos (entre otros Martínez y Ubilla, 2004; Ubilla y Rinderknecht, 2014 y 2016; Ubilla y Martínez, 2016; Ubilla *et al.*, 2017), lo que es coherente con el hábitat de *D. avus* o inclusive de *L. culpaeus* o *A. tarijense* (ver Labarca, 2015 y bibliografía allí citada). Sin embargo, la presencia de *Lontra* sp. (asociado a ríos y arroyos con vegetación circundante en clima cálido a templado), de *C. thous* y *P. onca* (preferentemente de ambientes vegetados) sugieren una diversidad ambiental mayor a la previamente pensada para esta unidad, lo cual es acorde también con otros taxones registrados (por ejemplo *Catonyx cuvieri*, ver Corona *et al.*, 2013). Algo similar ocurre en

²⁵ En Montenegro *et al.* (2012) se hace referencia a la presencia de Canidae indeterminados para esta unidad. De estos, se destacarían diversos materiales postcraneales de un ejemplar de gran porte afin al aguará-guazú (*Chrysocyon brachyurus*) (Montenegro, com. pers.), aunque una confirmación fehaciente sería necesaria.

Formación Libertad, para la cual se ha sugerido un ambiente más bien abierto, de condiciones áridas y frías (Corona *et al.*, 2012). La presencia de *P. onca* en dicha unidad, de hábitat preferentemente vegetado y asociado a fuentes de agua, estaría indicando al menos un ambiente un poco más altamente estructurado, aunque al parecer no al nivel de la Formación Dolores ni mucho menos de la Formación Sopas. Sin embargo, debido a la tolerancia ambiental que presenta *P. onca*, dicha suposición debería ser apoyada por la presencia de más taxones, en particular de organismos que habiten estrictamente ambientes cerrados.

El caso de los cánidos y félidos

Como se puntualizó previamente, tanto los Felidae como los Canidae son los grupos más diversos (en tamaños y nivel de carnivoría) y abundantes en el registro fósil uruguayo. De las seis especies (o grupos afines) de cada uno, cinco se registran en el Cuaternario continental, sin embargo, su distribución varía. Mientras que los félidos se registran en todas las unidades cuaternarias continentales (formaciones Sopas, Libertad y Dolores), los cánidos, a pesar de ser un grupo igualmente adaptable a diversos ambientes, solo se registran en la Formación Sopas y la Formación Dolores. Particularmente en la Formación Libertad, de la fauna de mamíferos carnívoros, solo se registran los de mayor porte (*Arctotherium*, *Smilodon* y *P. onca*)²⁶ (Ubilla *et al.*, 2011; Corona *et al.*, 2012; Ubilla y Martínez, 2016; este trabajo). Lógicamente esto puede deberse a un sesgo en el registro pero, en parte, la explicación puede estar relacionada al ambiente que determina a la fauna de herbívoros relacionada. Las condiciones inferidas para la Formación Sopas y la Formación Dolores indicarían un ambiente transicional entre áreas abiertas y áridas hacia zonas más densamente vegetadas (Corona *et al.*, 2013; Ubilla y Martínez, 2016; este trabajo), con la consecuente mayor diversidad en tamaños de fauna herbívora asociada. En cambio, se sugiere para la Formación Libertad, en base a su fauna extinta, un ambiente abierto y árido-semiárido, en

²⁶ Cabe destacar que en todas las unidades continentales cuaternarias se registran los Carnívora de mayor talla (*P. onca*, *S. populator*, *S. fatalis* y *Arctotherium*), por lo que esto sugiere que la biomasa de herbívoros de mediano y gran tamaño debería haber sido importante.

condiciones más bien frías (Martínez y Ubilla, 2004; Corona *et al.*, 2012). Este tipo de ambientes, entre otros factores, son propicios para el desarrollo de mamíferos de gran porte (ver Cione *et al.*, 2009; Ubilla *et al.*, 2011). Por ejemplo, en la Formación Libertad se registran gliptodontes, toxodontes, perezosos gigantes, proboscídeos, macrauquénidos, cérvidos, armadillos, camélidos, équidos, entre otros. (Corona *et al.*, 2012; Ubilla y Martínez, 2016). En particular, al menos los primeros cinco grupos de herbívoros, en estado adulto, se encuentran muy por fuera del rango de tamaños que podrían haber tenido los cánidos como presas más comunes (a excepción de *Protonacodon* que potencialmente podría haberlos cazado en manada), lo que a su vez explica el hecho de que solo se hayan registrado los carnívoros más grandes, los cuales son los que tienen mayor posibilidad de preda sobre esta fauna de herbívoros. En base a esto, la ausencia de cánidos, y en general de carnívoros de escaso porte, estaría relacionada en el menor de los casos con el ambiente (de los cánidos referidos, solo *Cerdocyon* habita preferentemente zonas forestadas, el resto es de áreas abiertas) mientras que la principal causa sería la escasa oferta alimenticia y la incapacidad de lidiar con los megaherbívoros que allí habitaban.

Conformación actual de la fauna carnívora

Finalmente, como ya fuera referido, hacia el límite Pleistoceno-Holoceno se produce una extinción que determina la configuración actual de la fauna sudamericana (Forasiepi, 2005; Soibelzon y Prevosti, 2007; Prevosti *et al.*, 2013a, b). Las principales causas que explican este evento hacen alusión a cambios climáticos con modificación del hábitat y probablemente a la presión de la actividad de caza por parte de los humanos (entre otros Cione *et al.*, 2003, 2007, 2009; Benton, 2006; Fiedel, 2009; Barnosky y Lindsey, 2010; Ubilla *et al.*, 2011). La misma afectó directamente a los megamamíferos (mayores a una tonelada de peso) y a la mayoría de los grandes herbívoros (mayores a 44 kg) de ambientes abiertos que habitaban el continente, los cuales disminuyeron en su abundancia (Cione *et al.*, 2003, 2007, 2009; Benton, 2006; Ubilla *et al.*, 2011). Esto, colateralmente también afectó a los carnívoros. Para ese entonces, los mamíferos carnívoros mayores a 44 kg

estaban representados por *Panthera onca*, *Puma concolor*, *Smilodon* y *Arctotherium*. Es poco probable que los humanos hayan predado sobre estos organismos, empero sí lo hacían sobre los mamíferos herbívoros de los cuales estos se alimentaban (inclusive se sugiere que en algún caso podrían haberles arrebatado sus presas a estos carnívoros) (Cione *et al.*, 2009). En este sentido, la incidencia sobre la fauna de carnívoros fue diferencial. El hecho de que tanto *P. concolor* como *P. onca* pudieran preda sobre una gama más amplia de mamíferos de mediano porte (Cione *et al.*, 2009) preferentemente de áreas vegetadas, les significó su supervivencia; por el contrario *Arctotherium* y *Smilodon* se extinguieron. Por ejemplo, estos últimos debido al hecho de estar tan altamente especializados en cazar grandes herbívoros, al tener que matar a pequeños y rápidos animales hubiesen sido mucho menos eficaces que otros predadores de menor tamaño.

Conclusiones y perspectivas

El registro fósil de carnívoros en Uruguay es escaso, y muchas veces fragmentario, pero a su vez muy informativo.

Para el Terciario (Paleógeno y Neógeno), se confirma la baja abundancia y diversidad de mamíferos carnívoros, la cual no parece coherente con la del resto del continente, por lo cual se infiere algún tipo de sesgo de registro.

Para el Cuaternario, y al igual que en el resto de Sudamérica, la diversidad aumenta de manera significativa. En este sentido, se reportan las primeras evidencias de la presencia de, por ejemplo, *Smilodon fatalis*, *Cerdocyon thous* y de *Lycalopex culpaeus* (aff. *L. culpaeus*) en el Pleistoceno tardío del país; también se corrobora la presencia de *Didelphis* sp. y de *Leopardus pardalis* (o formas afines a este último) para ese mismo lapso temporal. Para el Holoceno (Formación Villa Soriano) se destaca el material referido a cf. *Canis* sp., lo que configura el primer registro fósil de un mamífero carnívoro para la unidad. Por otro lado, no se pudo confirmar la presencia de prociónidos fósiles para el territorio uruguayo.

Se actualizó la lista taxonómica para las unidades cuaternarias continentales, con la presencia de *S. fatalis* y *C. thous* para la Formación Sopas, de *Panthera onca* y *S. fatalis* para la Formación Libertad y de *C. thous*, *L. culpaeus*, *Dusicyon avus*, *Lontra* sp. y *S. fatalis* para la Formación Dolores. Estos nuevos hallazgos tienden a completar y complementar la comunidad de organismos ya conocidos para cada lapso temporal.

De estas unidades, la Formación Sopas continúa siendo la más diversa pasando de 10 a 12 especies, seguida de la Formación Dolores de 3 a 8 especies y la Formación Libertad de 2 a 4 especies.

Para estas últimas dos, en base a estos nuevos registros, se confirman o sugieren nuevas condiciones ambientales, preferentemente con una cierta tendencia hacia hábitats más altamente estructurados.

La ausencia puntual de cánidos en la Formación Libertad estaría relacionada en mayor medida con el tipo de animales herbívoros allí registrados (en general, de gran tamaño) más que con las condiciones ambientales o un sesgo en el registro fósil.

Si bien mucho se ha hecho en los últimos años, mucho resta por hacer, particularmente en la Formación Dolores y la Formación Libertad, unidades submuestreadas en relación a la Formación Sopas, por lo que los esfuerzos deberían apuntar en dicha dirección, todo esto con la finalidad de intentar comprender mejor los ecosistemas del pasado de nuestro país.

Referencias bibliográficas

Acosta, A., Loponte, D., García Esponda, C. 2011. Primer registro de perro doméstico prehispánico (*Canis familiaris*) entre los grupos cazadores recolectores del humedal de Paraná inferior (Argentina). *Antípoda Revista de Antropología y Arqueología*. 13: 175-199.

Akersten, W. A. 1985. Canine function in *Smilodon* (Mammalia; Felidae; Machairodontinae). *Contributions in Science Natural History Museum, Los Angeles County*. 356:1-22.

Alcaraz, M. A., Francia, A. 2013. Diversidad de Cervidae (Mammalia, Artiodactyla) en el Pleistoceno de la provincia de Corrientes, Argentina. *Revista Brasileira de Paleontología*. 16 (1): 157-166.

Anyonge, W. 1993. Body mass in large extant and extinct carnivores. *Journal of Zoology (London)*. 231: 339-350.

Apesteguía, S., Ares, R. 2010a. Tierra de dinosaurios. Capítulo 12 (Pp. 265- 298) en *Vida en evolución: la historia natural vista desde Sudamérica*. Vázquez Mazzini Editores, Buenos Aires. 384 pp.

Apesteguía, S., Ares, R. 2010b. La aves inventan la belleza. Capítulo 13 (Pp. 299- 330) en *Vida en evolución: la historia natural vista desde Sudamérica*. Vázquez Mazzini Editores, Buenos Aires. 384 pp.

Apesteguía, S., Ares, R. 2010c. Una segunda oportunidad para los mamíferos. Capítulo 14 (Pp. 331- 357) en *Vida en evolución: la historia natural vista desde Sudamérica*. Vazquez Mazzini Editores, Buenos Aires, Argentina. 384 pp.

Argot, C. 2004. Evolution of South American mammalian predators (Borhyaenoidea): anatomical and palaeobiological implications. *Zoological Journal of the Linnean Society*. 140: 487-521.

Arnaudo, M., Tarantini, J., Soibelzon, L. 2016. Los Ursidae fósiles de América del Sur. Capítulo 33 (Pp. 367-372) en *Historia Evolutiva y Paleobiogeográfica de los Vertebrados de América del Sur*. Contribuciones del MACN, Buenos Aires. 412 pp.

Arroyo-Cabrales, J., Polaco, O., Guzmán, A. 2013. Registro fósil de la nutria neotropical en México. *Therya*. 4 (2): 257-264.

Astúa, D., Asfora, P., Aléssio, F., Langguth, A. 2010. On the occurrence of the Neotropical Otter (*Lontra longicaudis*) (Mammalia, Mustelidae) in Northeastern Brazil. *Mammalia*. 74: 213-217.

Babot, J., Forasiepi, A. 2016. Mamíferos predadores nativos del Cenozoico sudamericano: evidencias filogenéticas y paleoecológicas. Capítulo 20 (Pp. 219-230) en *Historia Evolutiva y Paleobiogeográfica de los Vertebrados de América del Sur*. Contribuciones del MACN, Buenos Aires. 412 pp.

Barnosky, A., Lindsey, E. 2010. Timing of Quaternary megafaunal extinction in South America in relation to human arrival and climate change. *Quaternary International*. 217:10-29.

Benton, M. J. 2006. The Mammals. Capítulo 10 (Pp. 288-362) en *Vertebrate Paleontology*. Blackwell Publishing, U. K. 455 pp.

Berro, A. 1929. Catálogo de cuatro pequeñas colecciones paleontológicas del Uruguay (Formación Pampeana). 1ra. edición, Marzoa & Cia, Mercedes, Uruguay. 12 pp.

Berta, A. 1982. *Cerdocyon thous*. *Mammalian Species*. 186: 4 pp.

Berta, A. 1985. The status of *Smilodon* in North and South America. *Contributions in Science*. Natural History Museum of Los Angeles County. 370: 1-15.

Berta, A. 1987. The sabercat *Smilodon gracilis* from Florida and a discussion of its relationships (Mammalia, Felidae, Smilodontini). *Bulletin of the Florida State Museum, Biological Sciences*. 31 (1):1-63.

Berta, A. 1988. Quaternary evolution and biogeography of the large South American Canidae (Mammalia: Carnivora). *University of California Publications in Geological Sciences*. 132: 1-149.

Berta, A. 1995. Fossil carnivores from the Leisey Shell Pits, Hillsborough County, Florida. *Bulletin of the Florida Museum of Natural History*. 37 (14):463-499.

Blanco, E., Jones, W., Grinspan, G. 2011. Fossil marsupial predators of South America (Marsupialia, Borhyaenoidea): bite mechanics and palaeobiological implications, *Alcheringa: An Australasian Journal of Palaeontology*. 35 (3): 377-387.

Bocherens, H., Cotte, M., Bonini, R., Scian, D., Straccia, P., Soibelzon, L., Prevosti, F. 2016. Paleobiology of sabretooth cat *Smilodon populator* in the Pampean Region (Buenos Aires Province, Argentina) around the Last Glacial Maximum: Insights from carbon and nitrogen stable isotopes in bone collagen. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 499: 463-474.

Brown, C., Balisi, M., Shaw, C., Van Valkenburgh, B. 2017. Skeletal trauma reflects hunting behaviour in extinct sabre-tooth cats and dire wolves. *Nature Ecology & Evolution*. DOI 10.1038/s41559-017-0131

Cabrera, A. 1934. Los yaguares vivientes y extinguidos de la América austral. *Notas Preliminares del Museo de la Plata*. 2: 34-50.

Canto, J., Yáñez, J., Rovira, J. 2010. Estado actual del conocimiento de los mamíferos fósiles de Chile. *Estudios Geológicos*. 66 (2): 255-284.

Cantor, M., Ferreira, L., Silva, W., Setz, E. 2010. Potencial dispersão de sementes por *Didelphis albiventris* (Marsupialia, Didelphidae) em ambiente altamente perturbado. *Biota Neotropica*. 10 (2): 45-51.

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.

Cartelle, C., Hirooka, S. 2005. Primer registro pleistocénico de *Pteronura brasiliensis* (Gmelin, 1788) (Carnivora, Mustelidae). *Arquivos do Museu Nacional, Rio de Janeiro*. 63 (3): 595-598.

Castro, M., Langer, M. 2008. New postcranial remains of *Smilodon populator* Lund, 1842 from south-central Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia*. 11 (3): 199-206.

Chimento, N. 2016. Sistemática y relaciones filogenéticas de la familia Felidae en América del Sur. Capítulo 34 (Pp. 373-383) en Historia Evolutiva y Paleobiogeográfica de los Vertebrados de América del Sur. Contribuciones del MACN, Buenos Aires. 412 pp.

Chimento, N., Dondas, A. 2017. First Record of *Puma concolor* (Mammalia, Felidae) in the Early-Middle Pleistocene of South America. Journal of Mammalian Evolution. DOI 10.1007/s10914-017-9385-x

Chimento, N., Derguy, M., Hemmer, H. 2014. *Puma (Herpailurus) pumoides* (Castellanos, 1958) nov. comb. Comentarios sistemáticos y registro fósil. Estudios Geológicos. 30 (2): 92-134.

Christiansen, P., Harris, J. 2005. Body size of *Smilodon* (Mammalia: Felidae). Journal of Morphology. 266 (3):369-384.

Christiansen, P., Harris, J. 2012. Variation in Craniomandibular Morphology and Sexual Dimorphism in Pantherines and the Sabercat *Smilodon fatalis*. PLoS ONE. DOI 10.1371/journal.pone.0048352

Churcher, C. 1967. *Smilodon neogaeus* en las barrancas costeras de Mar del Plata, provincia de Buenos Aires. Publicaciones del Museo Municipal de Ciencias Naturales de Mar del Plata. 1 (8): 245-262.

Cione, A., Tonni, E., Soibelzon, L. 2003. The Broken Zig-Zag: Late Cenozoic large mammal and tortoise extinction in South America. Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales. 5: 1-19.

Cione, A., Tonni, E., Bargo, S., Bond, M., Candela, A., Carlini, A., Deschamps, C., Dozo, M., Esteban, G., Goin, F., Montalvo, C., Nasif, N., Noriega, J., Ortiz Jaureguizar, E., Pascual, R., Prado, J., Reguero, M., Scillato-Yané, G., Soibelzon, L., Verzi, D., Vieytes, E., Vizcaíno, S., Vucetich, M. 2007. Mamíferos continentales del Mioceno tardío a la actualidad en la Argentina: cincuenta años de estudios. Ameghiniana, Publicación Especial. 11: 257- 278.

Cione, A., Tonni, E., Soibelzon, L. 2009. Did Humans Cause the Late Pleistocene-Early Holocene Mammalian Extinctions in South America in a Context of Shrinking Open Areas?. En G. Haynes (ed.), American Megafaunal Extinctions at the End of the Pleistocene. Springer Science + Business Media B.V. 125-144.

Corona, A., Perea, D., Toriño, P., Goso, C. 2012. Taphonomy, sedimentology and chronology of a fossiliferous outcrop from the continental Pleistocene of Uruguay. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*. 29 (2): 514-525.

Corona, A., Perea, D., McDonald, G. 2013. *Catonyx cuvieri* (Xenarthra, Mylodontidae, Scelidotheriinae) from the late Pleistocene of Uruguay, with comments regarding the systematics of the subfamily. *Journal of Vertebrate Paleontology*. 33 (5):1214-1225.

Courtenay, O., Maffei, L. 2004. Crab-eating fox *Cerdocyon thous* (32-38 pp.) en Capítulo 3 (South America- Neotropical, 26-80 pp.) de *Canids: Foxes, Wolves, Jackals and Dogs*. Status Survey and Conservation Action Plan. IUCN/SSC Canid Specialist Group. Sillero-Zubiri, C., Hoffmann, M. and Macdonald, D.W. (eds). Gland, Switzerland and Cambridge, UK. 430 pp.

Cozzuol, M., Goin, F., De Los Reyes, M., Ranzi, A. 2006. The oldest species of *Didelphis* (Mammalia, Marsupialia, Didelphidae), from the Late Miocene of Amazonia. *Journal of Mammalogy*. 87 (4):663-667.

Cruz, L. 2011. La megafauna del Pleistoceno - Holoceno temprano de la Provincia de Córdoba y su comparación con la de Buenos Aires. Sistemática, Bioestratigrafía y Dinámica Faunística. Tesis Doctoral- Universidad Nacional de La Plata. 226 pp.

Cruz, L., Fernicola, J., Carignano, C., Bargo, S. 2012. Asociaciones faunísticas del Cuaternario de San Francisco, provincia de Córdoba, Argentina. Implicancias bioestratigráficas y taxonómicas. *Ameghiniana*. 49 (4): 642-656.

Currier, M. 1983. *Felis concolor*. *Mammalian Species*. 200: 7 pp.

de Oliveira, T., Tortato, M., Silveira, L., Benhur Kasper, C., Mazim, F., Lucherini, M., Jácomo, A., Soares, J., Marques, V., Sunquist, M. 2010. Ocelot ecology and its effect on the small-felid guild in the lowland neotropics. *Biology and Conservation of Wild Felids*. 559-580.

Diaz, N. 2010. New historical records of the jaguar (*Panthera onca*) in Patagonia. *Revista Mexicana de Mastozoología*. 14: 23-45.

- Díaz Aros, R. 2013. Los tigres dientes de sable en Sudamérica. *Paleontología (Boletín del Centro de Estudios Paleontológicos de Chile)*. 1: 43-53.
- Dietz, J. 1985. *Chrysocyon brachyurus*. *Mammalian Species*. 234: 4 pp.
- Dundas, R. G. 1999. Quaternary records of the dire wolf, *Canis dirus*, in North and South America. *Boreas*. 28: 375-385.
- Egi, N. 2001. Body mass estimates in extinct mammals from limb bones dimension: the case of North American hyaenodontids. *The Palaeontological Association. Palaeontology*. 44 (3): 497-528.
- Elissamburu, A. 2012. Estimación de la masa corporal en géneros del Orden Notoungulata. *Estudios Geológicos*. 68 (1): 91-111.
- Ercoli, M. 2015. Morfología del aparato músculo-esqueletario del postcráneo de los mustélidos (Carnivora, Mammalia) fósiles y vivientes de América del Sur: implicancias funcionales en un contexto filogenético. Tesis Doctoral (Tomo I y Tomo II)- Universidad Nacional de La Plata. 771 pp.
- Ercoli, M., Prevosti, F. 2011. Estimación de masa de las especies de Sparassodonta (Mammalia, Metatheria) de Edad Santacrucense (Mioceno temprano) a partir del tamaño del centroide de los elementos apendiculares: inferencias paleoecológicas. *Ameghiniana*. 48 (4): 462-479.
- Etnyre, E., Lande, J., Mckenna, A. 2011. "Felidae" (On-line), *Animal Diversity Web*. Accessed August 17, 2017 at <http://animaldiversity.org/accounts/Felidae/>. Museum of Zoology, University of Michigan. U.S.A.
- Ferrero, B. 2008. Primer registro de *Panthera onca* Linnaeus 1758 (Carnivora: Felidae) en el Pleistoceno tardío de la provincia de Entre Ríos, Argentina. *Temas de la Biodiversidad del Litoral III*. F.G. Aceñolaza (Coordinador- Editor). INSUGEO, Miscelánea. 17: 31-40.
- Fiedel, S. 2009. Sudden Deaths: The Chronology of Terminal Pleistocene Megafaunal Extinction. En G. Haynes (ed.), *American Megafaunal Extinctions at the End of the Pleistocene*. Springer Science + Business Media B.V. 21-37.

Figueirido, B., Pérez-Claros, J. A., Hunt, R. M. Jr., Palmqvist, P. 2011. Body mass estimation in amphicyonid carnivoran mammals: A multiple regression approach from the skull and skeleton. *Acta Palaeontologica Polonica*. 56 (2): 225-246.

Flores, D., Abdala, F. 2001. Diferencias morfológicas de cráneo y dentición en *Didelphis albiventris* y *D. marsupialis* (Didelphimorphia: Didelphidae) de Argentina y Bolivia. *Comunicaciones del Museo de Ciencias Tecnológicas PUCRS*. 14 (2): 101-110.

Forasiepi, A. M. 2005. Evolución de los Sparassodonta (Mammalia, Metatheria) en América del Sur. *Actas del 3er. Encuentro Científico del ICES*. 33-40.

Forasiepi, A., Carlini, A. 2010. A new thylacosmilid (Mammalia, Metatheria, Sparassodonta) from the Miocene of Patagonia, Argentina. *Zootaxa* 2552: 55-68.

Forasiepi, A., Soibelzon, L., Suarez Gomez, C., Sánchez, R., Quiroz, L., Jaramillo, C., Sánchez-Villagra, M. 2014. Carnivorans at the Great American Biotic Interchange: new discoveries from the northern neotropics. *Naturwissenschaften*. DOI 10.1007/s00114-014-1237-4

Gallo-Reynoso, J. P., Macías-Sánchez, S., Arellano-Nicolás, E., González-Romero, A. 2013. Longitud, masa corporal, y crecimiento de la nutria neotropical (*Lontra longicaudis annectens*) en México. *Therya*. 4 (2): 219-230.

Garrido, G., Arribas, A. 2008. Generalidades sobre los carnívoros del Villafranquiense superior en relación con el registro fósil de Fonelas P-1. *Cuadernos del Museo Geominero, Instituto Geológico y Minero de España*. 10: 85-146.

Gasparini, G., Ubilla, M., Tonni, E. 2012. The Chacoan peccary, *Catagonus wagneri* (Mammalia, Tayassuidae), in the late Pleistocene (northern Uruguay, South America): paleoecological and paleobiogeographic considerations, *Historical Biology: An International Journal of Paleobiology*. DOI 10.1080/08912963.2012.742519

Gersonde, R., KYTE, F., Bleil, U., Diekmann, B., Flores, J., Gohl, K., Grahl, G., Hagen, G., Kuhn, G., Sierro, F., Völker, D., Abelmann, A., Bostwick, J. 1997. Geological record and reconstruction of the late Pliocene impact of the Eltanin asteroid in the Southern Ocean. *Nature*. 390: 357-363.

- Goin, F., Pardiñas U. 1996. Revisión de las especies del género *Hyperdidelphys* Ameghino, 1904 (Mammalia, Marsupialia, Didelphidae). Su significación filogenética, estratigráfica y adaptativa en el Neógeno del Cono Sur Sudamericano. *Estudios Geológicos*. 52: 327-359.
- Goin, F., Pascual, R. 1987. News on the biology and taxonomy of the marsupials Thylacosmilidae (Late Tertiary of Argentina). *Anales de la Academia Nacional de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*. 39: 219-246.
- Goin, F., Ubilla, M., Perea, D. 2008. A New Bonapartheriiform Marsupial from the Oligocene of Uruguay (Fray Bentos Formation). *Libro de Resúmenes III Congreso Latinoamericano de Paleontología de Vertebrados*, 112.
- Goin, F., Zimicz, N., De los Reyes, M., Siobelzon, L. 2009. A new large didelphid of the genus *Thylophorops* (Mammalia: Didelphimorphia: Didelphidae), from the late Tertiary of the Pampean Region (Argentina). *Zootaxa*. ISSN 1175-5334.
- Goin, F., Woodburne, M., Zimicz, A., Martin, G., Chornogubsky, L. 2016. *A Brief History of South American Metatherians: Evolutionary Contexts and Intercontinental Dispersals*. Springer Earth System Sciences. Switzerland. 246 pp.
- Gonyea, W. J. 1976. Behavioral implications of saber-toothed felid morphology. *Paleobiology*. 2: 332-342.
- González, E., Martínez-Lanfranco, J., Juri, E., Rodales, A., Botto, G., Soutullo, A. 2013. Mamíferos. Capítulo 8 (Pp. 175-207) en *Especies prioritarias para la Conservación en Uruguay. Vertebrados, moluscos continentales y plantas vasculares*. Soutullo, A., Clavijo, C., Martínez-Lanfranco, J. (eds). SNAP/DINAMA/MVOTMA y DICYT/MEC. Montevideo. 222 pp.
- Gordon, C. L. 2003. A first look at estimating body size in dentally conservative marsupials. *Journal of Mammalian Evolution*. 10: 1-21.
- 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.

Grandal d'Anglade, A. 1993. Estudio Paleontológico de los restos de *Ursus spelaeus* Rosenmüller-Heinroth 1794 (Mammalia, Carnivora, Ursidae) de Cova Eirós (Triacastela, Lugo, NW de la Península Ibérica). Tesis doctoral. Facultade de Ciencias. Universidade da Coruña. 256 pp.

Guedes Milheira, R., Loponte, D., García Esponda, C., Acosta, A., Ulguim, P. 2016. The First Record of a Pre-Columbian Domestic Dog (*Canis lupus familiaris*) in Brazil. International Journal of Osteoarchaeology. DOI 10.1002/oa.2546

Hammer, O., Harper, D., Ryan, P. D. 2001. PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis. Palaeontologia Electronica. 4 (1): 9 pp.

Hammer, O. 2012. PAST: Paleontological Statistics reference manual. Natural History Museum, University of Oslo. 229 pp.

Hemmer, H., Kahlke, R., Vekua, A. K. 2011. The cheetah *Acinonyx pardinensis* (Croizet et Jobert, 1828) s.l. at the hominin site of Dmanisi (Georgia) - A potential prime meat supplier in Early Pleistocene ecosystems. Quaternary Science Reviews. 30: 2703-2714.

Hérmendez-Romero, P., Guerrero, J., Valdespino, C. 2015. Morphological variability of the cranium of *Lontra longicaudis* (Carnivora: Mustelidae): a morphometric and geographic analysis. Zoological Studies. DOI 10.1186/s40555-015-0127-6

Hoffstetter, R. 1981. Historia biogeográfica de los mamíferos terrestres sudamericanos: problemas y enseñanzas. Acta Geológica Hispánica: Concept and method in Paleontology. 16 (1-2): 71-88.

Holman-Flower, L. 2014. Canid evolution and palaeoecology in the Pleistocene of western Europe, with particular reference to the wolf *Canis lupus* L. 1758. Royal Holloway University of London. 558 pp.

Hover, A. 2003. "*Cerdocyon thous*" (On-line), Animal Diversity Web. Accessed July 05, 2016 at http://animaldiversity.org/accounts/Cerdocyon_thous/. Museum of Zoology, University of Michigan. U.S.A.

Johnson, W. E., Eizirik, E., Pecon-Slattery, J., Murphy, W. J., Antunes, A., Teeling, E., O'Brien, S. J. 2006. The Late Miocene radiation of modern Felidae: a genetic assessment. Science. 311: 73-77.

Juliá, J., Richard, E., Pereira, J., Fracassi, N. 2000. Introducción a la biología, uso y estatus de los felinos de Argentina. REHM, Serie Apuntes N° 2: 95 pp.

Kardong, K. V. 2007. Sistema esquelético: el cráneo. Capítulo 7 (Pp. 234-288) en Vertebrados: anatomía comparada, función y evolución. 4ta. edición. McGraw-Hill-Interamericana. España. 782 pp.

Kiffner, C. 2009. Coincidence or evidence: was the sabretooth cat *Smilodon* social?. Biology Letters. 5: 561-562.

Kraglievich, L. 1930. Craneometría y clasificación de los cánidos sudamericanos, especialmente los argentinos actuales y los fósiles. Physis. 10 (35): 35-73.

Kurtén, B., Werdelin, L. 1990. Relationships between North and South American *Smilodon*. Journal of Vertebrate Paleontology. 10 (2): 158-169.

Labarca, R. 2015. La meso y megafauna terrestre extinta del Pleistoceno de Chile. Publicación Ocasional del Museo Nacional de Historia Natural, Chile. 63: 401-465.

Labarca, R., Prieto, A., Sierpe, V. 2008. Sobre la presencia de *Smilodon populator* Lund (Felidae, Machairodontinae) en el Pleistoceno tardío de La Patagonia meridional chilena. Libro de Actas del I Simposio de Paleontología en Chile. 131-135.

Langguth, A., Anderson, S. 1980. Manual de identificación de los mamíferos del Uruguay. Dirección General de Extensión Universitaria- División de Publicaciones y Ediciones (UdelaR). Montevideo, Uruguay. 65 pp.

Larivière, S. 1999. *Lontra longicaudis*. Mammalian Species. 609: 5 pp.

Lemon, R., Churcher, C. 1961. Pleistocene geology and paleontology of the Talara region, northwest Peru. American Journal of Science. 259: 410-429.

Lemos, B., Cerqueira, R. 2002. Morphological differentiation in the white-eared opossum group (Didelphidae: *Didelphis*). Journal of Mammalogy. 83 (2): 354-369.

Loponte, D., Acosta, A. 2016. Nuevos registros prehispánicos de *Canis familiaris* (Carnivora, Canidae) en la Cuenca del Paraná, Argentina. *Mastozoología Neotropical*. ISSN 1666-0536.

Losey, R., Osipov, B., Sivakumaran, R., Nomokonova, T., Kovychev, E., Diatchina, N. 2014. Estimating body mass in dogs and wolves using cranial and mandibular dimensions: Application to Siberian canids. *International Journal of Osteoarchaeology*. DOI 10.1002/oa.2386

Lucherini, M. 2015. *Cerdocyon thous*. The IUCN Red List of Threatened Species 2015: e.T4248A81266293. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2015-4.RLTS.T4248A81266293.en>

Lucherini, M., Luengos Vidal, E. 2008. *Lycalopex gymnocercus* (Carnivora: Canidae). *Mammalian Species*. 820: 9 pp.

Macrini, T. 2004. *Monodelphis domestica*. *Mammalian Species*. 760: 8 pp.

Manzuetti, A., Perea, D. 2016. Primer registro de *Dusicyon avus* (Mammalia, Carnivora, Canidae) para la Formación Dolores (Pleistoceno tardío) de Uruguay. *Ameghiniana* (Suplemento Resúmenes XXX Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados). 53 (6): 55.

Manzuetti, A., Ubilla, M., Toriño, P., Rinderknecht, A., Perea, D. 2016a. Descripción de nuevos restos de Felidae (Mammalia, Eutheria, Carnivora) del Pleistoceno tardío de Uruguay. Libro de Resúmenes IV Congreso Uruguayo de Zoología, 128.

Manzuetti, A., Rinderknecht, A., Perea, D. 2016b. Descripción de nuevos restos de *Smilodon populator* (Mammalia, Eutheria, Carnivora) del Cuaternario de Uruguay. *Ameghiniana* (Suplemento Resúmenes XXX Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados). 53 (6): 27.

Manzuetti, A., Ubilla, M., Perea, D. 2016c. Nuevos registros de cánidos (Mammalia, Eutheria, Carnivora) para el Pleistoceno tardío de Uruguay. Libro de Resúmenes IV Congreso Uruguayo de Zoología, 127.

Manzuetti, A., Rinderknecht, A., Ubilla, M., Perea, D. 2016d. Primer registro de *Cerdocyon thous* (Mammalia, Carnivora, Canidae) para el Pleistoceno tardío (Formación Dolores) de Uruguay.

Ameghiniana (Suplemento Resúmenes XXX Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados). 53 (6): 55.

Manzuetti, A., Ubilla, M., Rinderknecht, A., Perea, D. 2016e. Nuevos registros de *Lycalopex gymnocercus* (Mammalia, Carnivora, Canidae) para la Formación Sopas (Pleistoceno tardío) de Uruguay. Libro de Resúmenes IV Congreso Uruguayo de Zoología, 128.

Manzuetti, A., Perea, D., Rinderknecht, A., Ubilla, M. 2017. New Canid Remains from Dolores Formation, late Pleistocene-early Holocene, Uruguay. Journal of Mammalian Evolution. DOI 10.1007/s10914-017-9387-8

Marshall, L. G. 1976. Evolution of the Thylacosmilidae, extinct saber-tooth marsupials of South America. Paleobios 23: 1-30.

Marshall, L. G. 1978. *Lutreolina crassicaudata*. Mammalian Species. 91: 4 pp.

Marshall, L. G. 1988. Land mammals and the Great American Interchange. American Scientist. 76: 380-388.

Martin, L. D., Babiarez, J. P., Naples, V. L., Hearst, J. 2000. Three Ways to be a Saber-Toothed Cat. Naturwissenschaften. 87: 41-44.

Martínez, S., Ubilla, M. 2004. El Cuaternario en Uruguay. Capítulo 9 (Pp. 195-228) en Cuencas Sedimentarias de Uruguay. Geología, Paleontología y recursos naturales. Cenozoico (Veroslavsky, G., Ubilla, M., Martínez, S. Eds.). Ediciones D.I.R.A.C. Universidad de la República- Facultad de Ciencias. Montevideo. 448 pp.

Martínez, P., Ferreira Amado, T., Bidau, C. 2014. Una aproximación filogenética al estudio del dimorfismo sexual de tamaño en Felidae y la evaluación de la regla de Rensch. Ecosistemas. 23 (1): 27-36.

McCall, S., Naples, V., Martin, L. 2003. Assessing behavior in extinct animals: was *Smilodon* social?. Brain, Behavior and Evolution. 61: 159-164.

McManus, J. 1974. *Didelphis virginiana*. Mammalian Species. 40: 6 pp.

Meachen-Samuels, J., Binder, J. 2010. Sexual dimorphism and ontogenetic growth in the American lion and sabertoothed cat from Rancho La Brea. *Journal of Zoology*. 280 (3): 271-279.

Medellín, R. 1991. Ecomorfología del cráneo de cinco didélfidos: tendencias, divergencias e implicaciones. *Anales del Instituto de Biología- Universidad Nacional Autónoma de México*. 62 (2): 269-286.

Meloro, C., Elton, S., Louys, J., Bishop, L., Ditchfield, P. 2013. Cats in the forest: predicting habitat adaptations from humerus morphometry in extant and fossil Felidae (Carnivora). *Paleobiology*. 39 (3): 323-344.

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. *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 Publications*. 422: 1-231.

Metcalf, J., Turney, C., Barnett, R., Martin, F., Bray, S., Vilstrup, J., Orlando, L., Salas-Gismondi, R., Loponte, D., Medina, M., DeNigris, M., Civalero, T., Fernández, P., Gasco, A., Duran, V., Seymour, K., Otaola, C., Gil, A., Paunero, R., Prevosti, F., Bradshaw, C., Wheeler, J., Borrero, L., Austin, J., Cooper, A. 2016. Synergistic roles of climate warming and human occupation in Patagonian megafaunal extinctions during the Last Deglaciation. *Science Advances*. DOI 10.1126/sciadv.1501682.

Molina, M. A. 2009. Mamíferos prehistóricos de El Salvador. *Ocelotlán*, 6 (1): 3-7.

Mones, A., Francis, J. 1973. Lista de los Vertebrados Fósiles del Uruguay: Mammalia. *Comunicaciones Paleontológicas del Museo de Historia Natural de Montevideo*. 4 (1): 39-98.

Mones, A., Rinderknecht, A. 2004a. Primer registro de Thylacosmilidae en el Uruguay (Mammalia: Marsupialia: Sparassodonta). *Comunicaciones Paleontológicas del Museo Nacional de Historia Natural y Antropología*. 34 (2): 193-200.

Mones, A., Rinderknecht, A. 2004b. The first South American Homotheriini (Mammalia: Carnivora: Felidae). *Comunicaciones Paleontológicas del Museo Nacional de Historia Natural y Antropología*. 35 (2): 201-212.

Mones, A., Ubilla, M. 1978. La Edad Deseadense (Oligoceno inferior) de la Formación Fray Bentos y su contenido paleontológico, con especial referencia a la presencia de *Proborhyaena cf. gigantea* Ameghino (Marsupialia: Borhyaenidae) en el Uruguay. *Comunicaciones Paleontológicas del Museo de Historia Natural de Montevideo*. 7 (1): 151- 158.

Montellano-Ballesteros, M., Carbot-Chanona, G. 2009. *Panthera leo atrox* (Mammalia: Carnivora: Felidae) in Chiapas, Mexico. *The Southwestern Naturalist*. 54 (2): 217-222.

Montenegro, F., Roland, G., Rinderknecht, A. 2012. Los mamíferos fósiles del Arroyo Perico Flaco (Departamento de Soriano, Uruguay). Libro de Resúmenes del II Congreso Latinoamericano de Mastozoología, XXV Jornadas Argentinas de Mastozoología, 193-194.

Morales-Mejía, F. M., Arroyo-Cabrales, J., Polaco, O. J. 2010. Estudio comparativo de algunos elementos de las extremidades anteriores y posteriores y piezas dentales de puma (*Puma concolor*) y jaguar (*Panthera onca*). *Revista Especializada en Ciencias Químico-Biológicas*. 13 (2): 73-90.

Morales-Mejía, F. M., Arroyo-Cabrales, J. 2012. Estudio comparativo de algunos elementos de las extremidades de las familias Felidae y Canidae (Mammalia, Carnivora). *Revista Especializada en Ciencias Químico-Biológicas*. 15 (2): 75-84.

Murray, J., Gardner, G. 1997. *Leopardus pardalis*. *Mammalian Species*. 548: 10 pp.

Myers, P. 2000. "Procyonidae" (On-line), Animal Diversity Web. Accessed December 21, 2016 at <http://animaldiversity.org/accounts/Procyonidae/>. Museum of Zoology, University of Michigan. U.S.A.

Nogueira, J. 2009. "*Panthera onca*" (On-line), Animal Diversity Web. Accessed August 15, 2017 at http://animaldiversity.org/accounts/Panthera_onca/. Museum of Zoology, University of Michigan. U.S.A.

Novaro, A. 1997. *Pseudalopex culpaeus*. *Mammalian Species*. 558: 8 pp.

Oliveira, É. V., Prevosti, F. J., Pereira, J. C. 2005. *Procyon troglodytes* (Lund) (Mammalia, Carnivora) in the Late Pleistocene of Rio Grande do Sul and their paleoecological significance. *Revista Brasileira de Paleontología*. 8 (3): 215-220.

Ortiz Jaureguizar, E. 1998. Paleoecología y evolución de la fauna de mamíferos de América del Sur durante la “Edad de las Planicies Australes” (Mioceno Superior-Plioceno Superior). *Estudios Geológicos*. 54: 161-169.

Palmqvist, P., Grocke, D. R., Arribas, A., Fariña, R. 2003. Paleocological reconstruction of a lower Pleistocene large mammals community using biogeochemical and ecomorphological approaches. *Paleobiology*. 29: 205-229.

Pasquali, R., Tonni, E. 2004. Los mamíferos fósiles de Buenos Aires: cuando los gliptodontes caminaban por la Avenida de Mayo. Jorge Sarmiento Editor/Universitas. Bs. As. 146 pp.

Perea, D. 1996. Osteología comparada de los Mamíferos, Parte I: Esqueleto cefálico. Edición D.I.R.A.C. (Facultad de Ciencias, Universidad de la República), Montevideo, Uruguay. 79 pp.

Perea, D. 2003. 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.

Perea, D., Martínez, S. 2004. Estratigrafía del Mioceno-Pleistoceno en el litoral sur-oeste de Uruguay. Capítulo 5 (Pp. 105-124) en Cuencas Sedimentarias de Uruguay. Geología, Paleontología y recursos naturales. Cenozoico (Veroslavsky, G., Ubilla, M., Martínez, S. Eds.). Ediciones D.I.R.A.C. Universidad de la República-Facultad de Ciencias. Montevideo, Uruguay. 448 pp.

Perea, D., Ubilla, M. 1983. *Arctodus pamparus* (Amegh.) (Mammalia, Ursidae) en sedimentos Lujanenses del Dep. Río Negro, Uruguay. Resúmenes y Comunicaciones de las Jornadas de Ciencias Naturales. 88-91.

Perea, D., Ubilla, M., Rinderknecht, A. 2011. La fauna continental durante el Terciario: el auge de los mamíferos. Capítulo 11 (Pp. 249-275) en Fósiles de Uruguay (Perea, D. ed). Edición D.I.R.A.C-Facultad de Ciencias. Montevideo, Uruguay. 346 pp.

Perea, D., Manzuetti, A., Ubilla, M., Da Silva, J. S. 2015. Nuevo férido (Mammalia, Carnivora) para la Formación Sopas (Pleistoceno tardío) de Uruguay. *Ameghiniana* (Suplemento Resúmenes XXIX Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados). 52 (4): 33-34.

Pérez Irineo, G. 2008. Diversidad de mamíferos carnívoros terrestres en una selva mediana en el Distrito de Tuxtepec, Oaxaca. Instituto Politécnico Nacional. Unidad Oaxaca. 72 pp.

Perini, F., Guedes, P., Moraes Neto, C., Fracasso, M., Cardoso, K., Duhá, D., Salles, L. 2009. Carnívoros (Mammalia, Carnivora) from the Quaternary of Serra da Bodoquena, Mato Grosso do Sul, Brazil. *Arquivos do Museu Nacional, Rio de Janeiro*. 67: 119-128.

Peterson, L. 2011. "*Lycalopex culpaeus*" (On-line), Animal Diversity Web. Accessed January 17, 2017 at http://animaldiversity.org/accounts/Lycalopex_culpaeus/. Museum of Zoology, University of Michigan. U.S.A.

Prates, L., Berón, M., Prevosti, F. 2010. Los perros prehispánicos del Cono Sur: Tendencias y nuevos registros. In *Mamül Mapu: pasado y presente desde la arqueología pampeana*. Berón, M, Luna, L, Bonomo, M, Montalvo, C, Aranda C, Carrera Aizpitarte, M. (eds.). Editorial Libros del Espinillo: Ayacucho, 215-228.

Prevosti, F. 2010. Phylogeny of the large extinct South American Canids (Mammalia, Carnivora, Canidae) using a “total evidence” approach. *Cladistics*. 26: 456-481.

Prevosti, F., Ferrero, B. 2008. A Pleistocene giant river otter from Argentina: remarks on the fossil record and phylogenetic analysis. *Journal of Vertebrate Paleontology*. 28 (4): 1171-1181.

Prevosti, F., Martin, F. 2013. Paleoecology of the mammalian predator guild of Southern Patagonia during the latest Pleistocene: ecomorphology, stable isotopes, and taphonomy, *Quaternary International*. DOI 10.1016/j.quaint.2012.12.039

Prevosti, F., Pereira, J. 2014. Community Structure of South American Carnivores in the Past and Present. *Journal of Mammalian Evolution*. 21:363-368.

- Prevosti, F., Soibelzon, L. 2012. Evolution of the South American carnivores (Mammalia, Carnivora): a paleontological perspective. Chicago, Illinois. University of Chicago Press. 20 pp.
- Prevosti, F., Vizcaíno, S. 2006. Paleoecology of the large carnivore guild from the late Pleistocene of Argentina. *Acta Palaeontologica Polonica*. 51 (3): 407-422.
- Prevosti, F., Noriega, J., García Esponda, C., Ferrero, B. 2005. Primer registro de *Dusicyon gymnocercus* (Fisher, 1814) (Carnivora: Canidae) en el Pleistoceno de Entre Ríos (Argentina). *Revista Española de Paleontología*. 20 (2): 159-167.
- Prevosti, F., Ubilla, M., Perea, D. 2009a. Large extinct canids from the Pleistocene of Uruguay: systematic, biogeographic and paleoecological remarks. *Historical Biology*. 21 (1): 79-89.
- Prevosti, F., Tonni, E., Bidegain, J. 2009b. The stratigraphic range of the large canids (Carnivora, Canidae) in South America, and its relevance to the Quaternary Biostratigraphy. *Quaternary International*. 210: 76-81.
- Prevosti, F., Santiago, F., Prates, L., Salemme, M. 2011. Constraining the time of extinction of the South American fox *Dusicyon avus* (Carnivora, Canidae) during the late Holocene. *Quaternary International*. 245: 209-217.
- Prevosti, F., Forasiepi, A. M., Zimicz, N. 2013a. The Evolution of the Cenozoic Terrestrial Mammalian Predator Guild in South America: Competition or Replacement?. *Journal of Mammalian Evolution*. 20: 3-21.
- Prevosti, F., Forasiepi, A. M., Zimicz, N. 2013b. Mamíferos carnívoros terrestres en América del Sur. *Ciencia Hoy*. 130 (22): 6-15.
- Prevosti, F., Ramírez, M., Schiaffini, M., Martín, F., Udrizar-Sauthier, D., Carrera, M., Sillero-Zubiri, C., Pardiñas, U. 2015. Extinctions in near time: new radiocarbon dates point to a very recent disappearance of the South American fox *Dusicyon avus* (Carnivora: Canidae). *Biological Journal of the Linnean Society*. 116: 704-720.

Prieto, A., Labarca, R., Sierpe, V. 2010. New evidence of the sabertooth cat *Smilodon* (Carnivora: Machairodontinae) in the late Pleistocene of southern Chilean Patagonia. *Revista Chilena de Historia Natural*. 83: 299-307.

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.

Rincón, A. 2006. A first record of the Pleistocene saber-toothed cat *Smilodon populator* Lund, 1842 (Carnivora: Felidae: Machairodontinae) from Venezuela. *Ameghiniana*. 43 (2): 499-501.

Rincón, A., Parra, G., Prevosti, F., Alberdi, M., Bell, C. 2009. A preliminary assessment of the mammalian fauna from the Pliocene-Pleistocene El Breal de Orocuál locality, Monagas state, Venezuela. *Papers on Geology, Vertebrate Paleontology, and Biostratigraphy in Honor of Michael O. Woodburne*. Albright, L. B. III, ed. *Museum of Northern Arizona*. Flagstaff, Arizona. 65: 593-620.

Rincón, A., Prevosti, F., Parra, G. 2011. New saber-toothed cats records (Felidae: Machairodontinae) for the Pleistocene of Venezuela, and the Great American Biotic Interchange. *Journal of Vertebrate Paleontology*. 31 (2): 468-478.

Rocha, N., Rumiz, D. 2010. Didelphidae. Capítulo 6 en *Mamíferos medianos y grandes de Bolivia*, 131-172 pp.

Rodrigues, P., Prevosti, F., Ferigolo, J., Ribeiro, A. 2004. Novos materiais de Carnivora para o Pleistoceno do estado do Rio Grande do Sul, Brasil. *Revista Brasileira de Paleontologia*. 7 (1): 77-86.

Rodrigues, S., Avilla, L., Soibelzon, L., Bernardes, C. 2014. Late Pleistocene carnivores (Carnivora: Mammalia) from a cave sedimentary deposit in northern Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*. 86 (4): 1641-1655.

Rodríguez Méndez, J. 2009. Un paraíso perdido. La gran extinción de la Edad del Hielo (Pp. 23-32) en 150 años después de Darwin: evolución, futuro o crisis? Lecciones sobre evolución humana. Editorial IMC, Madrid, España. 113 pp.

Rumiz, D. 2010. Roles ecológicos de los mamíferos medianos y grandes. Capítulo 2 en Mamíferos medianos y grandes de Bolivia, 53- 73 pp.

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. Geologisches Institut der Eberhardt-Karls-Universität Tübingen. 83 pp.

Scott, E., Springer, K. 2016. First records of *Canis dirus* and *Smilodon fatalis* from the late Pleistocene Tule Springs local fauna, upper Las Vegas Wash, Nevada. PeerJ. DOI 10.7717/peerj.2151

Seymour, K. 1989. *Panthera onca*. *Mammalian Species*. 340: 9 pp.

Seymour, K. 1999. Taxonomy, morphology, paleontology and phylogeny of the South American small cats (Mammalia: Felidae). Ph.D. Thesis. Department of Zoology, University of Toronto. 929 pp.

Seymour, K. 2015. Perusing Talara: Overview of the Late Pleistocene Fossils from the Tar Seeps of Peru. In *La Brea and Beyond: The Paleontology of Asphalt-preserved Biotas*, ed. J. M. Harris. Natural History Museum of Los Angeles County, Science Series. 42: 97-109.

Shockey, B., Salas-Gismondi, R., Baby, P., Guyot, J., Baltazar, M., Huamán, L., Clack, A., Stucchi, M., Pujos, F., Emerson, J., Flynn, J. 2009. New Pleistocene Cave Faunas of the Andes of Central Perú: Radiocarbon Ages and the Survival of Low Latitude, Pleistocene DNA. *Palaeontologia Electronica*. 12 (3): 15 pp.

Sillero-Zubiri, C. 2015. *Dusicyon avus*. The IUCN Red List of Threatened Species 2015: e.T82337482A82337485.<http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.20154.RLTS.T82337482A82337485>.
en

Soibelzon, L. 2000. Nueva evidencia sobre la relación filogenética entre los osos pleistocenos de América del Sur y del Norte. *Revista Cuaternario y Ciencias Ambientales*. 4: 45-50.

Soibelzon, L. 2002. Los Ursidae (Carnivora, Fissipedia) fósiles de la Republica Argentina. Aspectos sistemáticos y paleoecológicos. Tesis Doctoral- Universidad Nacional de La Plata. 239 pp.

Soibelzon, L. 2004. Revisión sistemática de los Tremarctinae (Carnivora, Ursidae) fósiles de América del Sur. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales*. 6: 107-133.

Soibelzon, L., Prevosti, F. 2007. Los carnívoros (Carnivora, Mammalia) terrestres del Cuaternario de América del Sur. In: Pons, G.X. i Vicens, D. (Edit.). *Geomorfologia Litoral i Quaternari. Homenatge a Joan Cuerda Barceló*. Mon. Soc. Hist. Nat. Balears. 14: 49-68.

Soibelzon, L. Prevosti, F. 2013. Fossil of South American land carnivores (Carnivora, Mammalia). Chapter 14 (Pp. 509-527) in *Molecular population genetics, evolutionary biology and biological conservation of Neotropical carnivores*. M. Ruíz-García and J. M. Shostell Editors. Nova Science Publishers, Inc. New York.

Soibelzon, L., Tarantini, V. 2009. Estimación de la masa corporal de las especies de osos fósiles y actuales (Ursidae, Tremarctinae) de América del Sur. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales*. 11 (2): 243-254.

Soibelzon, L., Grinspan, G., Bocherens, H., Acosta, W., Jones, W., Blanco, E., Prevosti, F. 2014. South American giant short-faced bear (*Arctotherium angustidens*) diet: evidence from pathology, morphology, stable isotopes, and biomechanics. *Journal of Paleontology*. 88 (6): 1240-1250.

Sorkin, B. 2008. A biomechanical constraint on body mass in terrestrial mammalian predators. *Lethaia*. 41: 333-347.

Tarquini, S., Chemisquy, M., Prevosti, F. 2016. Estimación de la dieta de carnívoros fósiles (Carnivora, Mammalia) utilizando morfometría geométrica 3D. *Ameghiniana (Suplemento Resúmenes XXX Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados)*. 53 (6): 43.

Tedford, R., Wang, X., Taylor, B. 2009. Phylogenetic systematic of the North American fossil Caninae (Carnivora: Canidae). *Bulletin of the American Museum of Natural History*. 325: 218 pp.

Thackeray, J., Kieser, J. 1992. Body mass and carnassial length in modern and fossil carnivores. *Annals of the Transvaal Museum*. 35 (24): 337-341.

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.

Ubilla, M. 1996. Paleozoología del Cuaternario continental de la Cuenca Norte del Uruguay: biogeografía, cronología y aspectos climático-ambientales. Tesis doctoral. Facultad de Ciencias, UdelaR. 232 pp.

Ubilla M. 2004. Mammalian biostratigraphy of Pleistocene fluvial deposits in northern Uruguay, South America. *Proceedings of the Geologists Association of London*. 115 (3): 347-357.

Ubilla, M., Martínez, S. 2016. *Geology and Paleontology of the Quaternary of Uruguay*. SpringerBriefs in Earth System Sciences. Switzerland. 82 pp.

Ubilla, M., Rinderknecht, A. 2014. Comparative analysis of *Galea* (Rodentia, Caviidae) and expanded diagnosis of *Galea ortodonta* Ubilla & Rinderknecht, 2001 (Late Pleistocene, Uruguay). *Geobios*. 47: 255-269.

Ubilla, M., Rinderknecht, A. 2016. *Lagostomus maximus* (Desmarest) (Rodentia, Chinchillidae), the extant plains vizcacha in the Late Pleistocene of Uruguay, *Alcheringa: An Australasian Journal of Palaeontology*. DOI 10.1080/03115518.2016.1145466

Ubilla, M., Perea, D., Goso Aguilar, C., Lorenzo, N. 2004. Late Pleistocene vertebrates from northern Uruguay: tools for biostratigraphic, climatic and environmental reconstruction. *Quaternary International*. 114: 129-142.

Ubilla, M., Perea, D., Rinderknecht, A., Corona, A. 2009a. Pleistocene mammals from Uruguay: biostratigraphic, biogeographic and environmental connotations. *SBP Monografias-Quaternário do RS: integrando conhecimentos*, 217-230.

Ubilla, M., Rinderknecht, A., Bostelmann, E., Rojas, A. 2009b. *Ctenomys* cf. *C. pearsoni* (Rodentia, Octodontidae) in the Holocene of Uruguay (Villa Soriano Formation, San José department). Libro de Resúmenes del IV Congreso Argentino del Cuaternario y Geomorfología, 419.

Ubilla, M., Perea, D., Lorenzo, N., Gutierrez, M., Rinderknecht, A. 2011. Fauna Cuaternaria Continental. Capítulo 13 (Pp. 283-314) en Fósiles de Uruguay (Perea, D. ed). Edición D.I.R.A.C-Facultad de Ciencias. Montevideo, Uruguay. 346 pp.

Ubilla, M., Corona, A., Rinderknecht, A., Perea, D., Verde, M. 2015. An appraisal of the palaeontology, chronology and climate of the Sopas Formation (Late Pleistocene, Uruguay). Ameghiniana (Suplemento Resúmenes XXIX Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados). 52 (4): 39- 40.

Ubilla, M., Rinderknecht, A., Corona, A., Perea, D. 2017. Mammals in Last 30 to 7 ka Interval (Late Pleistocene-Early Holocene) in Southern Uruguay (Santa Lucía River Basin): Last Occurrences, Climate, and Biogeography. Journal of Mammalian Evolution. DOI 10.1007/s10914-017-9380-2

van den Hoek Ostende, L. W., Morlo, M., Nagel, D. 2006. Majestic killers: the sabre-toothed cats. Geology Today. 22(4):150-157.

Van Valkenburgh, B. 1990. Skeletal and dental predictors of body mass in carnivores. In: Damuth J, Macfadden BJ (eds) Body Size in Mammalian Paleobiology: Estimation and Biological Implication. Cambridge University Press, Cambridge, 181-205.

Van Valkenburgh, B. 2007. The evolution of feeding morphologies in the Carnivora. Integrative and Comparative Biology. 47 (1): 147-163.

Van Valkenburgh, B., Ruff, C. 1987. Canine tooth strength and killing behaviour in large carnivores. Journal of Zoology. 212:379-397.

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., Mills, M., Grether, G., Carbone, C. 2009. Sociality in Rancho La Brea *Smilodon*: arguments favour 'evidence' over 'coincidence'. *Biology Letters*. 2 pp.
- Ventura, J., Salazar, M., Pérez-Hernández, R., López-Fuster, M. J. 2002. Morphometrics of the genus *Didelphis* (Didelphimorphia: Didelphidae) in Venezuela. *Journal of Mammalogy*. 83 (4): 1087-1096.
- Vivar, E., Pacheco, V. 2014. Estado del zorro gris *Lycalopex griseus* (Gray, 1837) (Mammalia: Canidae) en el Perú. *Revista peruana de biología*. 21 (1): 71-78.
- von den Driesch, A. 1976. A guide to the measurement of animal bones from archaeological sites. Harvard University Press: Cambridge, MA. 136 pp.
- Werdelin, L. 1987. Jaw geometry and molar morphology in marsupial carnivores: analysis of a constraint and its macroevolutionary consequences. *Paleobiology*. 13: 342-350.
- Werdelin, L., Yamaguchi, N., Johnson, W. E., O'Brien, S. J. 2010. Phylogeny and evolution of cats (Felidae). In Macdonald, D. W.; Loveridge, A. J. *Biology and Conservation of Wild Felids*. Oxford, UK: Oxford University Press. pp. 59-82.
- 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.
- Woodburne, M. O. 2010. The Great American Biotic Interchange: Dispersals, Tectonics, Climate, Sea Level and Holding Pens. *Journal of Mammalian Evolution*. 17: 245-264.
- Woodburne, M. O., Cione, A. L., Tonni, E. P. 2006. Central American provincialism and the Great American Biotic Interchange, in Carranza-Castañeda, Óscar, and Lindsay, E.H., eds., *Advances in late Tertiary vertebrate paleontology in Mexico and the Great American Biotic Interchange*: Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología and Centro de Geociencias, *Publicación Especial*. 4: 73-101.

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.

Zimicz, A. N. 2012. Ecomorfología de los marsupiales paleógenos de América del Sur. Tesis Doctoral- Universidad Nacional de La Plata, Argentina. 424 pp.

ANEXO

1

Anexo 1A: Imágenes de los materiales estudiados en este trabajo

Materiales asignados a Felidae



Figura 1: FC-DPV 1549, quinto metatarsiano asignado a cf. *Puma concolor*, en vista A) dorsal, B) ventral y C) lateral. Escala 5 cm.



Figura 2: FC-DPV 1566, falange proximal asignada a *Puma concolor*, en vista A) dorsal y B) ventral. Escala 3 cm.



Figura 3: FC-DPV 1596, tibia derecha asignada a cf. *Puma concolor*, en vista A) dorsal, B) ventral y C) lateral derecha. Escala 10 cm.

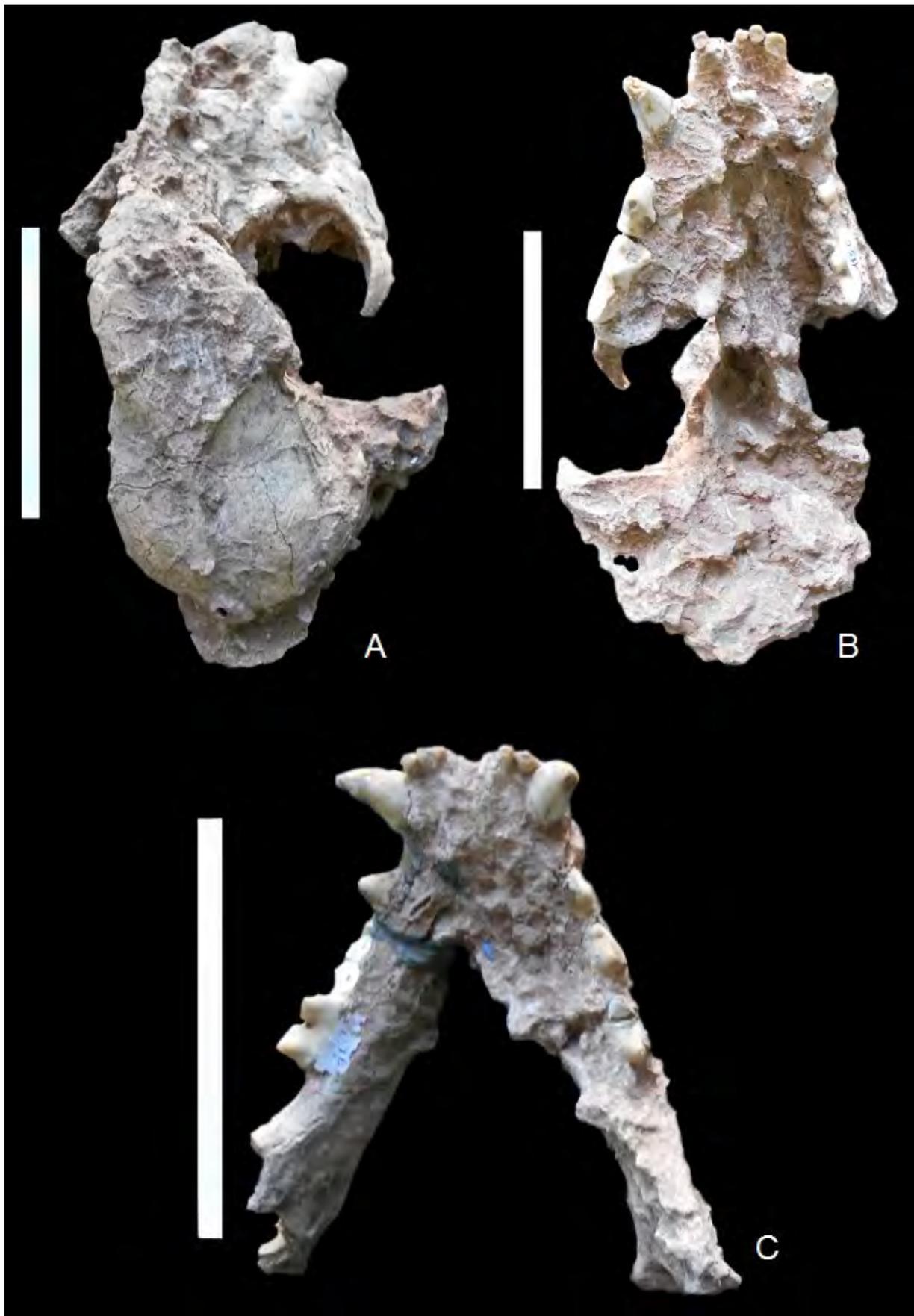


Figura 4: MGT 1150, cráneo y mandíbula asignados a *Puma concolor*, cráneo en vista A) dorsal y B) ventral; mandíbula en vista C) dorsal. Escala 10 cm.

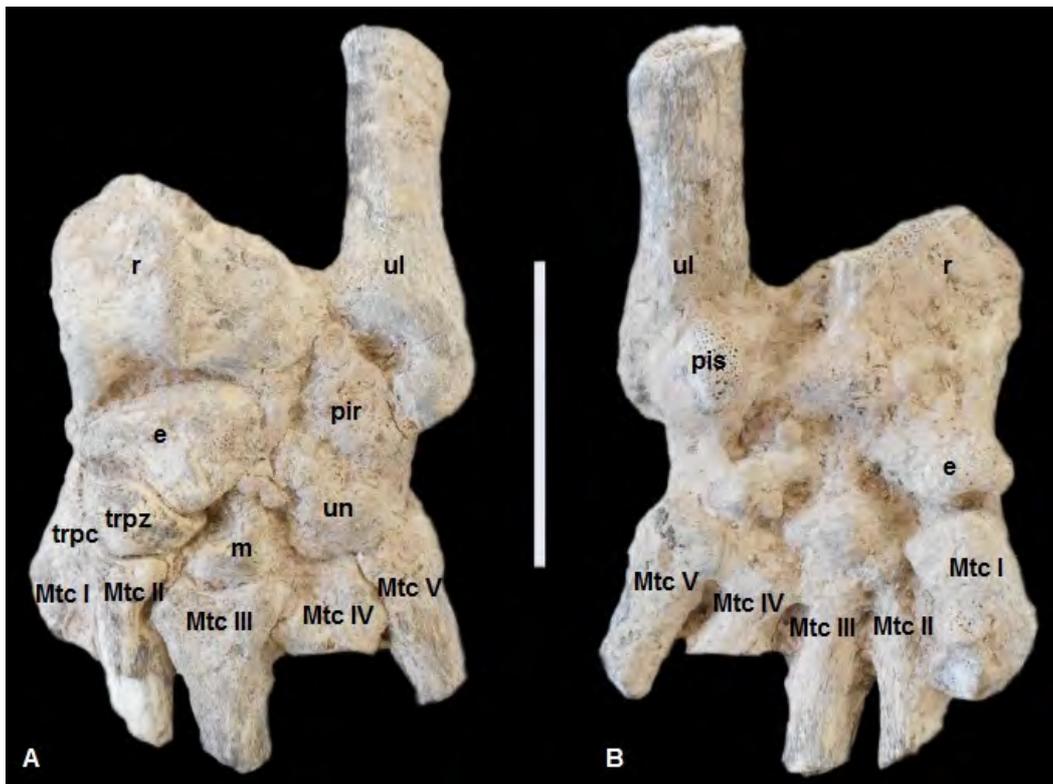


Figura 5: CAR SN, distal de radio y ulna, elementos del carpo y proximales de metacarpianos izquierdos asignados a cf. *Panthera onca*, en vista A) dorsal y B) ventral. Escala 5 cm. Abreviaturas: r- radio; ul- ulna; e- escafolunar; pir- piramidal; pis- pisiforme; trpc- trapecio; trpz- trapezoide; m- magno; un- unciforme; Mtc- metacarpianos.

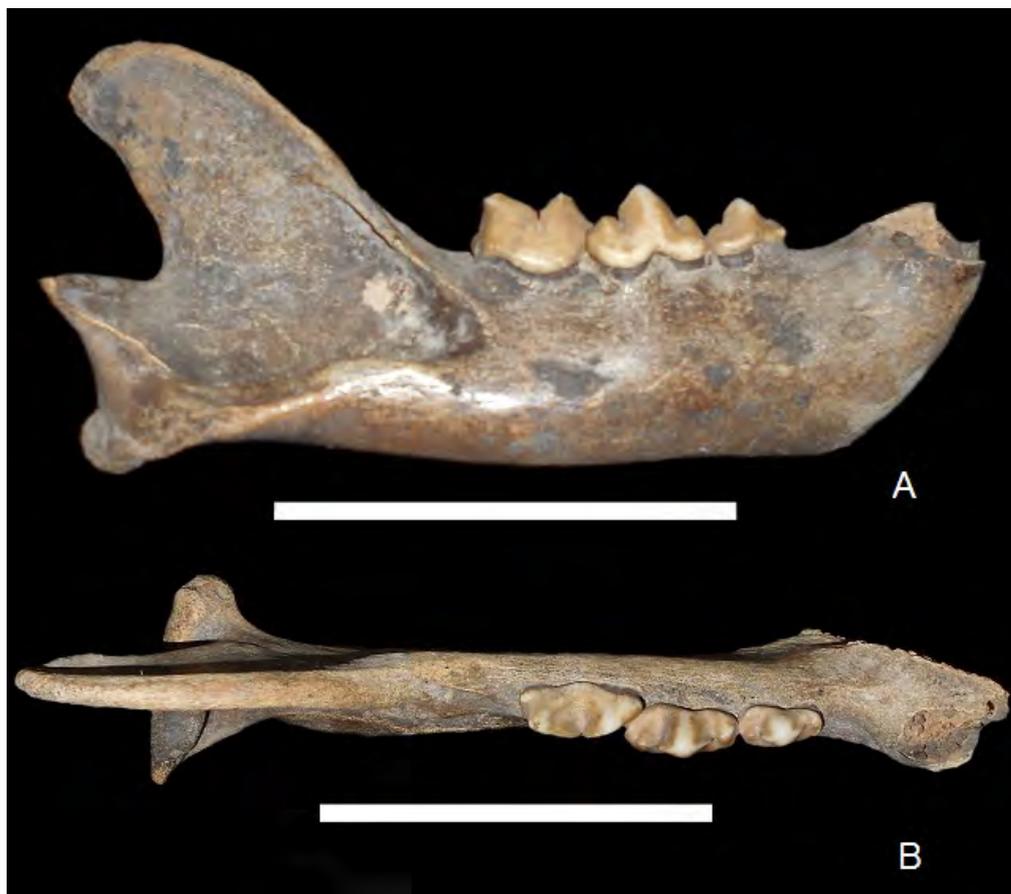


Figura 6: CGF 104, hemimandíbula derecha asignada a *Panthera cf. onca*, en vista A) externa y B) oclusal. Escala 10 cm.

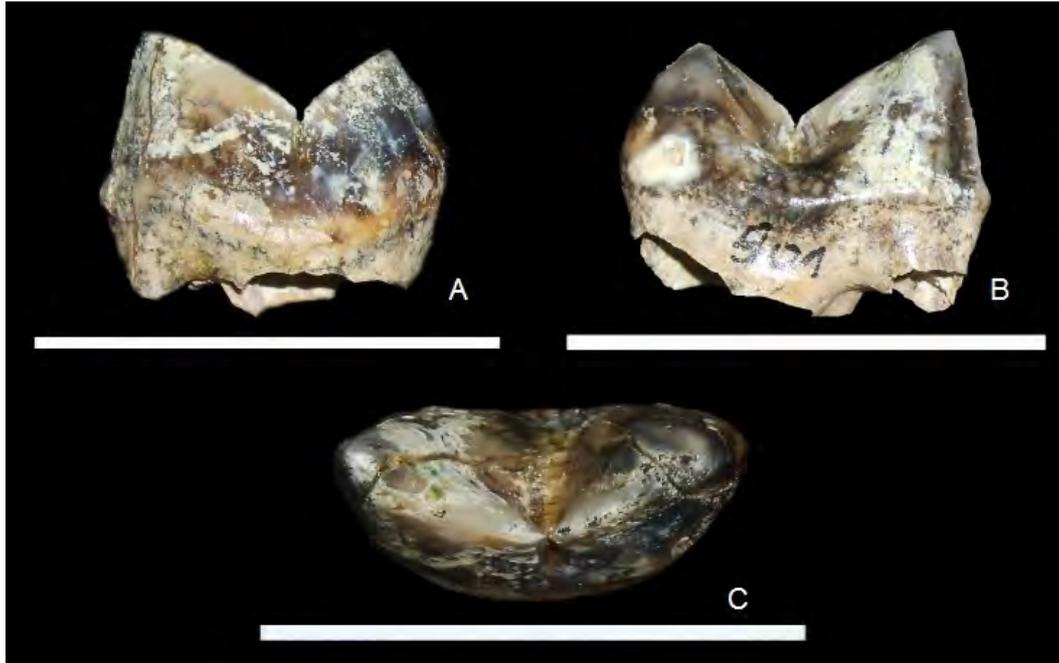


Figura 7: FC-DPV 501, m1 derecho asignado a *Panthera onca*, en vista A) externa, B) interna y C) oclusal. Escala 3 cm.



Figura 8: FC-DPV 1890, hemimandibula izquierda asignada a *Panthera onca*, en vista A) externa y B) oclusal. Escala 10 cm.

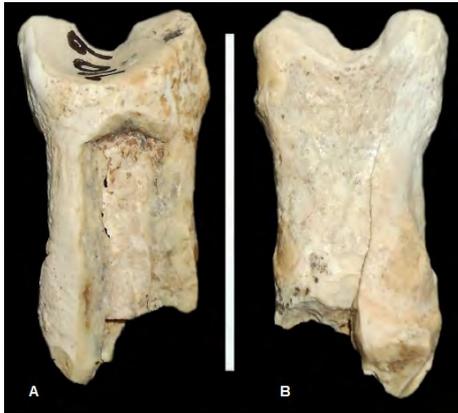


Figura 9: FC-DPV 1909, fragmento de falange asignado a cf. *Panthera onca*, en vista A) dorsal y B) ventral. Escala 3 cm.



Figura 10: FC-DPV 3010, canino superior asignado a *Panthera onca*, en vista A) frontal y B) lateral. Escala 3 cm.



Figura 11: FC-DPV 3025, fragmentos de la región posterior de cráneo asignados a *Panthera onca*, en vista ventral. Escala 5 cm. Abreviaturas: p. pg.- proceso postglenoideo; p. m.- proceso mastoideo; p. et.- proceso ectotimpánico; f. o.- foramen oval.



Figura 12: MCP 1908, fragmento de rama mandibular derecha asignada a cf. *Panthera onca*, en vista A) lateral y B) oclusal. Escala 5 cm.

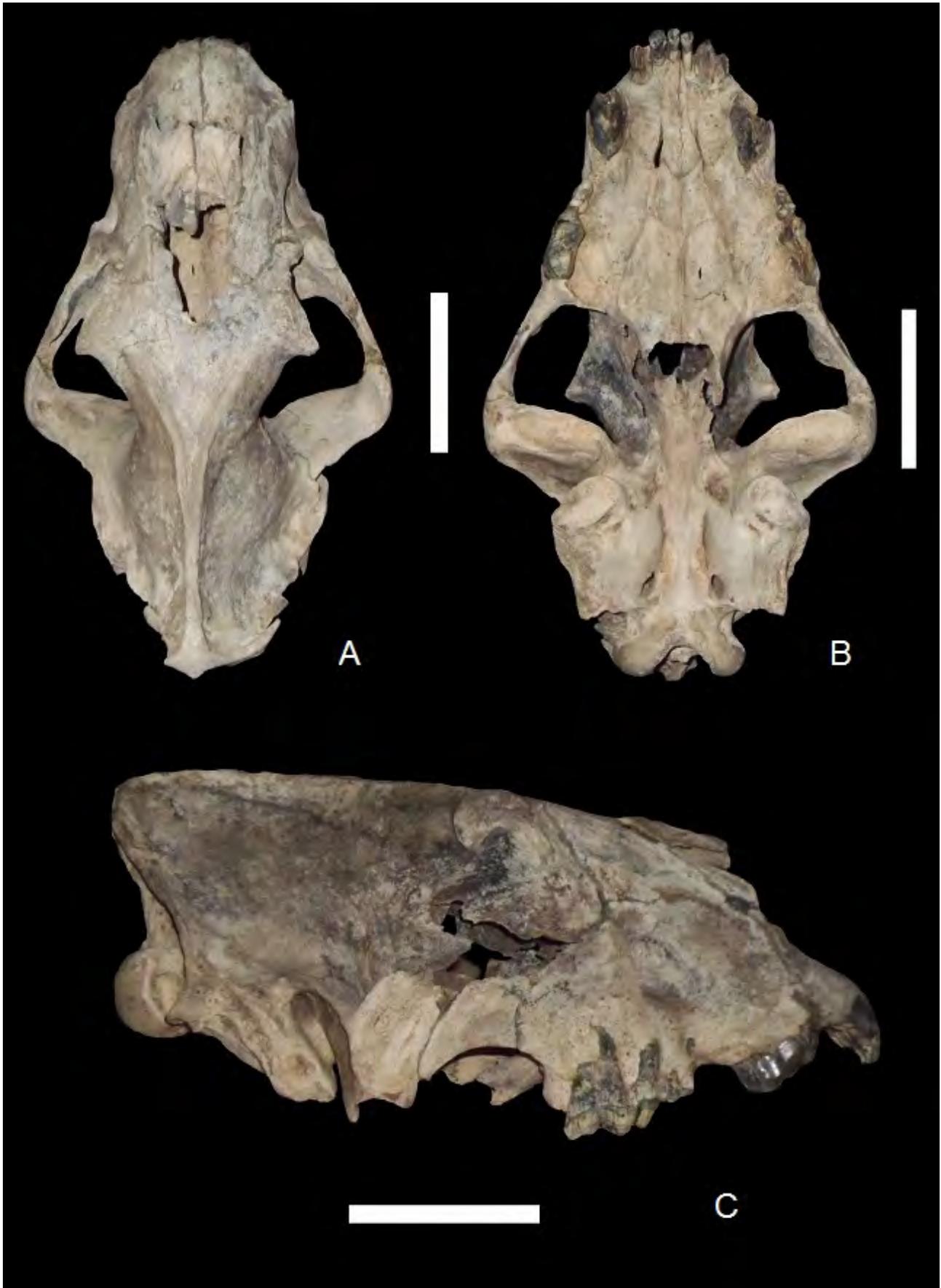


Figura 13: MNHN-P 957, cráneo asignado a *Smilodon populator*, en vista A) dorsal, B) ventral y C) lateral derecha. Escala 10 cm.



Figura 14: MNHN-P 27880, Mtt. III, falanges proximales y medias asignadas a *Smilodon cf. populator*, en vista A) lateral del Mtt. III; B) dorsal de falanges proximales y medias y C) ventral de falanges proximales y medias. Escala A) 5 cm; escalas B) y C) 10 cm. Números explicados en el texto.

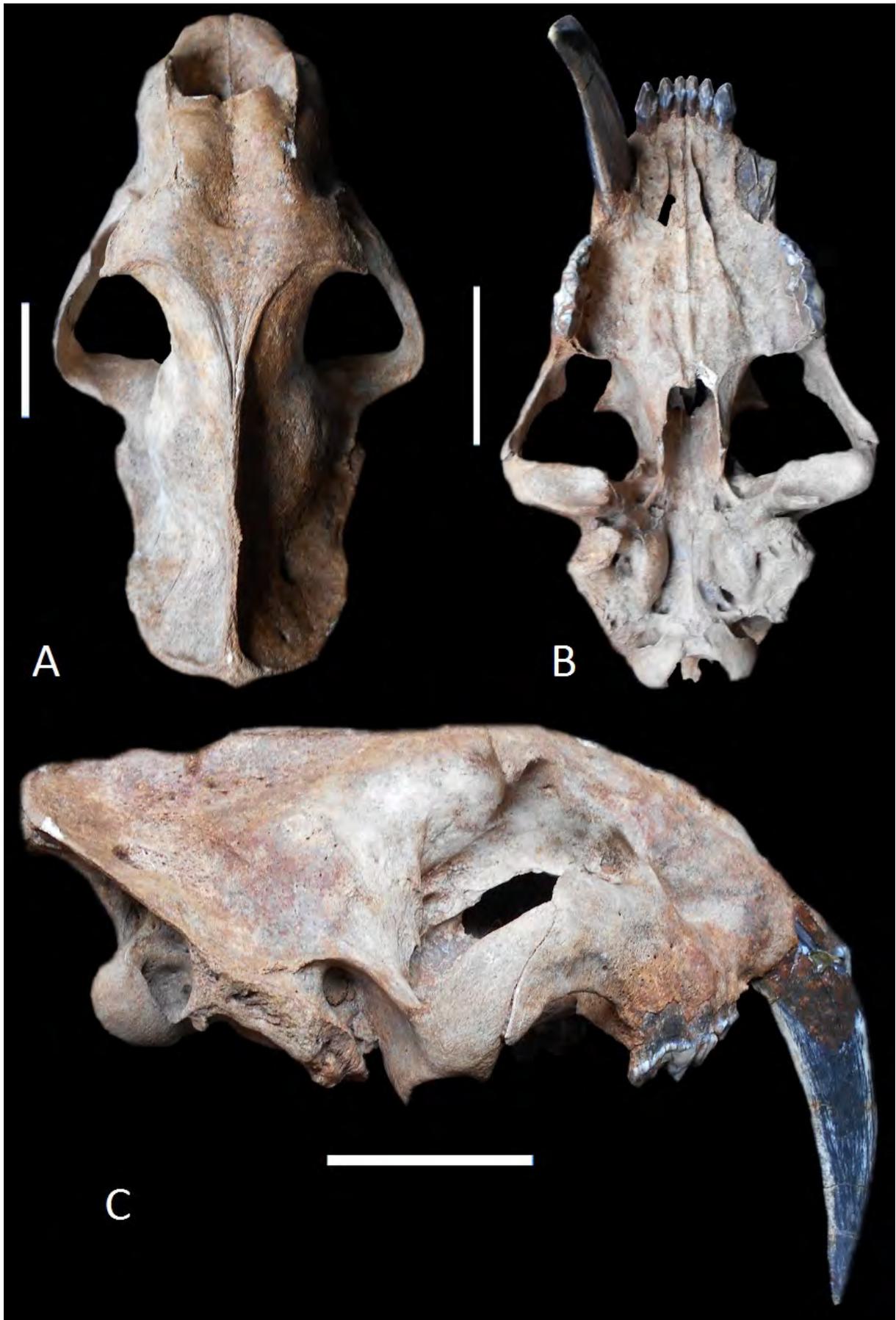


Figura 15: CBM 13, cráneo asignado a *Smilodon fatalis*, en vista A) dorsal, B) ventral y C) lateral derecha. Escala 10 cm.



Figura 16: FC-DPV 683, fragmentos craneanos y dentarios asignados a *Smilodon cf. fatalis*. A) premaxilar con incisivo III; B) maxilar; C) nasal; D) PM4 y E) m1. Escala 10 cm.



Figura 17: MLR 360, quinto metacarpiano derecho asignado a *Smilodon cf. fatalis*, en vista A) dorsal, B) lateral derecha y C) lateral izquierda. Escala 3 cm.



Figura 18: MNHN-P 1770, fémur izquierdo asignado a *Smilodon cf. fatalis*, en vista A) dorsal y B) ventral. Escala 10 cm.



Figura 19: FC-DPV 1884, elementos postcraneales asignados a cf. *Leopardus pardalis*, tibia en vista dorsal (A), ventral (B) y lateral derecha (C), calcáneo (D), Mtc I (E), metápodos (F y G), falange uno del dedo uno (H), falange proximal (I), falange media (J) y fragmento de cadera (K). Escala A, B, C y K- 10 cm; D, E, F, G, H, I, J- 3 cm.

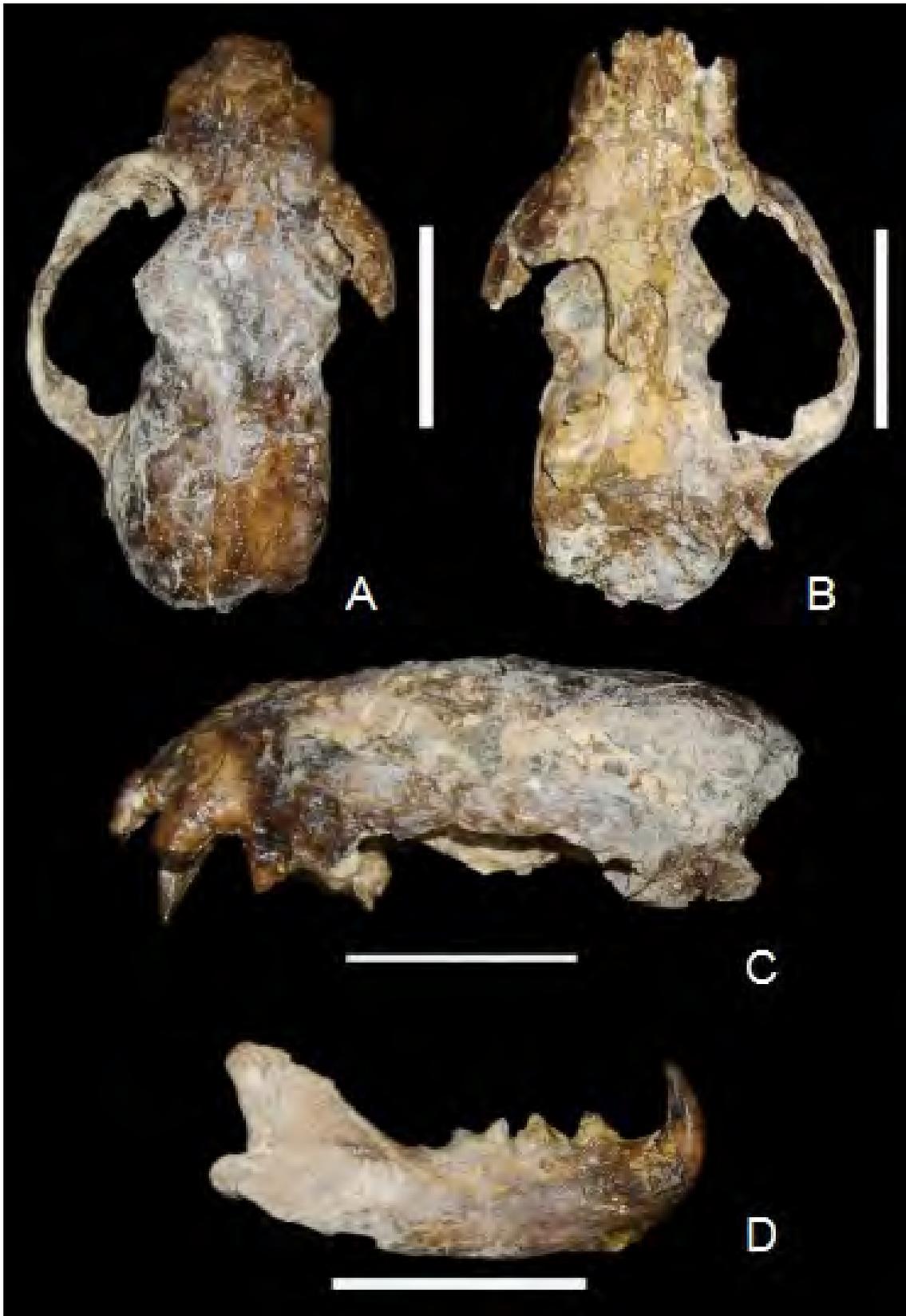


Figura 20: FC-DPV 2890, cráneo y mandíbula asignados a cf. *Leopardus pardalis*. Cráneo en vista A) dorsal, B) ventral y C) lateral izquierda; hemimandíbula derecha en vista externa (D). Escala 5 cm.

Materiales asignados a Canidae

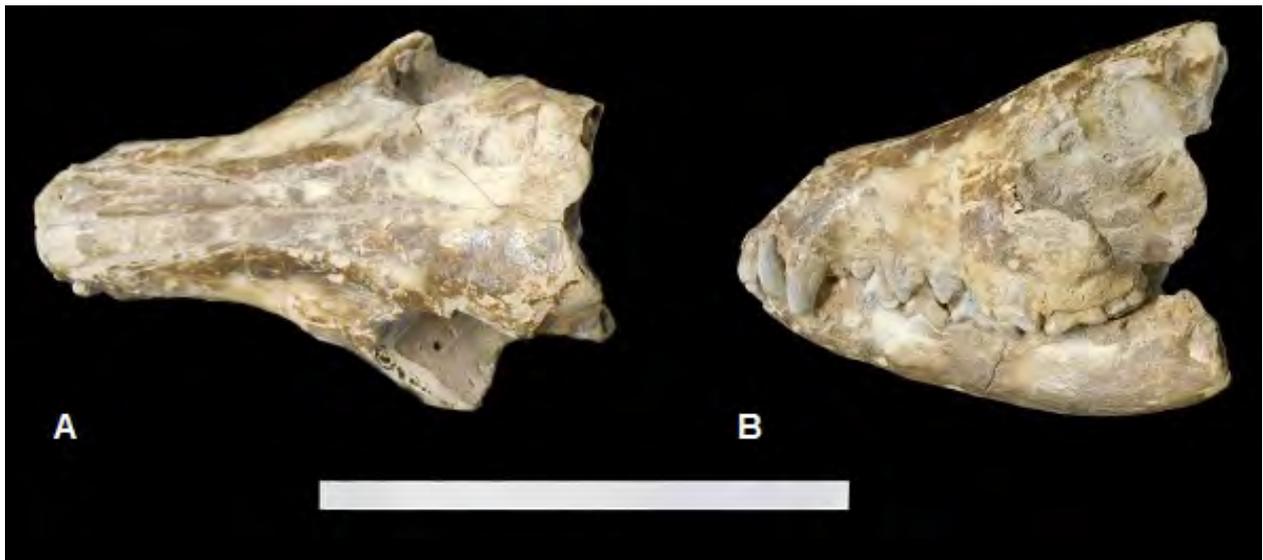


Figura 21: FC-DPV 1885, material parcialmente completo de cráneo y mandíbula articulados asignados a *Cerdocyon thous*, en vista A) dorsal y B) lateral izquierda. Escala 10 cm.



Figura 22: FC-DPV 679, m1 derecho asignado a cf. *Cerdocyon thous*, en vista A) externa, B) interna y C) oclusal. Escala 3 cm.

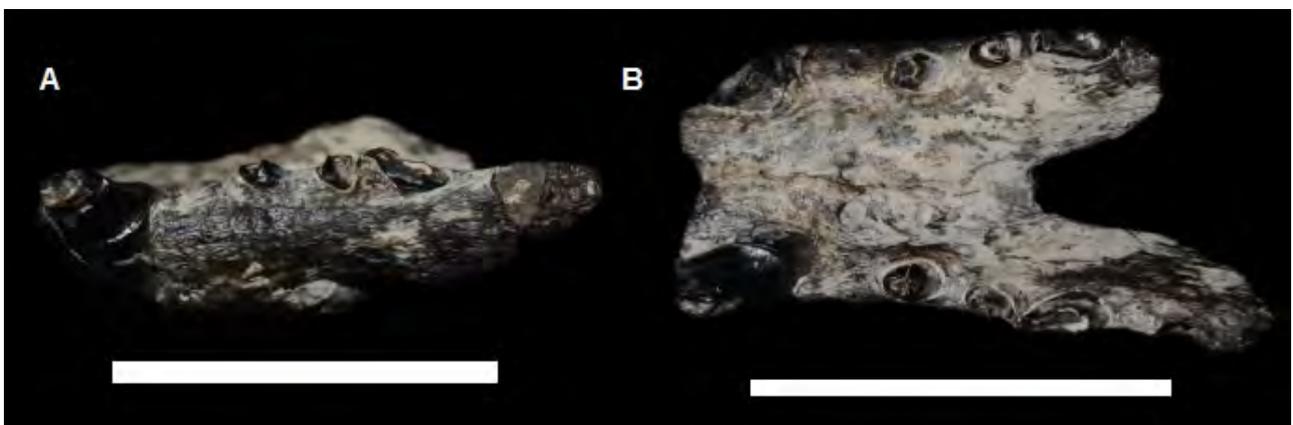


Figura 23: CCL SN, material parcialmente completo de sinfisis mandibular asignado a aff. *Lycalopex culpaeus*, en vista A) lateral izquierda y B) oclusal. Escala 3 cm.



Figura 24: FC-DPV 777, cráneo y mandíbula asignado a *Lycalopex gymnocercus*, en vista lateral derecha. Escala 10 cm.



Figura 25: FC-DPV 2855, cráneo y mandíbula asignado a *Lycalopex gymnocercus*, en vista lateral derecha. Escala 10 cm.



Figura 26: FC-DPV 2936, fragmento de rama mandibular derecha asignado a *Dusicyon avus*, en vista A) lateral derecha y B) oclusal. Escala 5 cm.

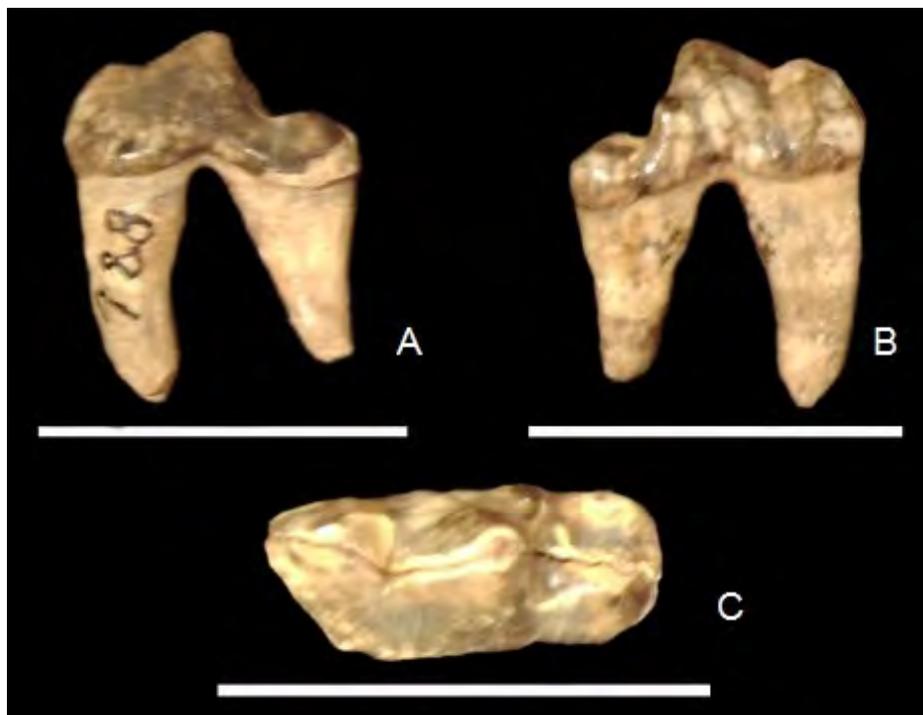


Figura 27: MLR 188, m1 izquierdo asignado a cf. *Canis* sp., en vista A) externa, B) interna y C) oclusal. Escala 3 cm.

Materiales asignados a Ursidae



Figura 28: MNHN-P 229, mandíbula asignada a *Arctotherium* sp., en vista A) lateral derecha y B) oclusal. Escala 10 cm.

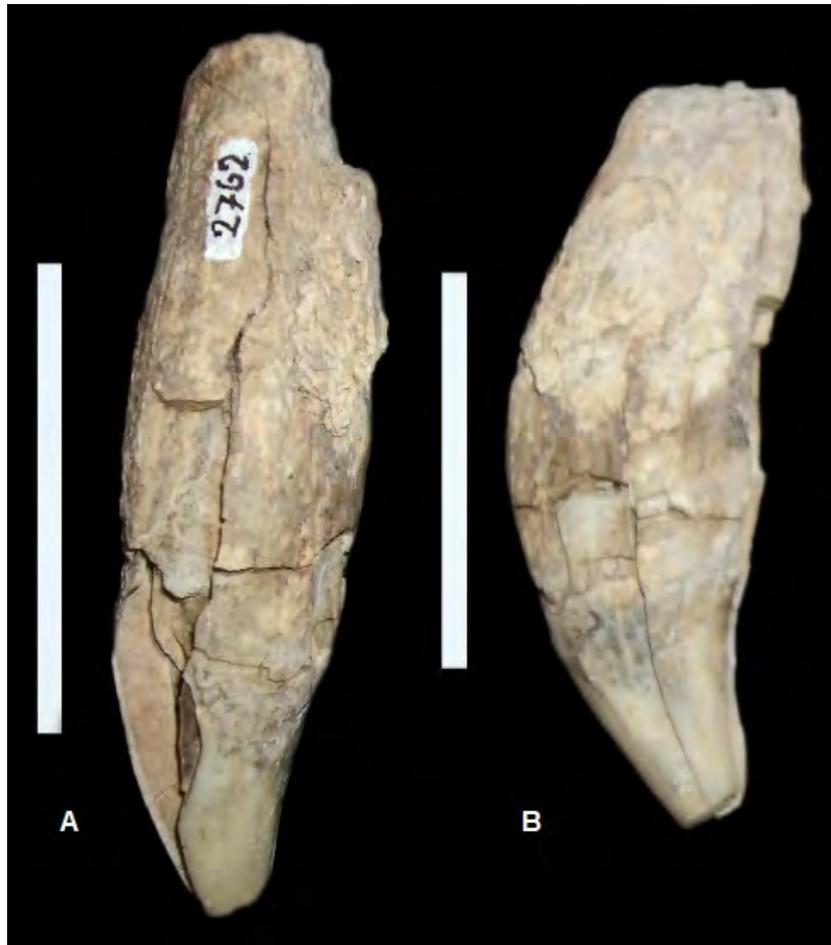


Figura 29: FC-DPV 2762, canino superior izquierdo asignado a *Arctotherium* sp., en vista A) frontal y B) lateral. Escala 5 cm.

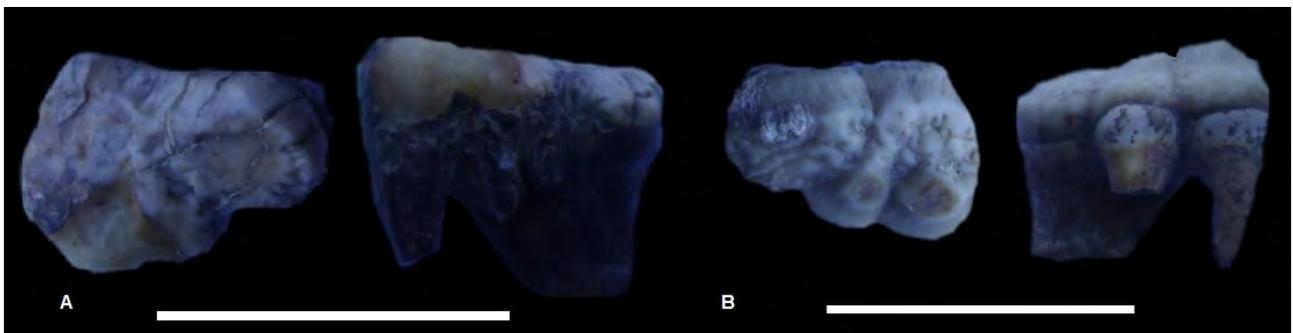


Figura 30: MBR 741, lote de dos M2 en vista oclusal y lateral: A) M2 derecho asignado a *Arctotherium* sp. (MBR 741-1); B) M2 izquierdo asignado a *Arctotherium* cf. *tarijense* (MBR 741-2). Escala 5 cm.

Materiales asignados a Mustelidae



Figura 31: MAB 1704, fragmento de hemimandíbula derecha asignado a *Lontra* sp., en vista A) lateral derecha y B) oclusal. Escala 3 cm. Foto original Felipe Montenegro.



Figura 32: FC-DPV 1220, húmero derecho asignado a *Lontra* cf. *longicaudis*, en vista A) frontal y B) lateral. Escala 5 cm.

Materiales asignados a Didelphidae

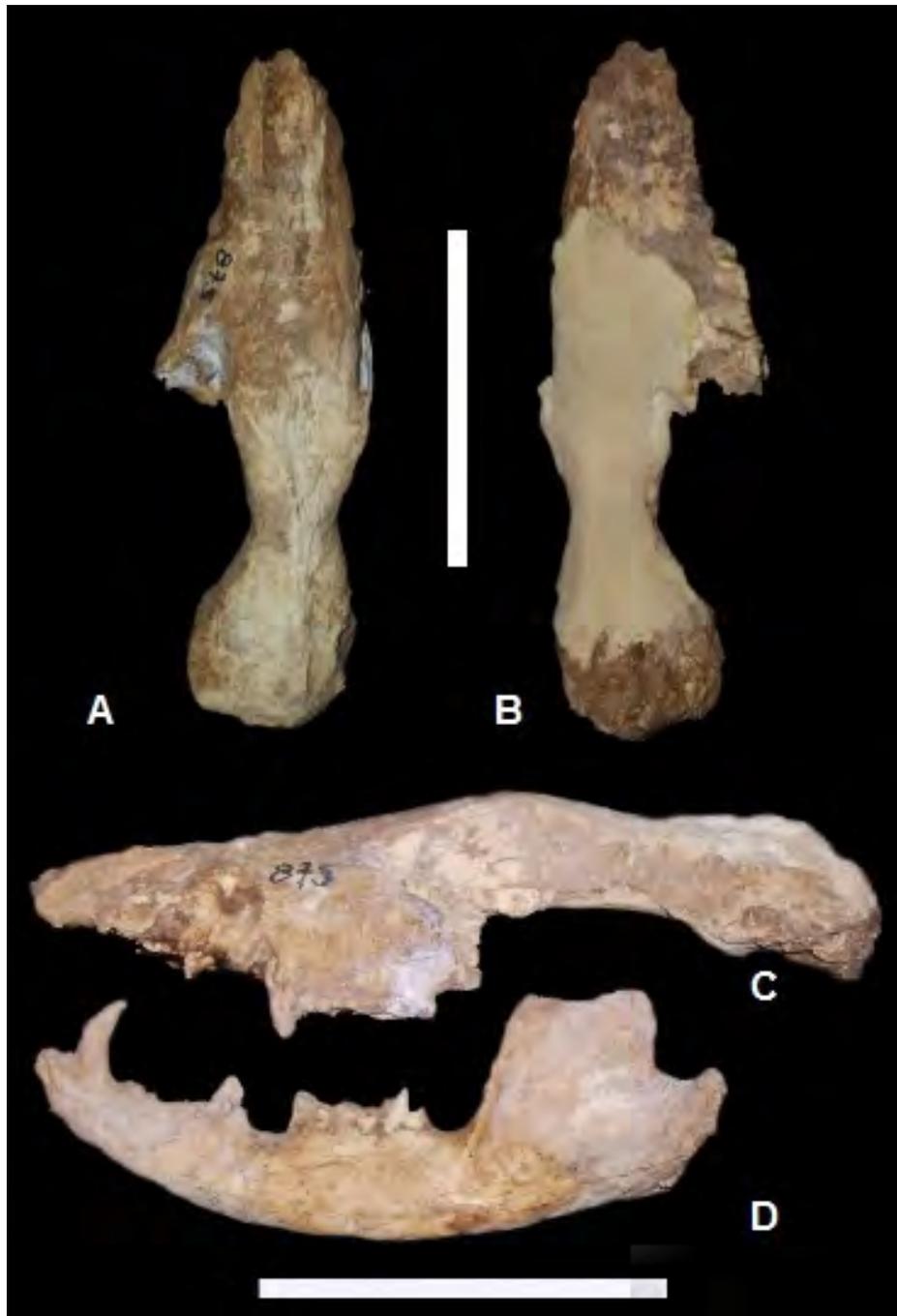


Figura 33: FC-DPV 875, cráneo y mandíbula asignado a *Didelphis* sp., cráneo en vista A) dorsal, B) ventral y C) lateral izquierda; mandíbula en vista D) lateral izquierda. Escala 5 cm.

Anexo 1B: Estado original de algunos materiales alojados en colecciones y/o museos



Figura 1: FC-DPV 875, cráneo y mandíbula asignado a *Didelphis* sp. Escala 5 cm.



Figura 2: FC-DPV 1884, elementos postcraneales asignados a cf. *Leopardus pardalis*. Escala 5 cm (A) y 10 cm (B y C).

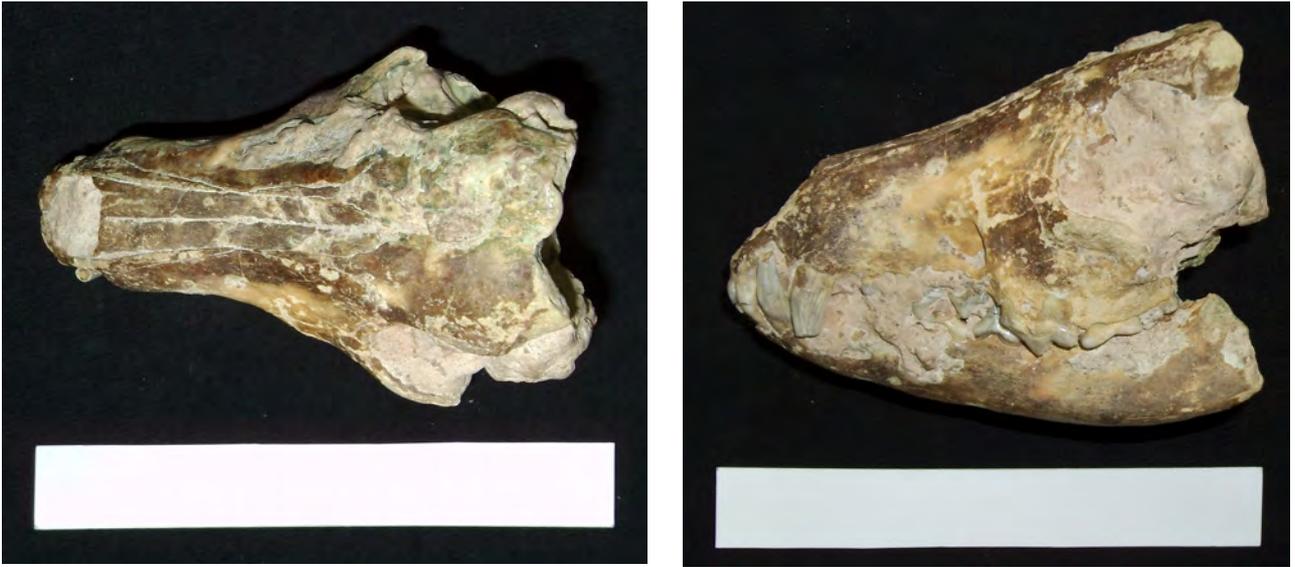


Figura 3: FC-DPV 1885, material parcialmente completo de cráneo y mandíbula articulados asignados a *Cerdocyon thous*. Escala 10 cm.



Figura 4: FC-DPV 2890, cráneo y mandíbula asignados a cf. *Leopardus pardalis*. Escala 3 cm. Fotos Daniel Perea.

Anexo 1C: Fotos de algunos de los afloramientos prospectados



Figura 1: Barrancas de la playa del Arroyo El Caño (depto. de Colonia). Se indican las unidades aflorantes.

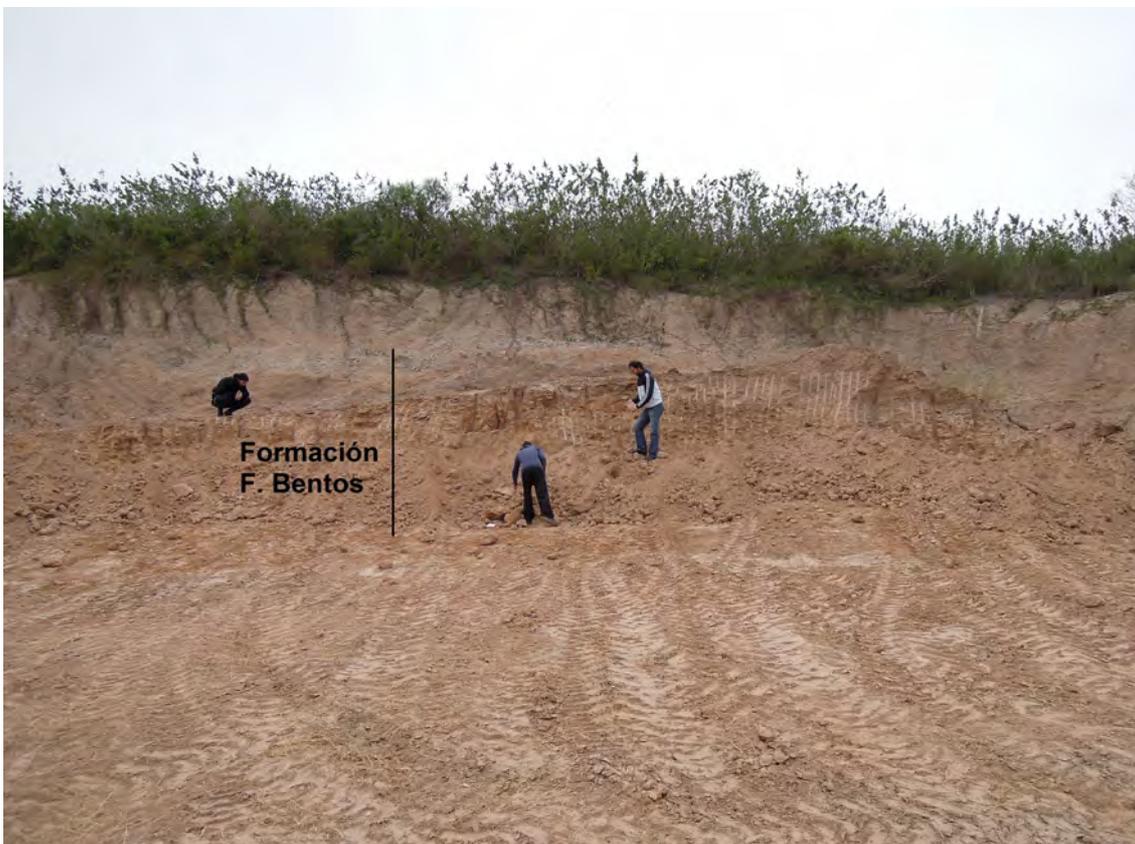


Figura 2: Barranca en cercanías de playa La Agraciada (depto. de Soriano). Se indica la unidad aflorante. Foto Andrea Corona.



Figura 3: Barrancas de Puerto Arazatí (depto. de San José). Se indican las unidades aflorantes.



Figura 4: Zona del Arroyo Malo (depto. de Tacuarembó). Se indica la unidad aflorante.

Anexo 1D: Otros materiales



Figura 1: MNHN-DP N° 720 *Proborhyaena* cf. *gigantea*, rama mandibular izquierda en vista externa. Escala 10 cm.

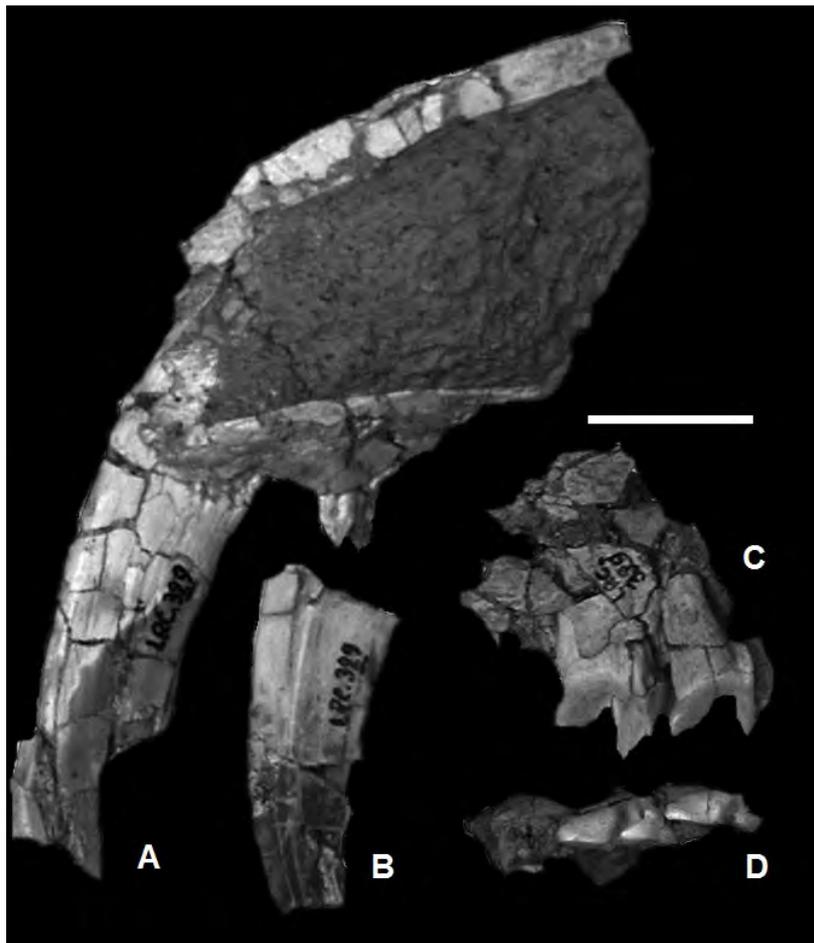


Figura 2: MNHNA 1636 (LRC 329) *Thylacosmilidae* gen. et sp. indet., A) porción de rostro con parte del canino derecho y PM 2-3, B) porción de canino izquierdo, C) y D) M2-3 derechos en vista lateral y oclusal respectivamente. Escala 2 cm. Modificado de Mones y Rinderknecht, 2004a.



Figura 3: MNHNA Coll. F. Oliveras 31561 cf. *Xenosmilus* sp., fragmento de rama mandibular izquierda, en vista A) externa, B) interna y C) oclusal. Escala 5 cm. Modificado de Mones y Rinderknecht, 2004b.

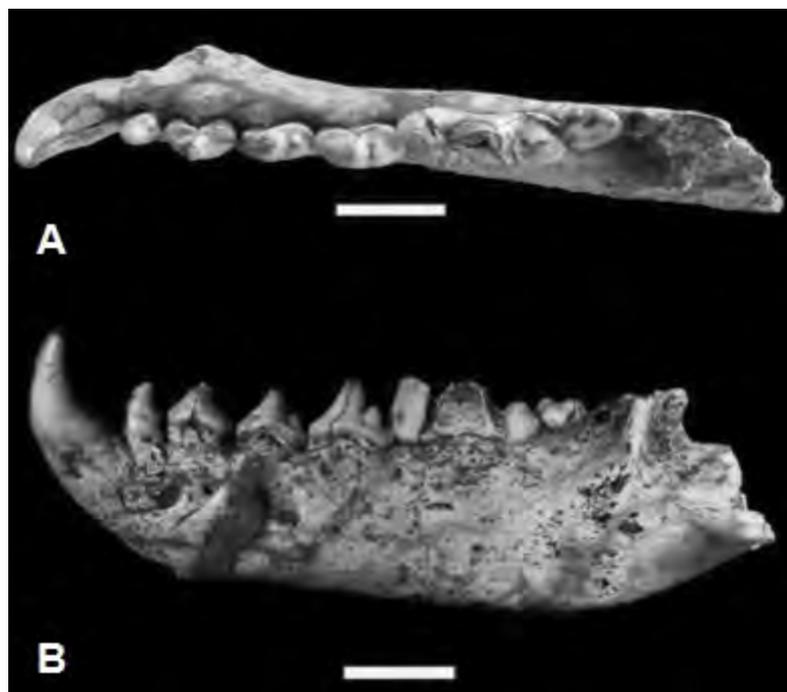


Figura 4: MACNU-95 *Protocyon troglodytes*, fragmento de rama mandibular izquierda en vista A) oclusal y B) externa. Escala 2 cm. Modificado de Prevosti *et al.*, 2009a.

ANEXO

2

Anexo 2A: Ecuaciones

A continuación se presentan todas las fórmulas utilizadas para calcular los parámetros paleoecológicos analizados en este trabajo.

Para cada una de ellas se detallan su abreviatura, las unidades involucradas (tanto de longitud como de masa), el grupo considerado en la construcción de cada ecuación, la medida de los elementos anatómicos utilizados al construir dichas ecuaciones y los autores de las mismas.

Según disponibilidad de información también se indicará el correspondiente porcentaje de error de predicción (% PE) y el porcentaje de error estándar de la estimación (% SEE).

Ecuaciones de estimación de masa corporal (en kg) para placentarios (carnívoros) según **Van Valkenburgh** (1990). Medidas en mm. Abreviadas como **VV**, 1 a 7 respectivamente.

- en base a la longitud condilo-basal (LCB)

Carnívoros (todos)

$$\mathbf{VV1: \log \text{ masa} = 3.13 * \log \text{ LCB} - 5.59; \% \text{SEE } 66}$$

Félidos

$$\mathbf{VV2: \log \text{ masa} = 3.11 * \log \text{ LCB} - 5.38}$$

- en base a la longitud orbito-occipital (LOO)

Carnívoros (todos)

$$\mathbf{VV3: \log \text{ masa} = 3.44 * \log \text{ LOO} - 5.74; \% \text{SEE } 61}$$

Félidos

$$\mathbf{VV4: \log \text{ masa} = 3.54 * \log \text{ LOO} - 5.86}$$

- en base al diámetro antero-posterior del m1 (m1AP)

Carnívoros (todos)

$$\mathbf{VV5: \log \text{ masa} = 2.97 * \log \text{ m1AP} - 2.27; \% \text{SEE } 138}$$

Félidos

$$\mathbf{VV6: \log \text{ masa} = 3.05 * \log \text{ m1AP} - 2.15}$$

Úrsidos

$$\mathbf{VV7: \log \text{ masa} = 0.49 * \log \text{ m1AP} + 1.26; \% \text{SEE } 78}$$

Ecuaciones de estimación de masa corporal (en kg) para placentarios (carnívoros) según **Thackeray y Kieser** (1992). Medidas en mm. Abreviadas como **TK**, 1 y 2 respectivamente.

- en base al diámetro antero-posterior del m1 (m1AP)

Félidos

$$\mathbf{TK1: \log \text{ masa} = 3.37 * \log \text{ m1AP} - 2.57}$$

Cánidos y Hiénidos

$$\mathbf{TK2: \log \text{ masa} = 3.42 * \log \text{ m1AP} - 3.33}$$

Ecuaciones de estimación de masa corporal (en kg) para placentarios (carnívoros) según **Anyonge** (1993). Medidas en mm. Abreviadas como **A**, 1 a 3 respectivamente.

- en base al largo del Fémur (LT)

Carnívoros (todos)

$$\mathbf{A1: \log \text{ masa} = 2.92 * \log \text{ LT} - 5.27; \% \text{SEE } 46}$$

Félidos

$$\mathbf{A2: \log \text{ masa} = 3.2 * \log \text{ LT} - 5.9}$$

- en base al largo del Húmero (LT)

Carnívoros (todos)

$$\mathbf{A3: \log \text{ masa} = 2.93 * \log \text{ LT} - 5.11; \% \text{SEE } 51}$$

Ecuaciones de estimación de masa corporal (en kg) para placentarios (carnívoros) según **Egi** (2001). Medidas en mm. Abreviadas como **E**, 1 a 13 respectivamente.

- en base al largo del Fémur (LT)

Total de la muestra

$$\mathbf{E1: \text{Ln masa} = -11.43 + \text{Ln LT} * 2.774; \% \text{SEE } 11.3}$$

Escansoriales

$$\mathbf{E2: \text{Ln masa} = -13.61 + \text{Ln LT} * 3.206; \% \text{SEE } 9.2}$$

Todos los terrestres

$$\mathbf{E3: \text{Ln masa} = -11.72 + \text{Ln LT} * 2.936; \% \text{SEE } 11.2}$$

Terrestres generalizados

$$\mathbf{E4: \text{Ln masa} = -10.25 + \text{Ln LT} * 2.546; \% \text{SEE } 9.6}$$

Cursoriales

$$\mathbf{E5: \text{Ln masa} = -14.22 + \text{Ln LT} * 3.280; \% \text{SEE } 9.2}$$

- en base al largo de la Tibia (LT)

Total de la muestra

E6: $\text{Ln masa} = -10.97 + \text{Ln LT} * 2.694$; %SEE 12.6

Escansoriales

E7: $\text{Ln masa} = -15.62 + \text{Ln LT} * 3.658$; %SEE 10.3

Todos los terrestres

E8: $\text{Ln masa} = -11.76 + \text{Ln LT} * 2.982$; %SEE 12.3

Terrestres generalizados

E9: $\text{Ln masa} = -9.09 + \text{Ln LT} * 2.280$; %SEE 10

Cursoriales

E10: $\text{Ln masa} = -16.02 + \text{Ln LT} * 3.616$; %SEE 9.8

- en base al largo del Húmero (LT)

Total de la muestra

E11: $\text{Ln masa} = -10.52 + \text{Ln LT} * 2.642$; %SEE 11.2

Todos los terrestres

E12: $\text{Ln masa} = -11.16 + \text{Ln LT} * 2.892$; %SEE 10.1

Terrestres generalizados

E13: $\text{Ln masa} = -9.88 + \text{Ln LT} * 2.526$; %SEE 8.5

Ecuaciones de estimación de masa corporal (en kg) para félidos según **Christiansen y Harris** (2005). Medidas en mm. Abreviadas como **CH**, 1 a 6 respectivamente.

- en base al largo del fémur (LT)

CH1: $\log \text{masa} = -4.794 + 2.712 * \log \text{LT}$; %SEE 21.49; %PE 15.04

- en base al diámetro dorso-ventral de la diáfisis (DDV-Di) del fémur

CH2: $\log \text{masa} = -1.892 + 2.783 * \log \text{DDV-Di}$; %SEE 20.05; %PE 14.02

- en base al diámetro medio-lateral de la diáfisis (DML-Di) del fémur

CH3: $\log \text{masa} = -1.874 + 2.719 * \log \text{DML-Di}$; %SEE 23.21; %PE 16.07

- en base al largo de la tibia (LT)

CH4: $\log \text{masa} = -5.621 + 3.104 * \log \text{LT}$; %SEE 34.15; %PE 20.15

- en base al diámetro dorso-ventral de la diáfisis (DDV-Di) de la tibia

CH5: $\log \text{masa} = -1.613 + 2.654 * \log \text{DDV-Di}$; %SEE 22.61; %PE 15.18

- en base al diámetro medio-lateral de la diáfisis (DML-Di) de la tibia

CH6: $\log \text{masa} = -1.558 + 2.551 * \log \text{DML-Di}$; %SEE 13.96; %PE 8.92

Ecuación de estimación de masa corporal (en kg) para félidos según **Hemmer et al.** (2011). Medidas en mm. Abreviada como **H**, 1.

- en base al diámetro medio-lateral de la diáfisis (DML-Di) del quinto metacarpiano

$$\mathbf{H1: \log \text{ masa} = 2.334 * \log \text{ DML-Di} - 0.435}$$

Ecuaciones de estimación de masa corporal (en kg) para cánidos y úrsidos según **Figueirido et al.** (2011). Medidas en mm. Abreviadas como **F**, 1 a 14 respectivamente.

- en base al ancho del proceso post-orbitario (APO)

$$\mathbf{F1: \log \text{ masa} = -4.371 + 3.311 * \log \text{ APO; \%SEE 41.85; \%PE 32.93}}$$

- en base al diámetro antero-posterior del canino superior (CAP)

$$\mathbf{F2: \log \text{ masa} = -1.060 + 2.361 * \log \text{ CAP; \%SEE 70.01; \%PE 32.16}}$$

- en base al diámetro medio-lateral del canino superior (CML)

$$\mathbf{F3: \log \text{ masa} = -0.464 + 2.224 * \log \text{ CML; \%SEE 79.32; \%PE 35.23}}$$

- en base al diámetro antero-posterior del M1 (M1AP)

$$\mathbf{F4: \log \text{ masa} = -3.056 + 4.084 * \log \text{ M1AP; \%SEE 69.61; \%PE 74.31}}$$

- en base al diámetro antero-posterior del M2 (M2AP)

$$\mathbf{F5: \log \text{ masa} = -0.866 + 2.127 * \log \text{ M2AP; \%SEE 61.83; \%PE 96.33}}$$

- en base a la altura mandibular al borde posterior del m1 (Hm1)

$$\mathbf{F6: \log \text{ masa} = -2.405 + 2.807 * \log \text{ Hm1; \%SEE 56.07; \%PE 31.25}}$$

- en base al ancho mandibular al borde posterior del m1 (Bm1)

$$\mathbf{F7: \log \text{ masa} = -1.655 + 3.124 * \log \text{ Bm1; \%SEE 71.20; \%PE 41.30}}$$

- en base a la distancia angular-cóndilo (Ang-Cónd)

$$\mathbf{F8: \log \text{ masa} = -3.706 + 3.702 * \log \text{ Ang-Cónd; \%SEE 66.72; \%PE 41.01}}$$

- en base a la distancia cóndilo-coronoides (Cónd-Cor)

$$\mathbf{F9: \log \text{ masa} = -3.603 + 3.209 * \log \text{ Cond-Cor; \%SEE 44.87; \%PE 29.01}}$$

- en base a la distancia cóndilo- Fosa Masetérica (C-FM)

$$\mathbf{F10: \log \text{ masa} = -4.360 + 3.453 * \log \text{ C-FM; \%SEE 74.14; \%PE 37.52}}$$

- en base al diámetro antero-posterior del canino inferior (cAP)

$$\mathbf{F11: \log \text{ masa} = -1.142 + 2.443 * \log \text{ cAP; \%SEE 79.06; \%PE 34.24}}$$

- en base al diámetro medio-lateral del canino inferior (cML)

$$\mathbf{F12: \log \text{ masa} = -0.558 + 2.298 * \log \text{ CML; \%SEE 85.30; \%PE 39.63}}$$

- en base al diámetro antero-posterior del m2 (m2AP)

$$\mathbf{F13: \log \text{ masa} = -1.765 + 3.013 * \log \text{ m2AP; \%SEE 61.13; \%PE 46.94}}$$

- en base al diámetro medio-lateral del m2 (m2ML)

$$\mathbf{F14: \log \text{ masa} = -1.331 + 3.177 * \log \text{ m2ML; \%SEE 72.42; \%PE 47.04}}$$

Ecuaciones de estimación de masa corporal (en kg) para cánidos (perros y lobos) según **Losey et al.** (2014). Medidas en mm. Abreviadas como **L**, 1 a 10 respectivamente.

- en base al largo viscerocraneal (LVC)

L1: $\log \text{masa} = -3.216 + 2.275 * \log \text{LVC}$; %SEE 23.72; %PE 16.39

- en base al largo facial (LF)

L2: $\log \text{masa} = -3.723 + 2.444 * \log \text{LF}$; %SEE 25.36; %PE 17.67

- en base a la altura mandibular al borde posterior del pm2 (Hpm2)

L3: $\log \text{masa} = -2.000 + 2.538 * \log \text{Hpm2}$; %SEE 27.39; %PE 17.84

- en base a la altura de la mandíbula al borde posterior del m1 (Hm1)

L4: $\log \text{masa} = -2.020 + 2.406 * \log \text{Hm1}$; %SEE 23.34; %PE 15.28

- en base a la distancia angular-coronoides (Ang-Cor)

L5: $\log \text{masa} = -2.738 + 2.301 * \log \text{Ang-Cor}$; %SEE 10.86; %PE 11.46

- en base a la longitud de la serie dentaria pm2-4 (LSD pm2-4)

L6: $\log \text{masa} = -2.726 + 2.590 * \log \text{LSDpm2-4}$; %SEE 20.37; %PE 34.76

- en base al diámetro antero-posterior del m1 (m1AP)

L7: $\log \text{masa} = -1.495 + 2.113 * \log \text{m1AP}$; %SEE 28.45; %PE 34.14

- en base a la longitud de la serie dentaria pm1-m3 (LSD pm1-m3)

L8: $\log \text{masa} = -3.782 + 2.695 * \log \text{LSDpm1-m3}$; %SEE 21.94; %PE 16.09

- en base a la longitud de la serie dentaria pm2-m3 (LSD pm2-m3)

L9: $\log \text{masa} = -3.206 + 2.444 * \log \text{LSDpm2-m3}$; %SEE 22.95; %PE 16.46

- en base a la longitud de la serie dentaria pm1-4 (LSD pm1-4)

L10: $\log \text{masa} = -2.707 + 2.487 * \log \text{LSDpm1-4}$; %SEE 22.30; %PE 15.90

Ecuaciones de estimación de masa corporal (en g) para una mezcla combinada de marsupiales (didélfidos y dasyúridos) en base al diámetro antero-posterior (AP) y transverso (ML) (en mm), y al área oclusal de la serie molar (AP*ML) según **Gordon** (2003). Abreviadas como **Gm**, 1 a 21 respectivamente.

- para los molares superiores

Gm1: $\text{Ln masa} = 1.796 + 3.3 * \text{Ln M1 AP}$

Gm2: $\text{Ln masa} = 1.223 + 3.62 * \text{Ln M1 ML}$

Gm3: $\text{Ln masa} = 1.496 + 1.74 * \text{Ln M1 AP*ML}$

Gm4: $\text{Ln masa} = 1.767 + 3.182 * \text{Ln M2 AP}$

Gm5: $\text{Ln masa} = 0.73 + 3.654 * \text{Ln M2 ML}$

Gm6: $\text{Ln masa} = 1.267 + 1.708 * \text{Ln M2 AP*ML}$

Gm7: $\text{Ln masa} = 1.954 + 3.059 * \text{Ln M3 AP}$

Gm8: $\text{Ln masa} = 0.684 + 3.606 * \text{Ln M3 ML}$

Gm9: $\text{Ln masa} = 1.356 + 1.66 * \text{Ln M3 AP} * \text{ML}$

- para los molares inferiores

Gm10: $\text{Ln masa} = 1.941 + 3.319 * \text{Ln m1 AP}$

Gm11: $\text{Ln masa} = 3.871 + 3.09 * \text{Ln m1 ML}$

Gm12: $\text{Ln masa} = 2.933 + 1.605 * \text{Ln m1 AP} * \text{ML}$

Gm13: $\text{Ln masa} = 1.519 + 3.374 * \text{Ln m2 AP}$

Gm14: $\text{Ln masa} = 3.277 + 3.295 * \text{Ln m2 ML}$

Gm15: $\text{Ln masa} = 2.403 + 1.67 * \text{Ln m2 AP} * \text{ML}$

Gm16: $\text{Ln masa} = 1.59 + 3.228 * \text{Ln m3 AP}$

Gm17: $\text{Ln masa} = 3.166 + 3.299 * \text{Ln m3 ML}$

Gm18: $\text{Ln masa} = 2.363 + 1.635 * \text{Ln m3 AP} * \text{ML}$

Gm19: $\text{Ln masa} = 1.874 + 3.078 * \text{Ln m4 AP}$

Gm20: $\text{Ln masa} = 3.533 + 3.145 * \text{Ln m4 ML}$

Gm21: $\text{Ln masa} = 2.681 + 1.564 * \text{Ln m4 AP} * \text{ML}$

Ecuaciones de estimación de masa corporal (en g.) para didélfidos en base al diámetro antero-posterior (AP) y transversal (ML) (en mm), y al área oclusal de la serie molar (AP*ML) según **Gordon** (2003). Abreviadas como **Gd**, 1 a 21 respectivamente.

- para los molares superiores

Gd1: $\text{Ln masa} = 1.83 + 3.284 * \text{Ln M1 AP}$

Gd2: $\text{Ln masa} = 1.373 + 3.572 * \text{Ln M1 ML}$

Gd3: $\text{Ln masa} = 1.571 + 1.733 * \text{Ln M1 AP} * \text{ML}$

Gd4: $\text{Ln masa} = 1.758 + 3.229 * \text{Ln M2 AP}$

Gd5: $\text{Ln masa} = 0.944 + 3.577 * \text{Ln M2 ML}$

Gd6: $\text{Ln masa} = 1.349 + 1.7087 * \text{Ln M2 AP} * \text{ML}$

Gd7: $\text{Ln masa} = 1.864 + 3.093 * \text{Ln M3 AP}$

Gd8: $\text{Ln masa} = 0.797 + 3.465 * \text{Ln M3 ML}$

Gd9: $\text{Ln masa} = 1.35 + 1.638 * \text{Ln M3 AP} * \text{ML}$

- para los molares inferiores

Gd10: $\text{Ln masa} = 2.131 + 3.095 * \text{Ln m1 AP}$

Gd11: $\text{Ln masa} = 3.732 + 3.144 * \text{Ln m1 ML}$

Gd12: $\text{Ln masa} = 2.924 + 1.56 * \text{Ln m1 AP} * \text{ML}$

Gd13: $\text{Ln masa} = 1.768 + 3.229 * \text{Ln m2 AP}$

Gd14: $\text{Ln masa} = 3.366 + 3.279 * \text{Ln m2 ML}$

Gd15: $\text{Ln masa} = 2.557 + 1.629 * \text{Ln m2 AP} * \text{ML}$

Gd16: $\text{Ln masa} = 1.785 + 3.089 * \text{Ln m3 AP}$

Gd17: $\text{Ln masa} = 3.405 + 3.156 * \text{Ln m3 ML}$

Gd18: $\text{Ln masa} = 2.581 + 1.564 * \text{Ln m3 AP} * \text{ML}$

Gd19: $\text{Ln masa} = 1.837 + 2.973 * \text{Ln m4 AP}$

Gd20: $\text{Ln masa} = 3.731 + 3.029 * \text{Ln m4 ML}$

Gd21: $\text{Ln masa} = 2.77 + 1.503 * \text{Ln m4 AP} * \text{ML}$

Ecuaciones de estimación de la masa (en kg) de la presa típica (PT) y de la presa máxima (PM) desarrolladas para cánidos y félidos actuales según **Prevosti y Vizcaíno** (2006). M es la masa en kg del carnívoro.

- ecuaciones de presa típica y presa máxima para cánidos

$\log \text{ masa PT} = 1.97 * \log M - 1.60$

$\log \text{ masa PM} = 1.88 * \log M - 0.4052$

- ecuaciones de presa típica y presa máxima para félidos

$\log \text{ masa PT} = 1.86 * \log M - 1.74$

$\log \text{ masa PM} = 1.29 * \log M + 0.075$

Ecuaciones de estimación de la masa (en kg) de la presa típica (PT) y de la presa máxima (PM) desarrolladas para cánidos y félidos actuales según **Prevosti y Martín** (2013). M es la masa en kg del carnívoro.

- ecuaciones de presa típica y presa máxima para cánidos

$\log \text{ masa PT} = 1.81 * \log M - 1.58$; %PE 200.15

$\log \text{ masa PM} = 1.40 * \log M + 0.12$; %PE 58.2

- ecuaciones de presa típica y presa máxima para félidos

$\log \text{ masa PT} = 1.54 * \log M - 0.92$; %PE 54.55

$\log \text{ masa PM} = 1.00 * \log M + 0.69$; %PE 35.02

Anexo 2B: Estimaciones de parámetros paleobiológicos

Cuando se presentan dos estimaciones para una misma fórmula implica que corresponden al lado izquierdo y derecho, según las condiciones de preservación del material, respectivamente. Los valores resaltados “en negrita” son aquellos obtenidos a partir de ecuaciones desarrolladas de manera exclusiva para el grupo en particular. Los promedios (ver Resultados y este anexo) se obtuvieron a partir de las estimaciones “en negrita” o, según disponibilidad de datos y en caso de que corresponda, a partir de ecuaciones generalizadas de carnívoros. Dichos promedios fueron utilizados posteriormente para estimar otros parámetros (tamaño de la presa típica y máxima, según corresponda). Abreviaturas de las ecuaciones en Anexo 2A.

Estimaciones de masa corporal (en kg)

FELIDAE

CBM 13: VV1, 130.3; **VV2, 188.7**; VV3, 110.4; **VV4, 140.9**

Promedio 164.8

CGF 104: VV5, 95.8; **VV6, 164.3**; **TK1, 179.3**

Promedio 171.8

FC-DPV 501: VV5, 59.47; **VV6, 100.76**; **TK1, 104.48**

Promedio 102.6

FC-DPV 1596: E6, 44.97; E7, 85.06; E8, 99.05; E9, 30.43; E10, 45.29; **CH4, 59.3**; **CH5, 109.9**;
CH6, 80.6

Promedio 83.3

FC-DPV 1884: E6, 16.83; E7, 22.40; E8, 33.37; E9, 13.24; E10, 12.11; **CH4, 19.1**; **CH5, 20.5**;
CH6, 16.9

Promedio 18.8

FC-DPV 1890: VV5, 71.32; **VV6, 121.41**; **TK1, 128.38**

Promedio 124.9

FC-DPV 2890: VV5, 7.61; **VV6, 12.23**; **TK1, 10.16**

Promedio 11.2

MCP 1908: VV5, 76.2; **VV6, 129.9**; **TK1, 138.4**

Promedio 134.2

MGT 1150: VV5, 26.4; **VV6, 43.8**; **TK1, 41.6**

Promedio 42.7

MLR 360: H1, 237.4

MNHN-P 957: VV1, 302.79; VV2, 436.1; VV3, 288.62; VV4, 379.1

Promedio 407.6

MNHN-P 1770: A1, 180.42; A2, 222.83; E1, 153.45; E2, 225.26; E3, 300.32; E4, 129.06; E5, 189.99; CH1, 157.1; CH2, 165.5; CH3, 179.8

Promedio 181.3

CANIDAE

CCL SN: F11, 15.5; F12, 11.2

Promedio 13.4

FC-DPV 679: VV5, 15.14; TK2, 4.39; L7, 9.1

Promedio 6.7

FC-DPV 777: VV5, 18.21; TK2, 5.44; L3, 5.48; L4, 6.79; L5, 6.04; L6, 8.69; L7, 10.39; L8, 8.76; L9, 9.95; L10, 9.87; F2, 5.1; F3, 6.8; F4, 8.8; F5, 5.9; F6, 6.5; F7, 13.1; F8, 7.1; F9, 7.6; F10, 3.8; F13, 8.4; F14, 4.8

Promedio 7.5

FC-DPV 1885: VV5, 14.74; TK2, 4.26; L1, 9.28; L2, 9.27; L3, 4.40; L4, 7.54; L7, 8.49; F1, 5.0; F2, 8.2; F4, 11.2; F6, 9.4; F7, 11.9; F11, 4.6

Promedio 7.8

FC-DPV 2855: VV5, 17.72; TK2, 5.27; L3, 5.06; L4, 5.74; L6, 10.18; L7, 10.19; L8, 10.40; L9, 11; L10, 11.82; F1, 10.8; F9, 10.1; F10, 4.9; F11, 7.43; F12, 6.9; F14, 7.1; F19, 9.8

Promedio 8.4

FC-DPV 2936: VV5, 43.1; TK2, 14.6; L4, 14.1; L7, 19.2; F6, 19.5; F7, 21.2; F13, 12.8; F14, 13.9

Promedio 16.5

MLR 188: VV5, 67.5; TK2, 24.6; L7, 26.4

Promedio 25.5

URSIDAE

MNHN-P 229: VV5, 201.7/218.6; VV7, 103.5/104.8; F13, 499.5/584.9; F14, 1004/1082

Promedio 563.1

FC-DPV 2762: F2, 174; F3, 366.8

Promedio 270.4

MBR 741-1: F5, 578.6

MBR 741-2: F5, 382.2

MUSTELIDAE

FC-DPV 1220: A3, 2.55; E11, 2.54; E12, 3.96; E13, 2.92
Promedio 2.99

MAB 1704: VV5, 21.4

DIDELPHIDAE

FC-DPV 875: Gd1, 1.3; Gd2, 0.885; Gd3, 1.1; Gd4, 0.725; Gd5, 0.879; Gd6, 0.800; Gd7, 1.570; Gd10, 1.250; Gd11, 2.125; Gd12, 1.626; Gd13, 0.960/0.867; Gd14, 1.313/1.865; Gd15, 1.123/1.095; Gd16, 1.320; Gd17, 1.528; Gd18, 1.426; Gd19, 1.438/1.180; Gd20, 1.455/1.335; Gd21, 1.450/1.258
Promedio 1.27

OTROS MATERIALES

MNHN-DP N° 720: Gm10, 116; Gm11, 80; Gm12, 98; Gm13, 132; Gm14, 121; Gm15, 128; Gm16, 160; Gm17, 150; Gm18, 157; Gm19, 202; Gm20, 171; Gm21, 193
Promedio 142.3

MNHNA 1636 (LRC 329): Gm1, 9; Gm2, 1.5; Gm3, 4; Gm4, 13; Gm5, 1.2; Gm6, 4.3; Gm7, 13.4; Gm8, 1.2; Gm9, 4.4
Promedio 5.8

MNHNA Col. F. Oliveras 31561: VV5, 198.3; VV6, 347; TK1, 409.7
Promedio 378.4

MACNU-95: VV5, 81.5; TK2, 30.5; L4, 33.5; L7, 30.2; F6, 53.7; F7, 51.9; F11, 29.8; F12, 33.5; F13, 11.9; F14, 20.1
Promedio 32.8

Estimaciones de masa corporal (en kg) de la presa típica (PT) y de la presa máxima (PM) para cánidos y félidos calculadas con ecuaciones según A) Prevosti y Vizcaino (2006) y B) Prevosti y Martín (2013).

FELIDAE

CBM 13

A) PT, 241.8; PM, 860.7
B) PT, 311.9; PM, 807.2

CGF 104

A) PT, 261.3; PM, 908.2
B) PT, 332.6; PM, 841.4

FC-DPV 501

A) PT, 100.2; PM, 467.1

B) PT, 150.4; PM, 502.5

FC-DPV 1596

A) PT, 67.9; PM, 356.9

B) PT, 109.1; PM, 407.9

FC-DPV 1884

A) PT, 4.27; PM, 52.3

B) PT, 11.02; PM, 92.1

FC-DPV 1890

A) PT, 144.4; PM, 601.9

B) PT, 203.6; PM, 611.7

FC-DPV 2890

A) PT, 1.63; PM, 26.8

B) PT, 4.9; PM, 54.9

MCP 1908

A) PT, 165.1; PM, 660.4

B) PT, 227.4; PM, 657.3

MGT 1150

A) PT, 19.6; PM, 150.7

B) PT, 38.9; PM, 209.1

MLR 360

A) PT, 476.9; PM, 1378.4

B) PT, 547.3; PM, 1162.7

MNHN-P 957

A) PT, 1303.3; PM, 2768.2

B) PT, 1258.2; PM, 1996.3

MNHN-P 1770

A) PT, 288.8; PM, 973.5

B) PT, 361.4; PM, 887.9

CANIDAE

CCL SN

A) PT, 4.2; PM, 51.7

B) PT, 2.9; PM, 49.9

FC-DPV 679

A) PT, 1.07; PM, 14.1

B) PT, 0.82; PM, 18.9

FC-DPV 777

A) PT, 1.3; PM, 17.4

B) PT, 1.0; PM, 22.1

FC-DPV 1885

A) PT, 1.44; PM, 18.7

B) PT, 1.08; PM, 23.4

FC-DPV 2855

A) PT, 1.7; PM, 21.5

B) PT, 1.24; PM, 25.9

FC-DPV 2936

A) PT, 6.3; PM, 76.5

B) PT, 4.2; PM, 66.8

MLR 188

A) PT, 14.8; PM, 173.4

B) PT, 9.24; PM, 122.8

OTROS MATERIALES**MNHNA Col. F. Oliveras 31561**

A) PT, 1134.9; PM, 2515.1

B) PT, 1122.1; PM, 1853.3

MACNU-95

A) PT, 24.3; PM, 278.4

B) PT, 14.6; PM, 174.7

ANEXO

3

Anexo 3A: Resultados del ACP y Cluster jerárquico

MGT 1150

Medidas craneales tenidas en cuenta: CAP; CML; PM4AP; PM4ML. Los datos de los ejemplares *Puma concolor* y *Panthera onca* provienen de la bibliografía (Merriam y Stock, 1932).

PC	Eigenvalue	% variance
1	12,4744	93,114
2	0,611718	4,5661
3	0,179698	1,3413
4	0,131122	0,97875

Tabla 1: Valores de la varianza para cada componente principal, en base a medidas craneales, para el material MGT 1150.

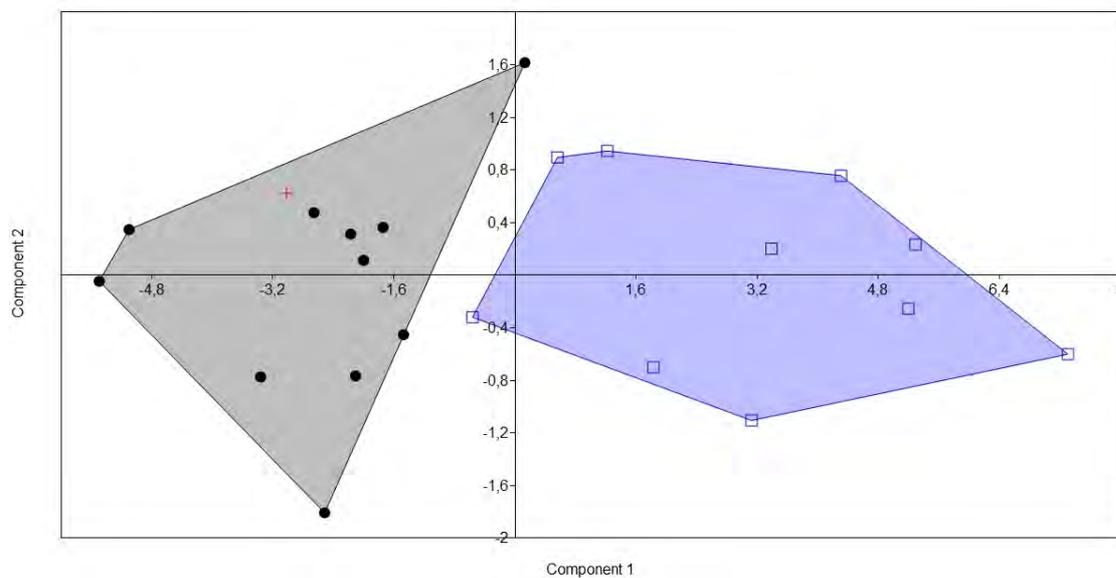


Figura 1: Gráfico de los primeros dos componentes principales; negro: *Puma concolor*; azul: *Panthera onca*; cruz roja: MGT 1150.

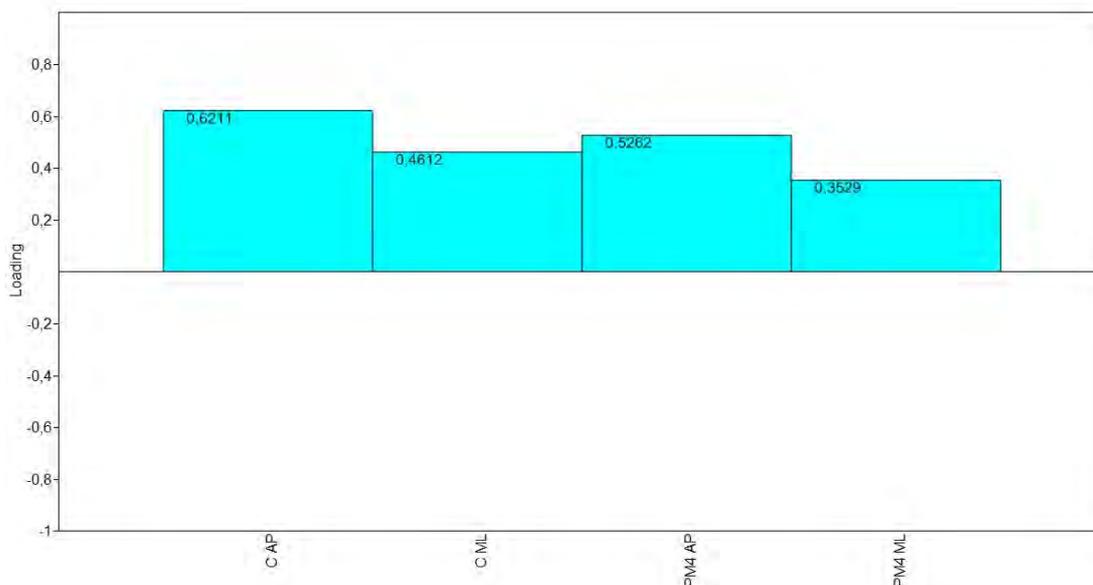


Figura 2: Gráfico de coeficientes de carga del componente principal 1, para todas las variables.

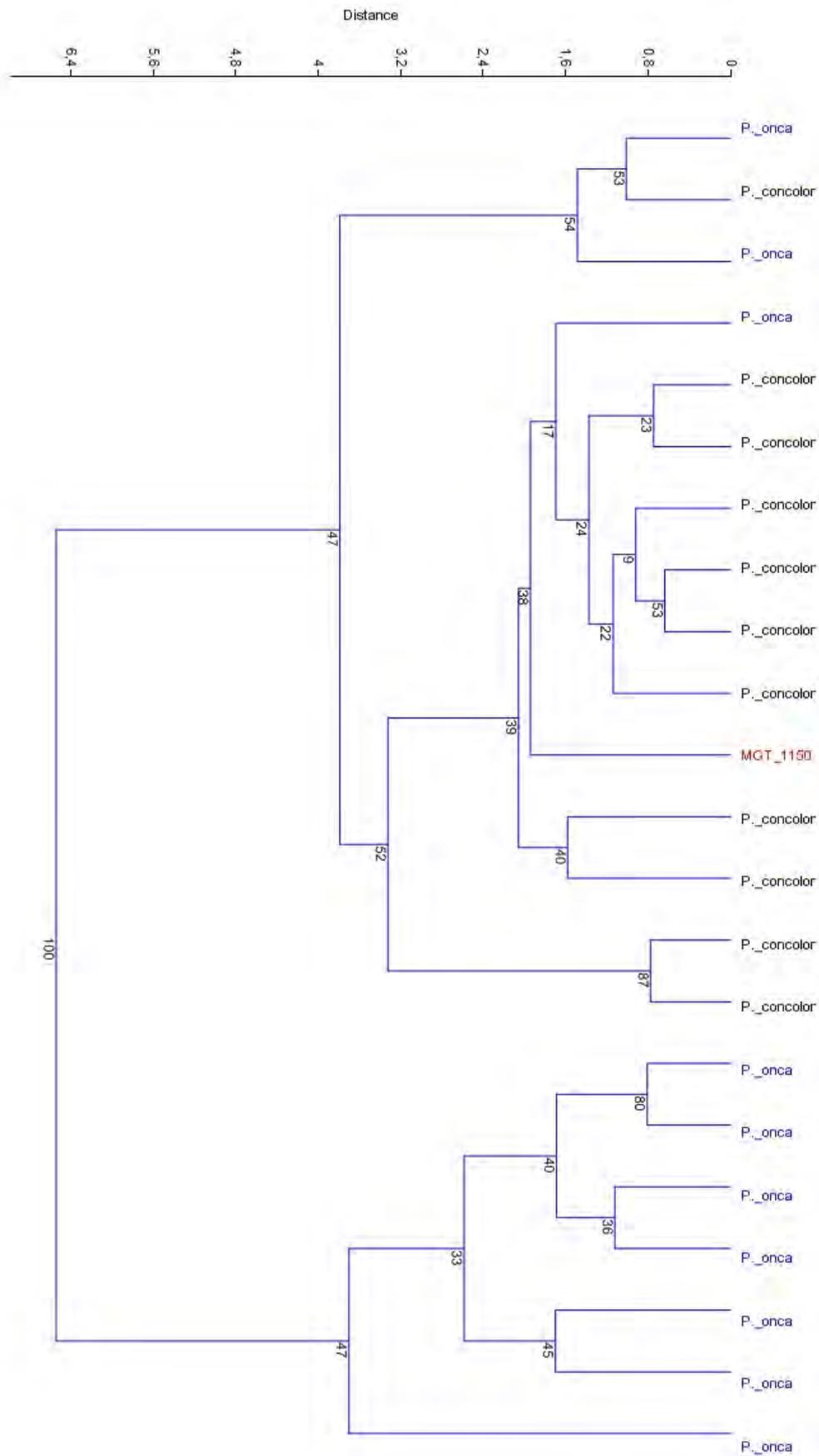


Figura 3: Dendrograma de análisis de Cluster Jerárquico: algoritmo utilizado de grupos pareados (“paired group”), medida de similitud euclidiana (Euclidean). Los valores indican los porcentajes obtenidos luego de efectuar 1000 pseudorréplicas.

Medidas mandibulares tenidas en cuenta: LT, Di, cAP; cML; m1AP; m1ML. Los datos de los ejemplares *Puma concolor* y *Panthera onca* provienen de la bibliografía (Merriam y Stock, 1932).

PC	Eigenvalue	% variance
1	367,492	98,212
2	4,2254	1,1292
3	1,98098	0,52941
4	0,331402	0,088567
5	0,102528	0,0274
6	0,0517404	0,013828

Tabla 2: Valores de la varianza para cada componente principal, en base a medidas mandibulares, para el material MGT 1150.

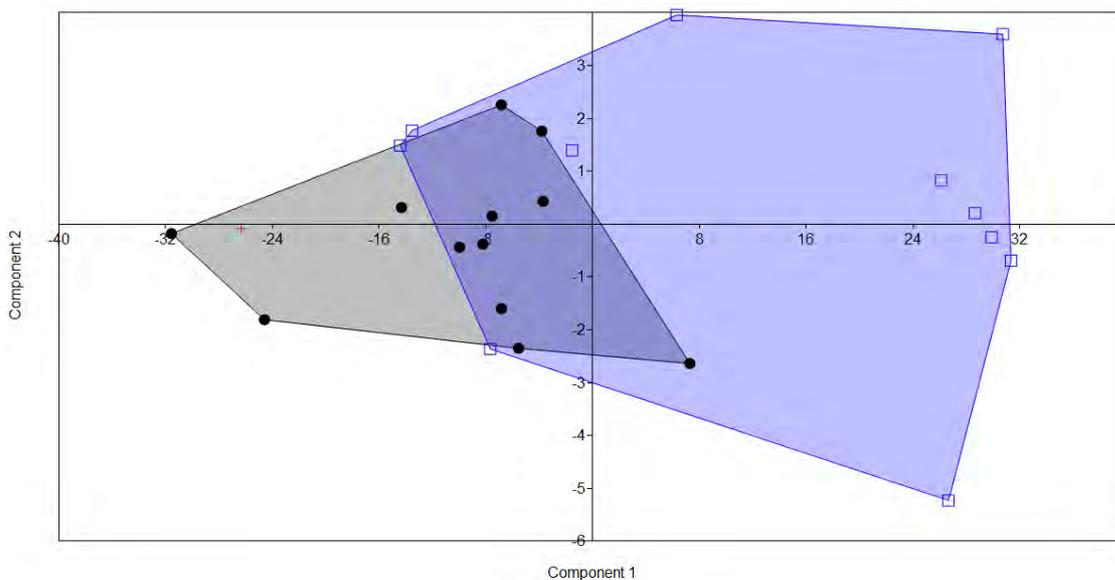


Figura 4: Gráfico de los primeros dos componentes principales; negro: *Puma concolor*; azul: *Panthera onca*; cruz roja: MGT 1150.

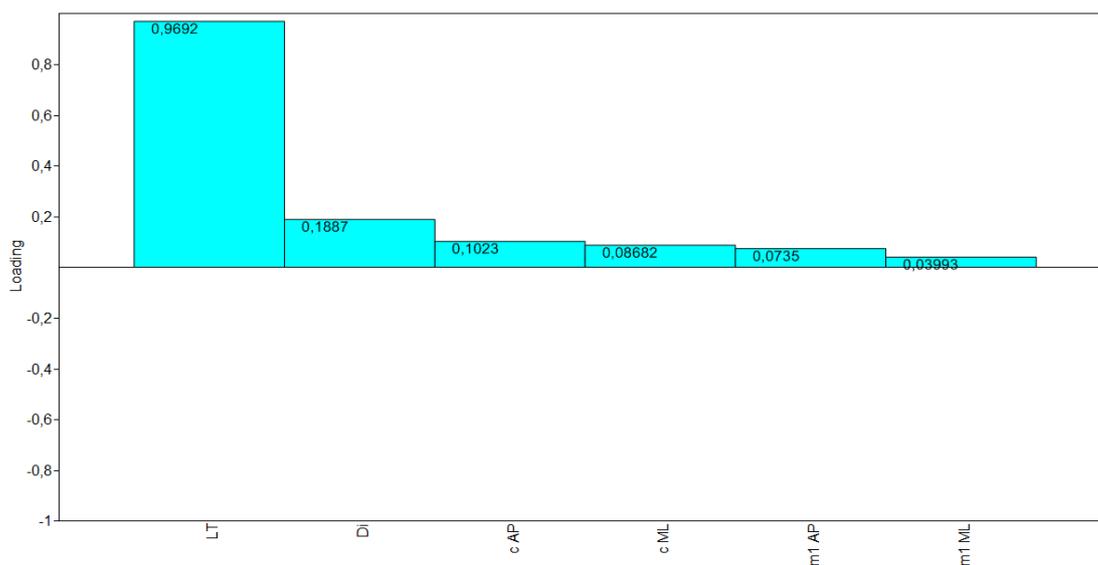


Figura 5: Gráfico de coeficientes de carga del componente principal 1, para todas las variables.

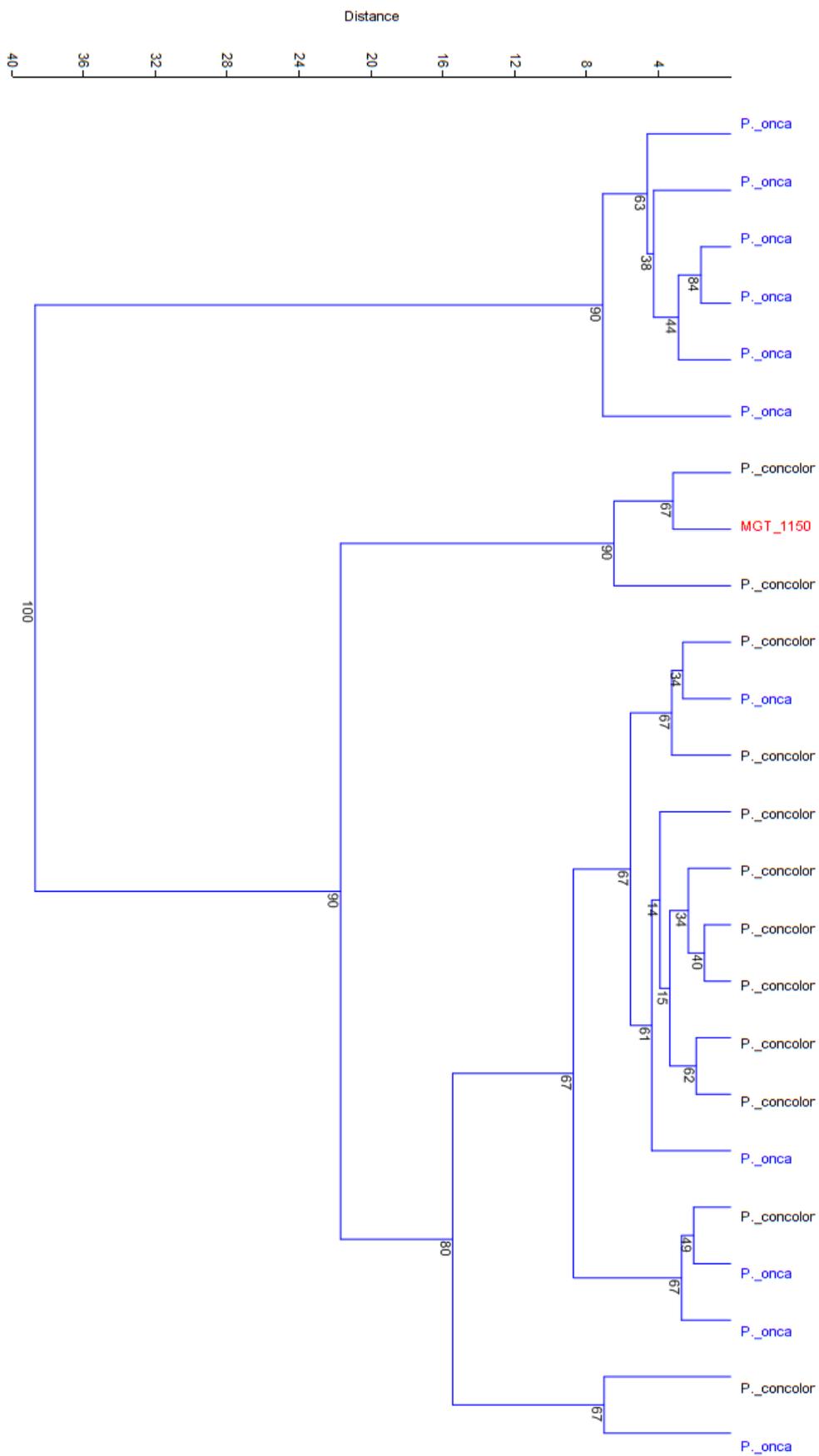


Figura 6: Dendrograma de análisis de Cluster Jerárquico: algoritmo utilizado de grupos pareados (“paired group”), medida de similitud euclídeana (Euclidean). Los valores indican los porcentajes obtenidos luego de efectuar 1000 pseudorréplicas.

CGF 104

Medidas tenidas en cuenta: LT, LSD c-m1, Hm1; Bm1; Ang-Cónd; Ang-Cor; cAP; cML; pm4AP; pm4ML; m1AP; m1ML. Los datos de los ejemplares de *Panthera onca*, *Puma concolor* y *Panthera atrox* provienen de la bibliografía (Merriam y Stock, 1932).

PC	Eigenvalue	% variance	PC	Eigenvalue	% variance
1	4825,08	99,106	7	0,980156	0,020132
2	21,2499	0,43647	8	0,642285	0,013192
3	12,4358	0,25543	9	0,317938	0,0065303
4	4,02726	0,082719	10	0,200931	0,0041271
5	1,90697	0,039169	11	0,155907	0,0032023
6	1,55755	0,031992	12	0,068498	0,0014069

Tabla 3: Valores de la varianza para cada componente principal para el material CGF 104.

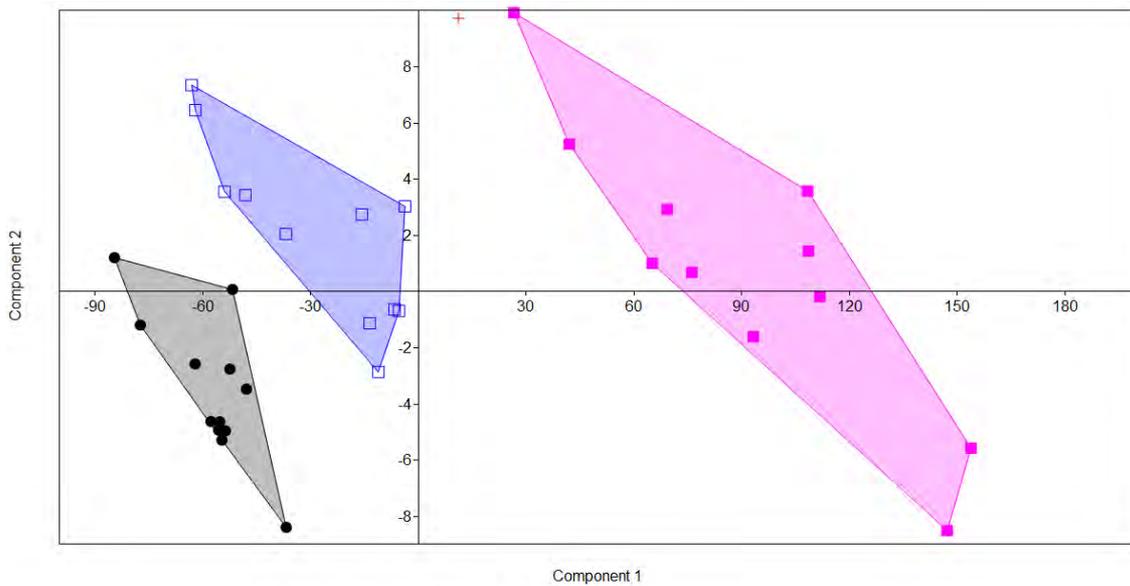


Figura 7: Gráfico de los primeros dos componentes principales; negro: *Puma concolor*; azul: *Panthera onca*; rosado: *Panthera atrox*; cruz roja: CGF 104.

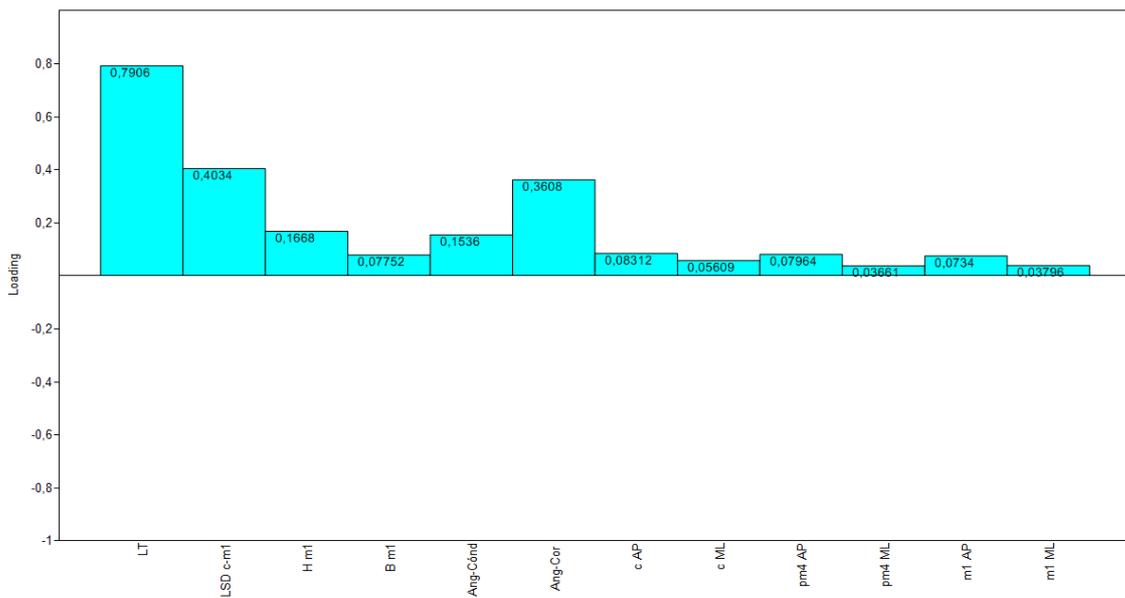


Figura 8: Gráfico de coeficientes de carga del componente principal 1, para todas las variables.

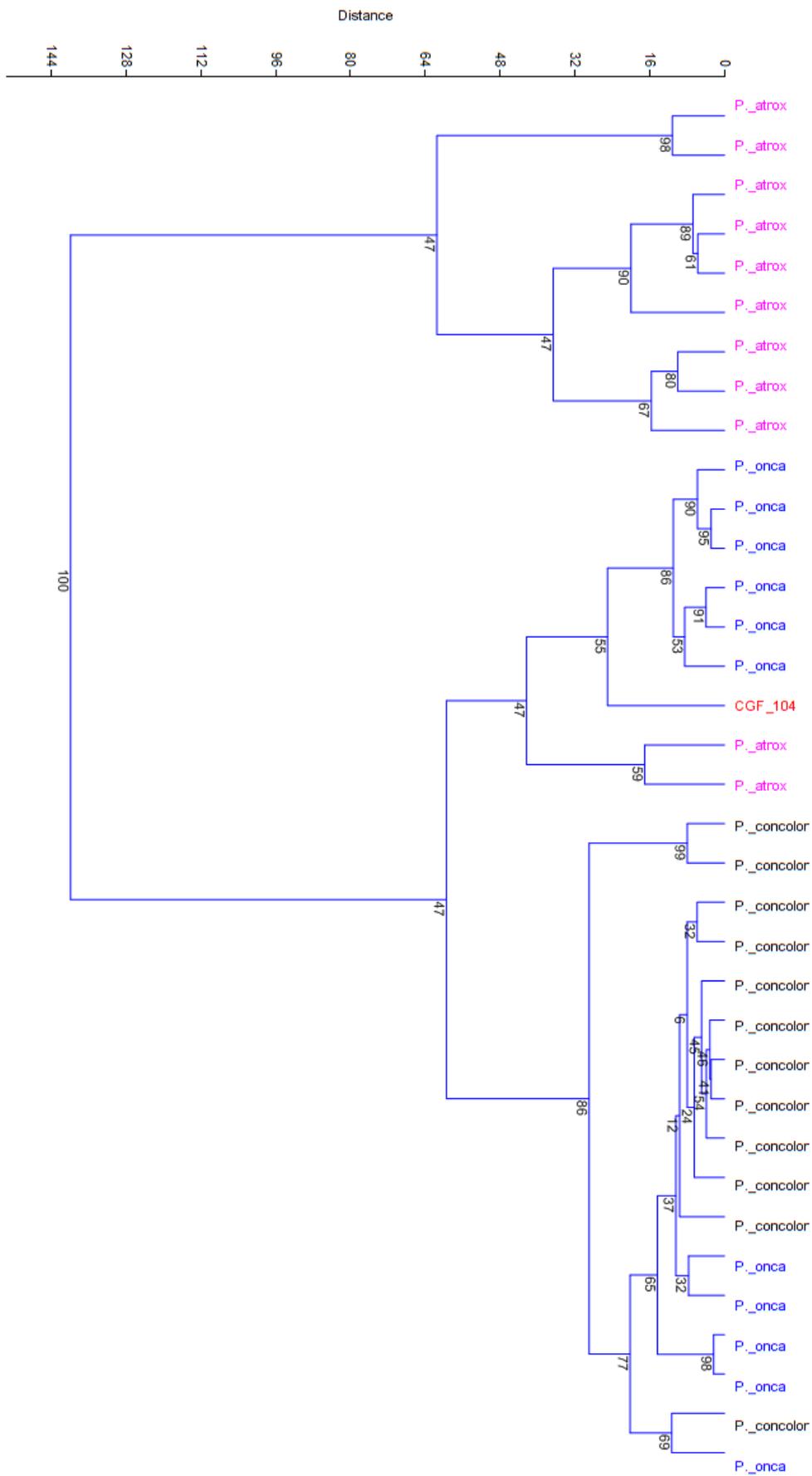


Figura 9: Dendrograma de análisis de Cluster Jerárquico: algoritmo utilizado de grupos pareados (“paired group”), medida de similitud euclidea (Euclidean). Los valores indican los porcentajes obtenidos luego de efectuar 1000 pseudorréplicas.

FC-DPV 501

Medidas tenidas en cuenta: m1AP; m1ML. Los datos de los ejemplares de *Panthera onca* y *Puma concolor* provienen de la bibliografía (Merriam y Stock, 1932; Méndez-Alzola, 1941).

PC	Eigenvalue	% variance
1	5,21139	96,419
2	0,193531	3,5806

Tabla 4: Valores de la varianza para cada componente principal para el material FC-DPV 501.

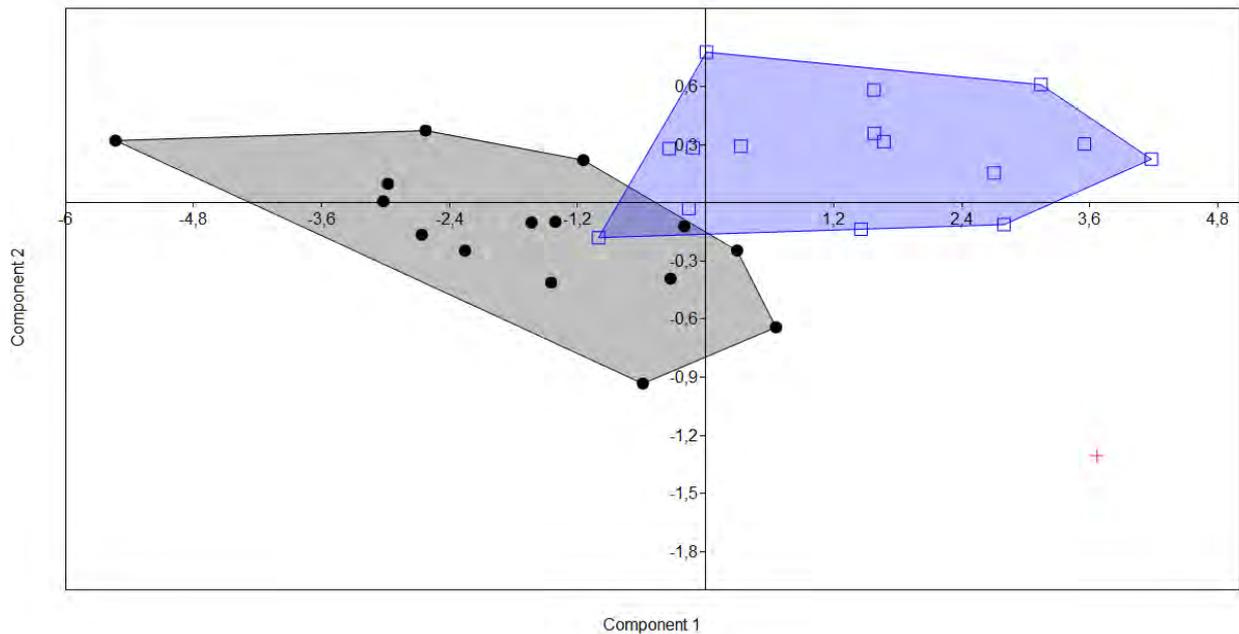


Figura 10: Gráfico de los primeros dos componentes principales; negro: *Puma concolor*; azul: *Panthera onca*; cruz roja: FC-DPV 501.

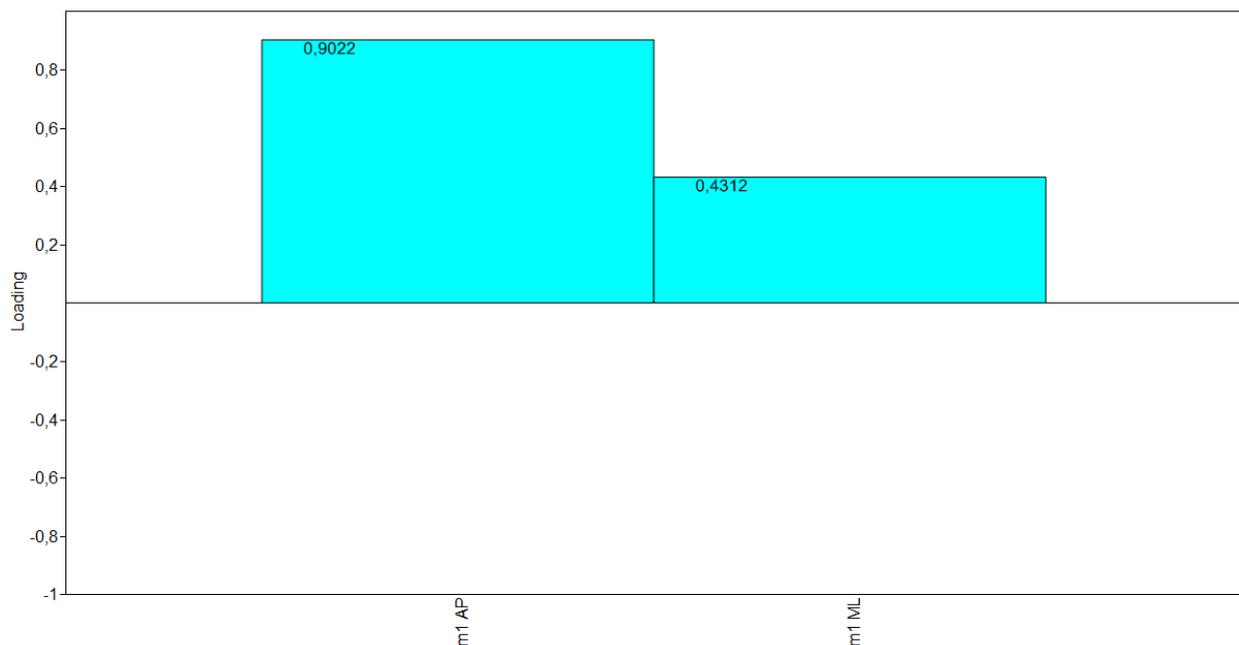


Figura 11: Gráfico de coeficientes de carga del componente principal 1, para todas las variables.

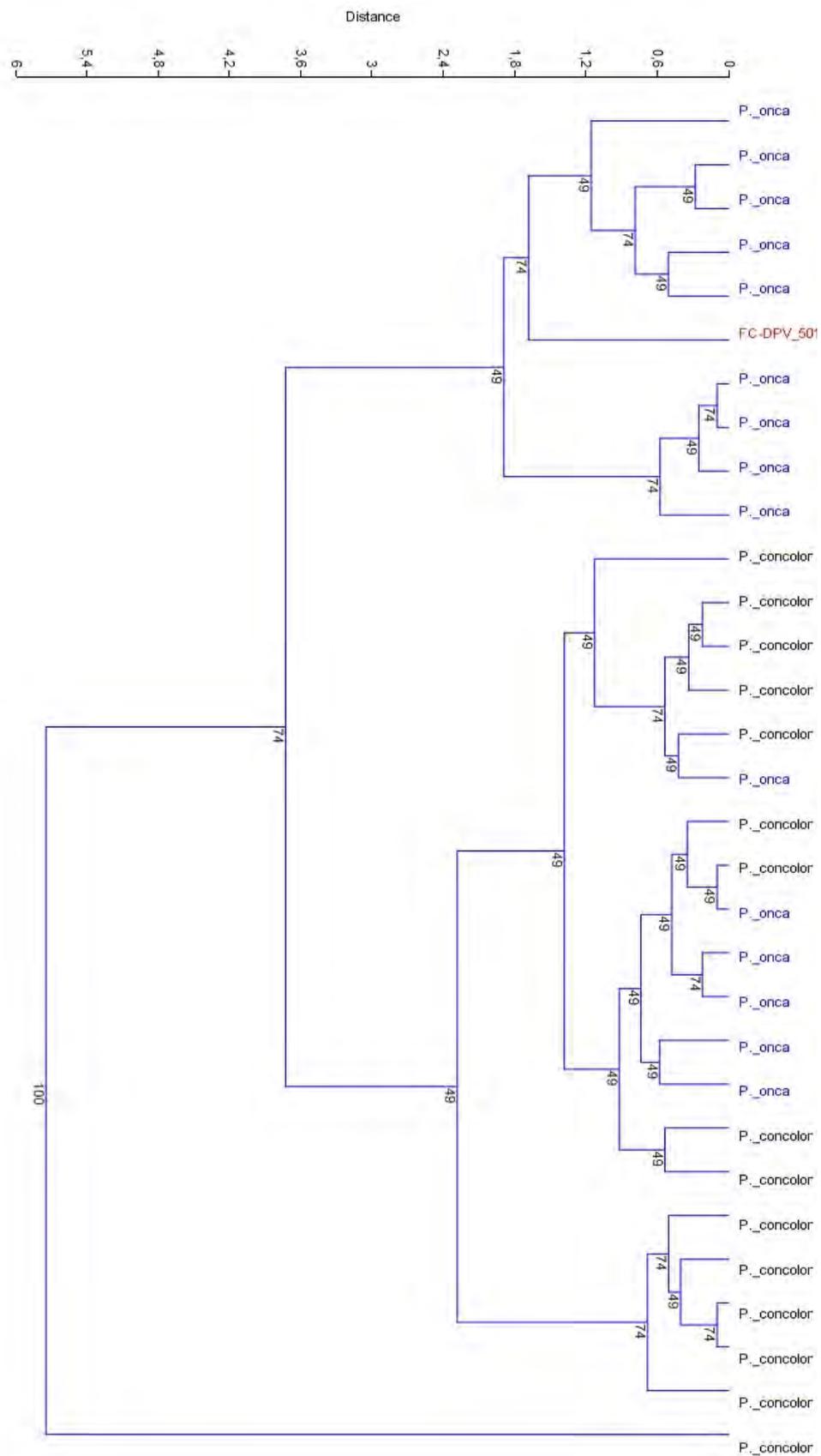


Figura 12: Dendrograma de análisis de Cluster Jerárquico: algoritmo utilizado de grupos pareados (“paired group”), medida de similitud euclídeana (Euclidean). Los valores indican los porcentajes obtenidos luego de efectuar 1000 pseudorréplicas.

FC-DPV 1890

Medidas tenidas en cuenta: LT; LSD c-m1; Hm1; Bm1; Ang-Cónd; cAP; cML; m1AP; m1ML. Los datos de los ejemplares de *Puma concolor* y *Panthera onca* provienen de la bibliografía (Merriam y Stock, 1932).

PC	Eigenvalue	% variance	PC	Eigenvalue	% variance
1	524,033	96,723	7	0,327359	0,060422
2	10,903	2,0124	8	0,118821	0,021931
3	3,13687	0,57899	9	0,0285105	0,0052623
4	1,70094	0,31395			
5	0,842949	0,15559			
6	0,694116	0,12812			

Tabla 5: Valores de la varianza para cada componente principal para el material FC-DPV 1890.

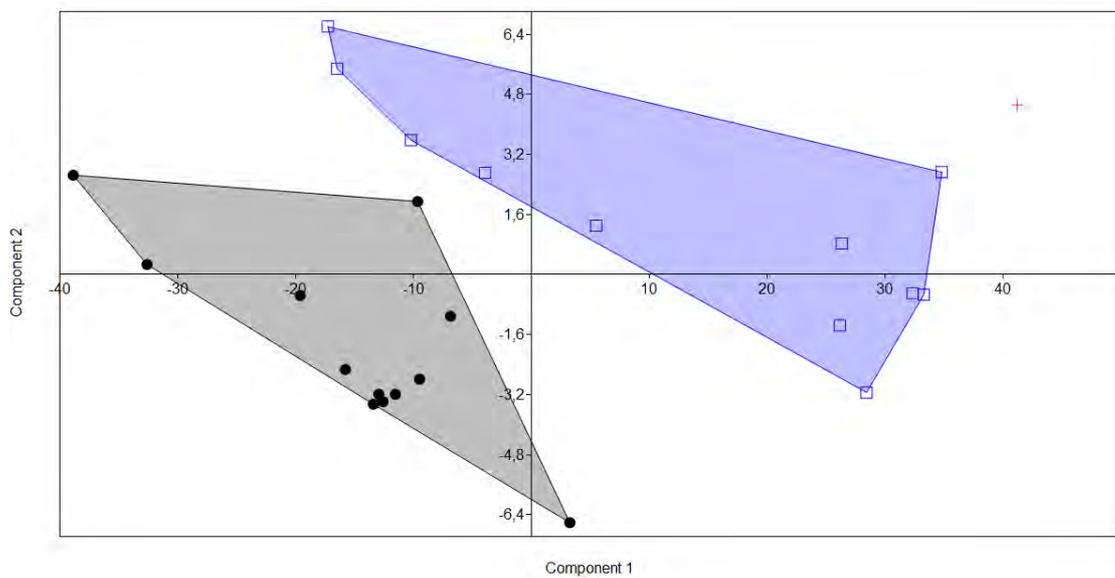


Figura 13: Gráfico de los primeros dos componentes principales; negro: *Puma concolor*; azul: *Panthera onca*; cruz roja: FC-DPV 1890.

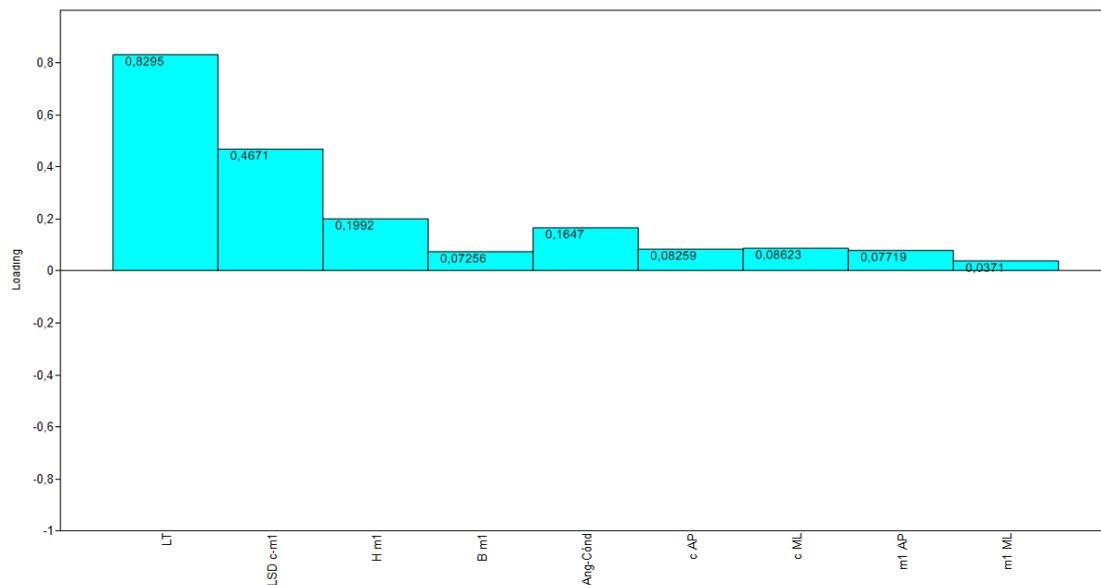


Figura 14: Gráfico de coeficientes de carga del componente principal 1, para todas las variables.

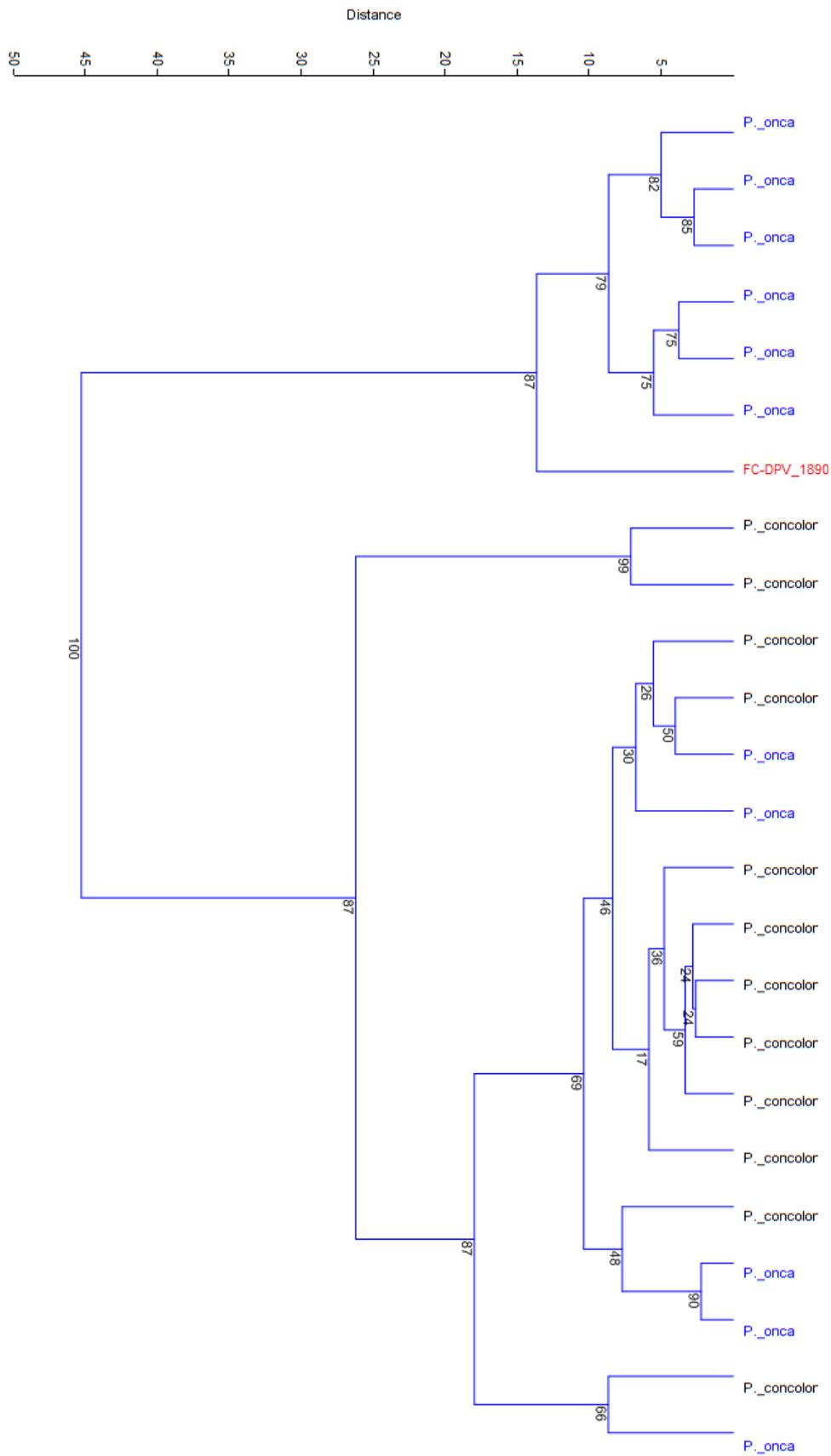


Figura 15: Dendrograma de análisis de Cluster Jerárquico: algoritmo utilizado de grupos pareados (“paired group”), medida de similitud euclideana (Euclidean). Los valores indican los porcentajes obtenidos luego de efectuar 1000 pseudorréplicas.

FC-DPV 3010

Medidas tenidas en cuenta: CAP; CML; cAP; cML. Los datos de los ejemplares de *Puma concolor* y *Panthera onca* provienen de la bibliografía (Merriam y Stock, 1932; Méndez-Alzola, 1941).

PC	Eigenvalue	% variance
1	10,4849	96,591
2	0,370035	3,4089

Tabla 6: Valores de la varianza para cada componente principal para el material FC-DPV 3010.

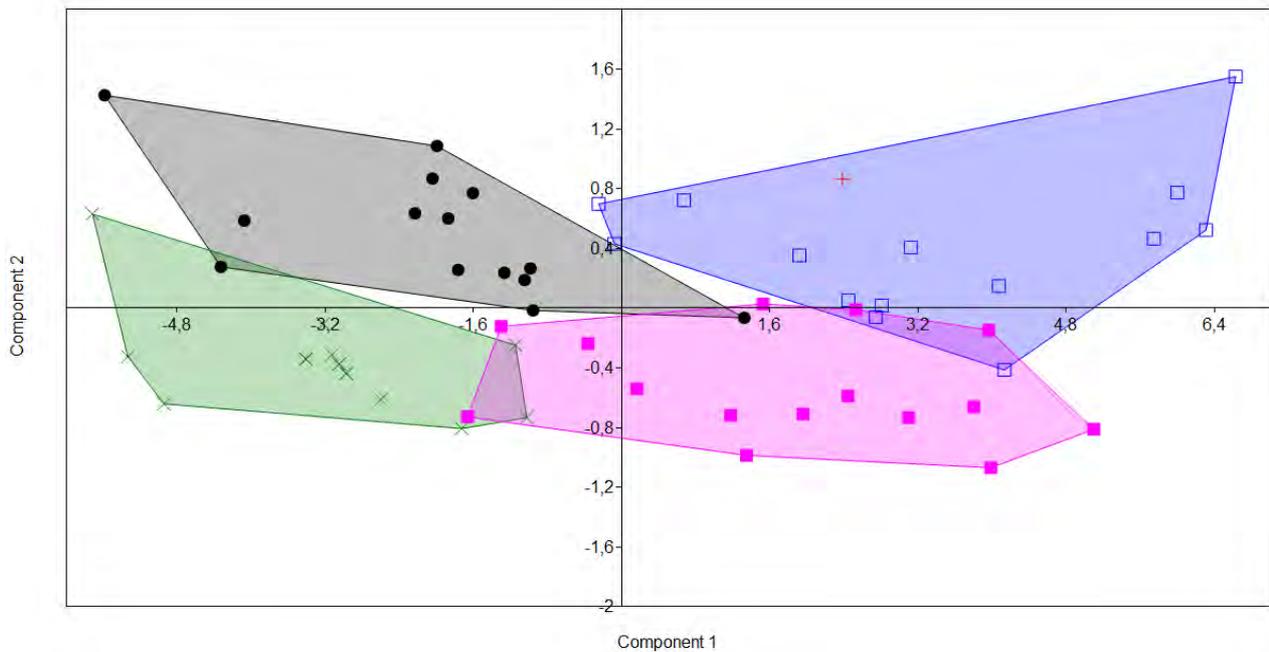


Figura 16: Gráfico de los primeros dos componentes principales; negro: canino superior *Puma concolor*; verde: canino inferior *Puma concolor*; azul: canino superior *Panthera onca*; rosado: canino inferior *Panthera onca*; cruz roja: FC-DPV 3010.

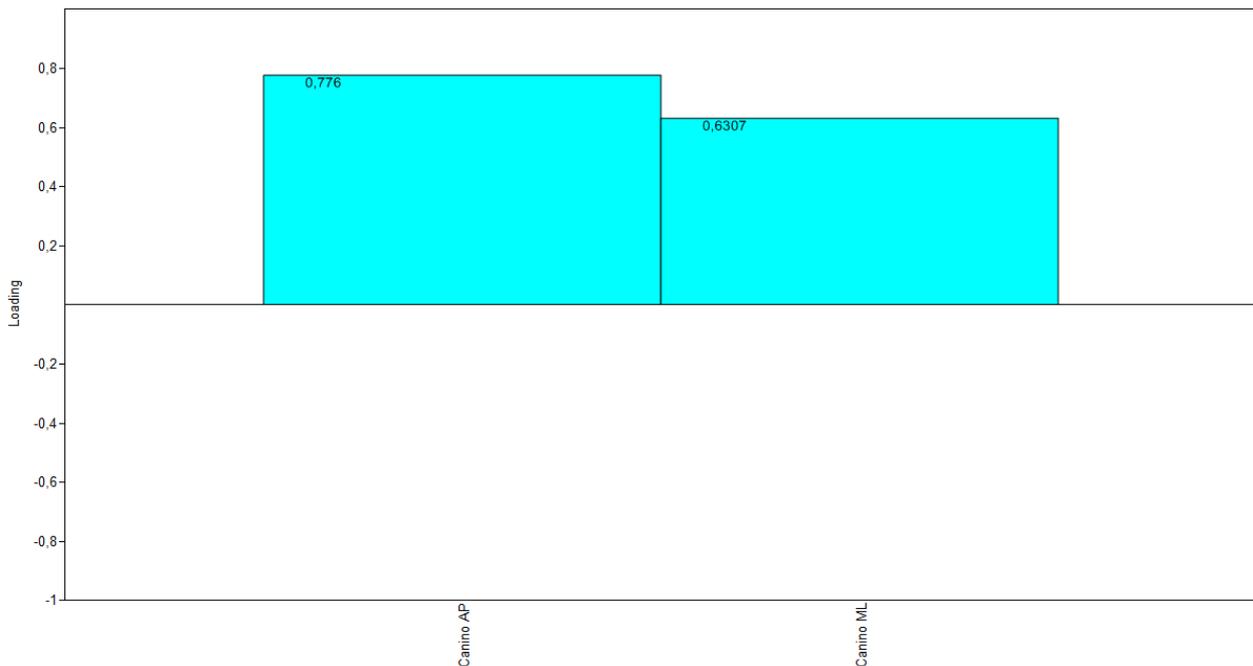


Figura 17: Gráfico de coeficientes de carga del componente principal 1, para todas las variables.

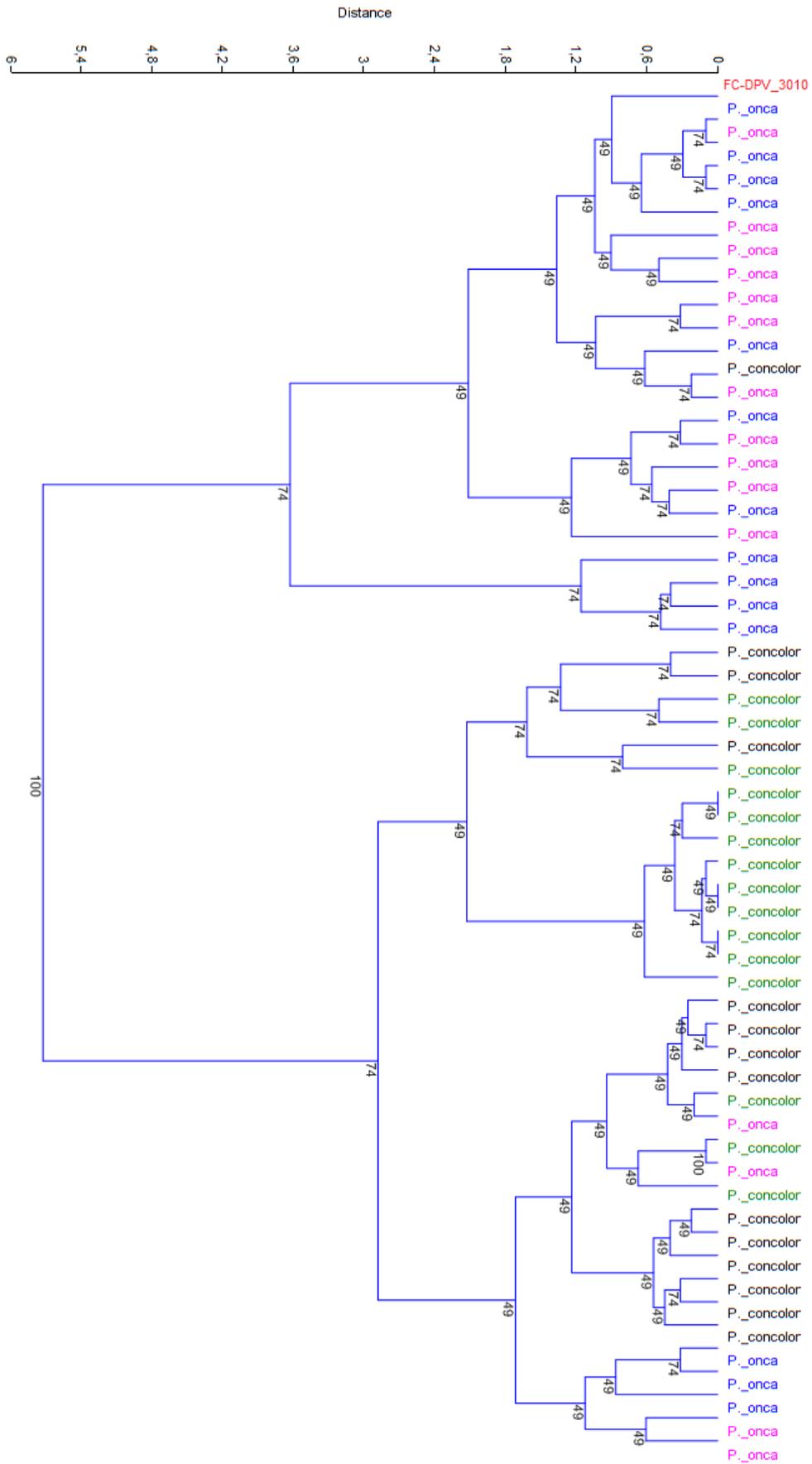


Figura 18: Dendrograma de análisis de Cluster Jerárquico: algoritmo utilizado de grupos pareados (“paired group”), medida de similitud euclidiana (Euclidean). Los valores indican los porcentajes obtenidos luego de efectuar 1000 pseudorréplicas.

MCP 1908

Medidas dentarias tenidas en cuenta: pm3AP; pm3ML; pm4AP; pm4ML; m1AP; m1ML. Los datos de los ejemplares de *Panthera onca* y *Puma concolor* provienen de la bibliografía (Merriam y Stock, 1932; Méndez-Alzola, 1941).

PC	Eigenvalue	% variance
1	15,6172	86,572
2	1,18948	6,5937
3	0,750702	4,1614
4	0,322385	1,7871
5	0,104639	0,58005
6	0,0552131	0,30607

Tabla 7: Valores de la varianza para cada componente principal para el material MCP 1908.

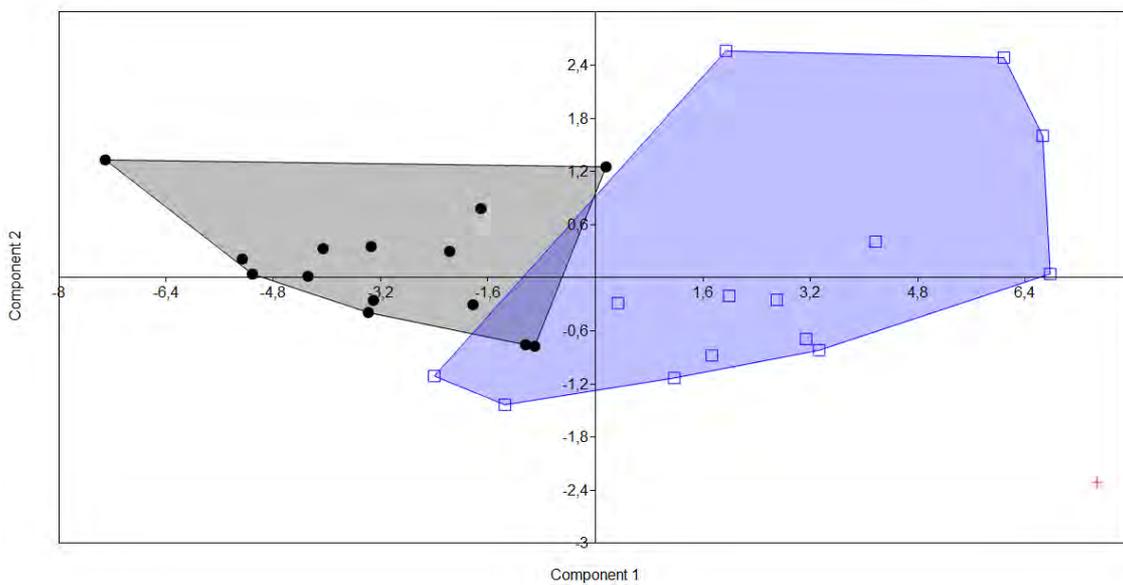


Figura 19: Gráfico de los primeros dos componentes principales; negro: *Puma concolor*; azul: *Panthera onca*; cruz roja: MCP 1908.

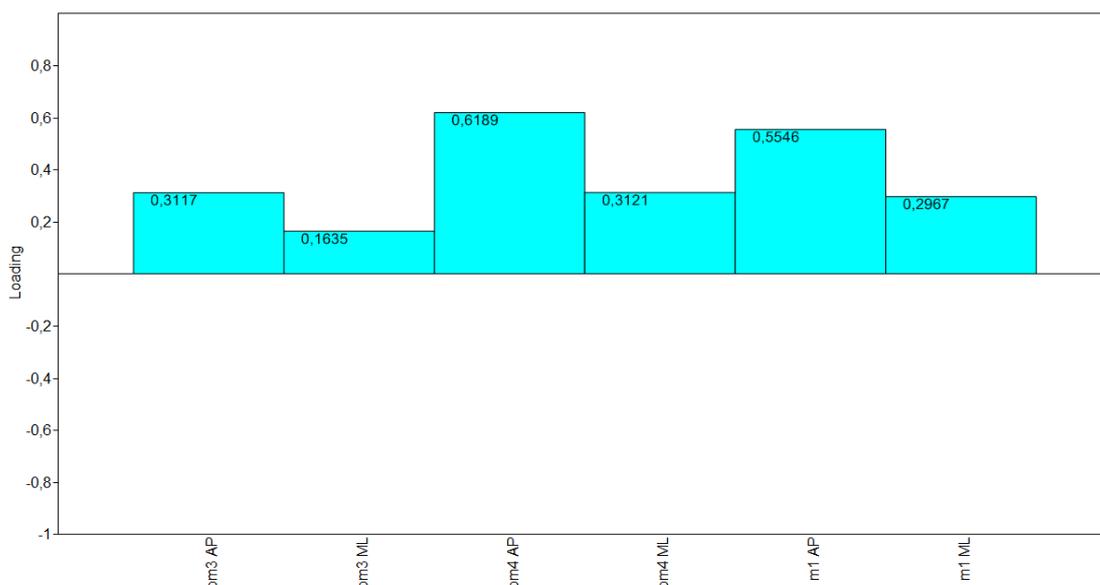


Figura 20: Gráfico de coeficientes de carga del componente principal 1, para todas las variables.

MNHN-P 957

Medidas tenidas en cuenta: LCB; AM; AR; AIO. Los datos de los ejemplares *Smilodon fatalis* y *Smilodon populator* provienen de la bibliografía (Merriam y Stock, 1932; Churcher, 1967; Kurtén y Werdelin, 1990).

PC	Eigenvalue	% variance
1	1207,29	89,186
2	119,33	8,8152
3	16,1101	1,1901
4	10,9484	0,80879

Tabla 8: Valores de la varianza para cada componente principal para el material MNHN-P 957.

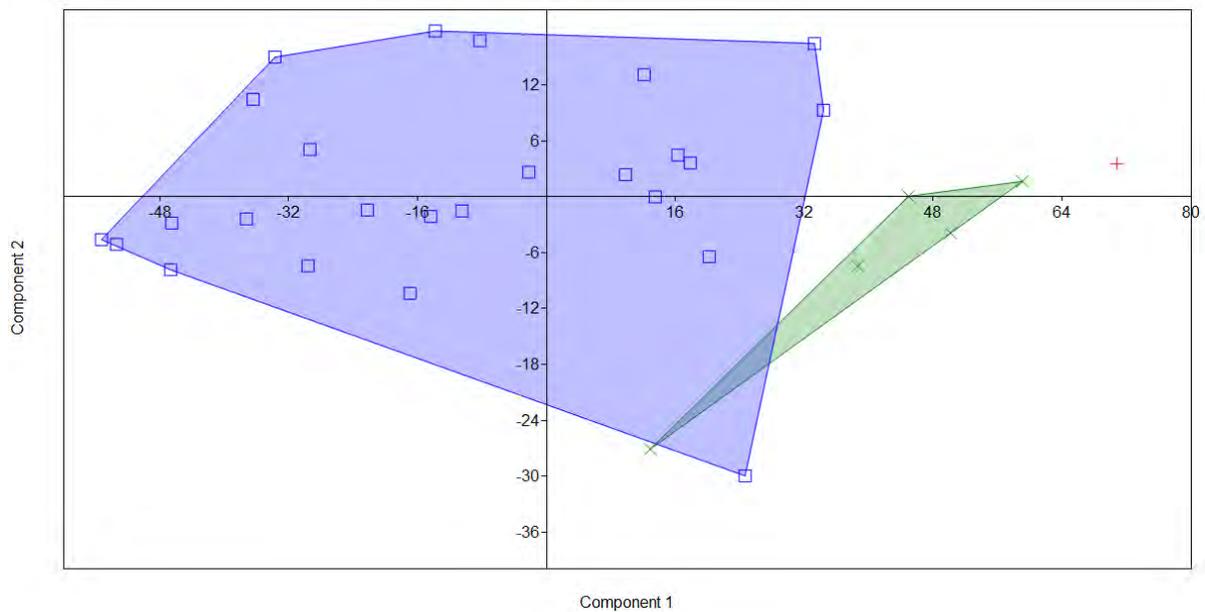


Figura 22: Gráfico de los primeros dos componentes principales: azul: *Smilodon fatalis*; verde: *Smilodon populator*; cruz roja: MNHN- P 957.

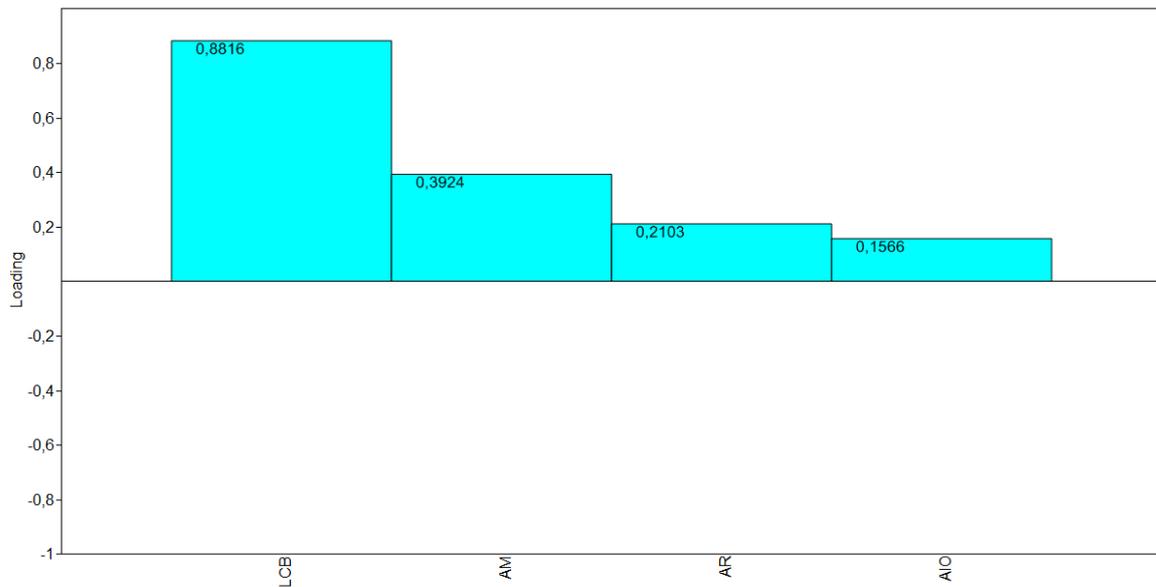


Figura 23: Gráfico de coeficientes de carga del componente principal 1, para todas las variables.

CBM 13

Medidas tenidas en cuenta: LCB; AM; AR; AIO. Los datos de los ejemplares *Smilodon fatalis* y *Smilodon populator* provienen de la bibliografía (Merriam y Stock, 1932; Churcher, 1967; Kurtén y Werdelin, 1990).

PC	Eigenvalue	% variance
1	1075,21	87,926
2	121,807	9,9608
3	15,9447	1,3039
4	9,90071	0,80963

Tabla 9: Valores de la varianza para cada componente principal para el material CBM 13.

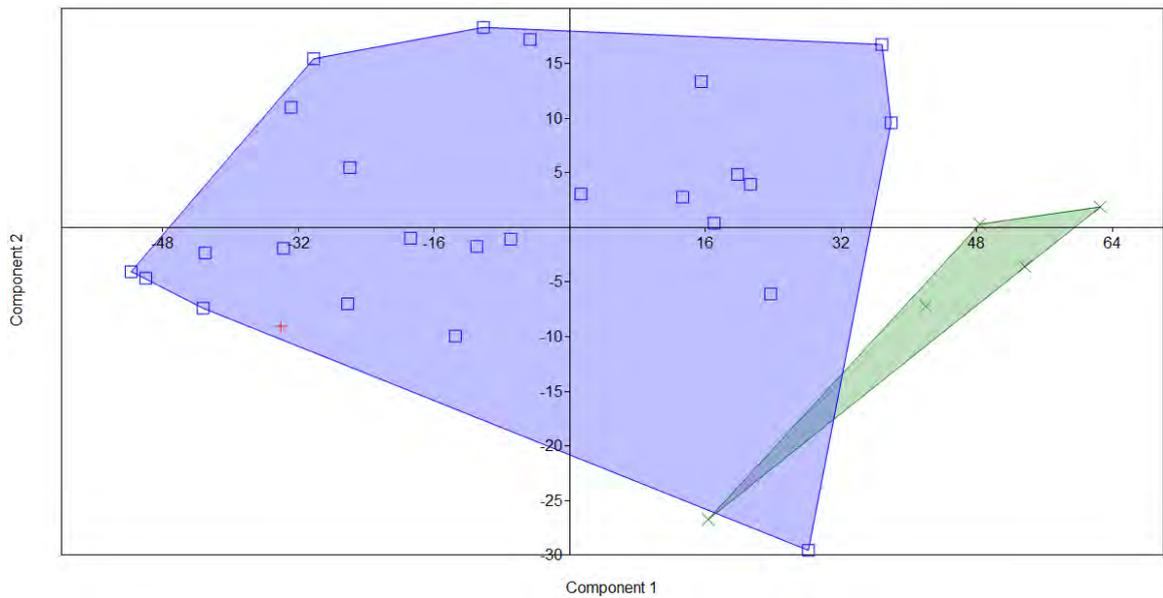


Figura 25: Gráfico de los primeros dos componentes principales: azul: *Smilodon fatalis*; verde: *Smilodon populator*; cruz roja: CBM 13.

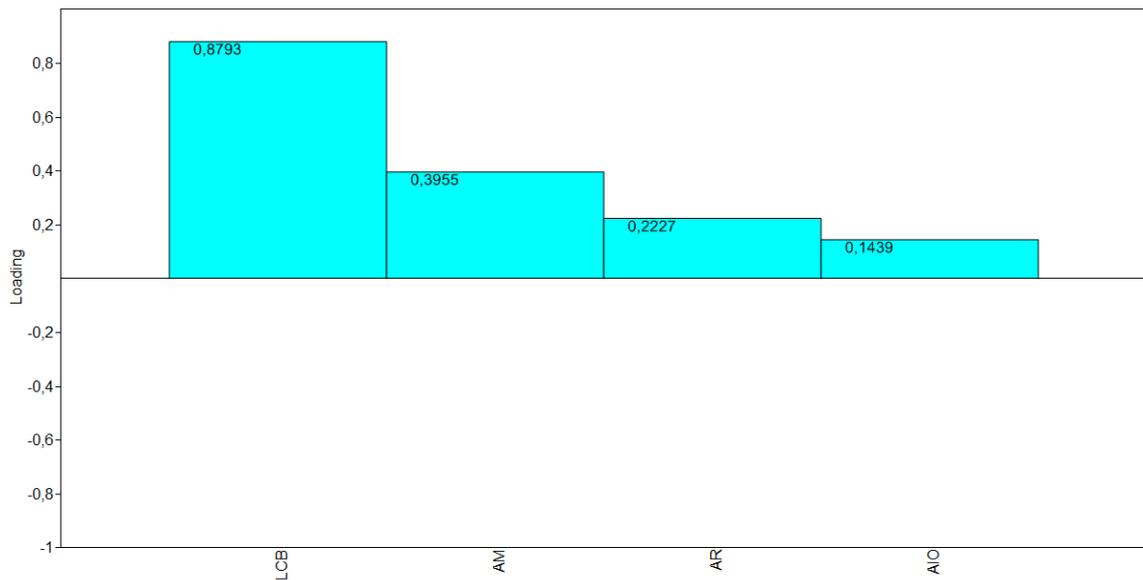


Figura 26: Gráfico de coeficientes de carga del componente principal 1, para todas las variables.

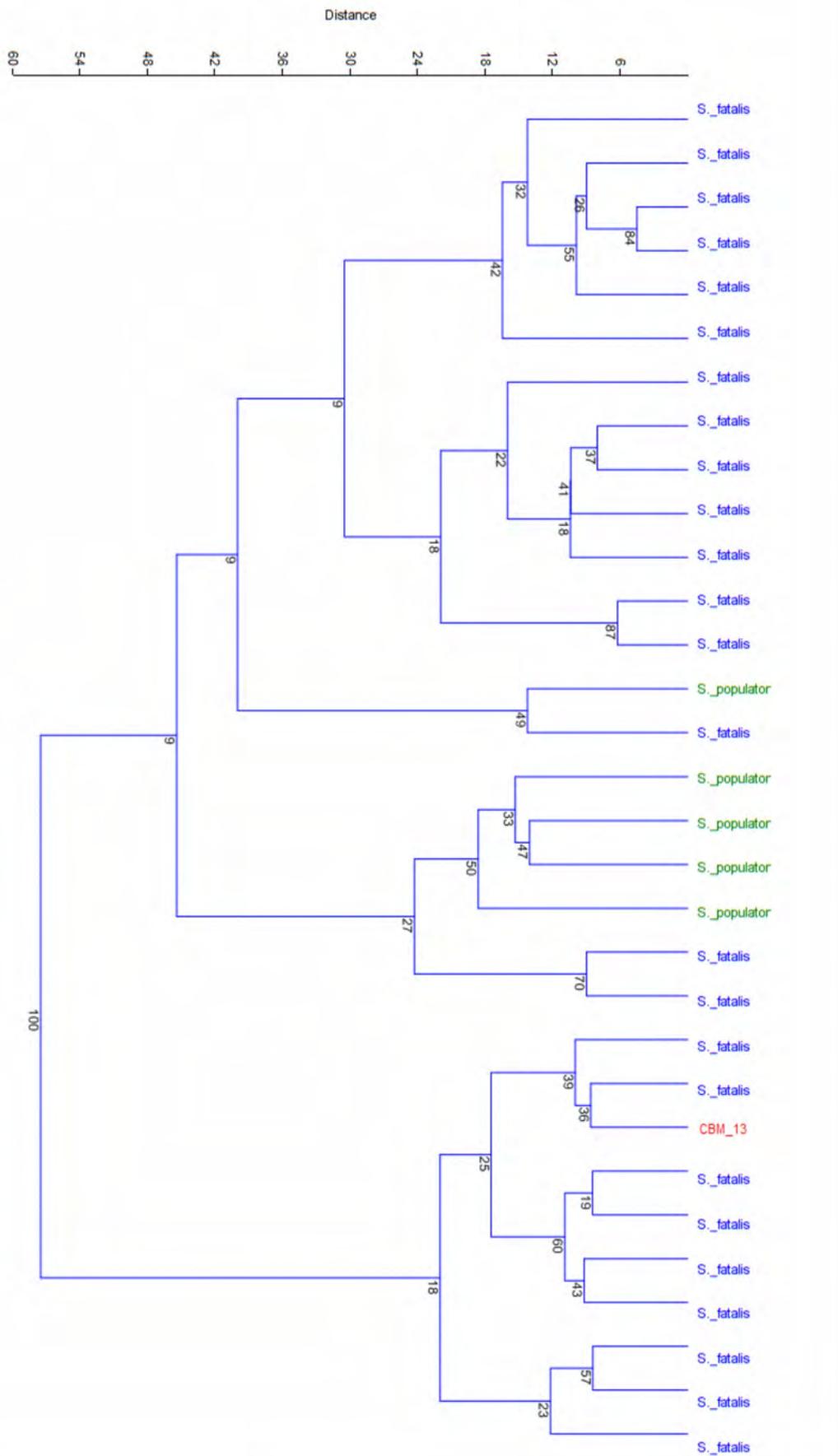


Figura 27: Dendrograma de análisis de Cluster Jerárquico: algoritmo utilizado de grupos pareados (“paired group”), medida de similitud euclideana (Euclidean). Los valores indican los porcentajes obtenidos luego de efectuar 1000 pseudorréplicas.

FC-DPV 683

Medidas tenidas en cuenta: PM4AP; PM4ML. Los datos de los ejemplares de *Smilodon gracilis*, *Smilodon fatalis* y *Smilodon populator* provienen de la literatura (Merriam y Stock, 1932; Méndez-Alzola, 1941; Churcher, 1967; Berta, 1987; Kurtén y Werdelin, 1990; Berta, 1995; Rincón *et al.*, 2011).

PC	Eigenvalue	% variance
1	27,7689	95,166
2	1,41064	4,8344

Tabla 10: Valores de la varianza para cada componente principal para el material FC-DPV 683.

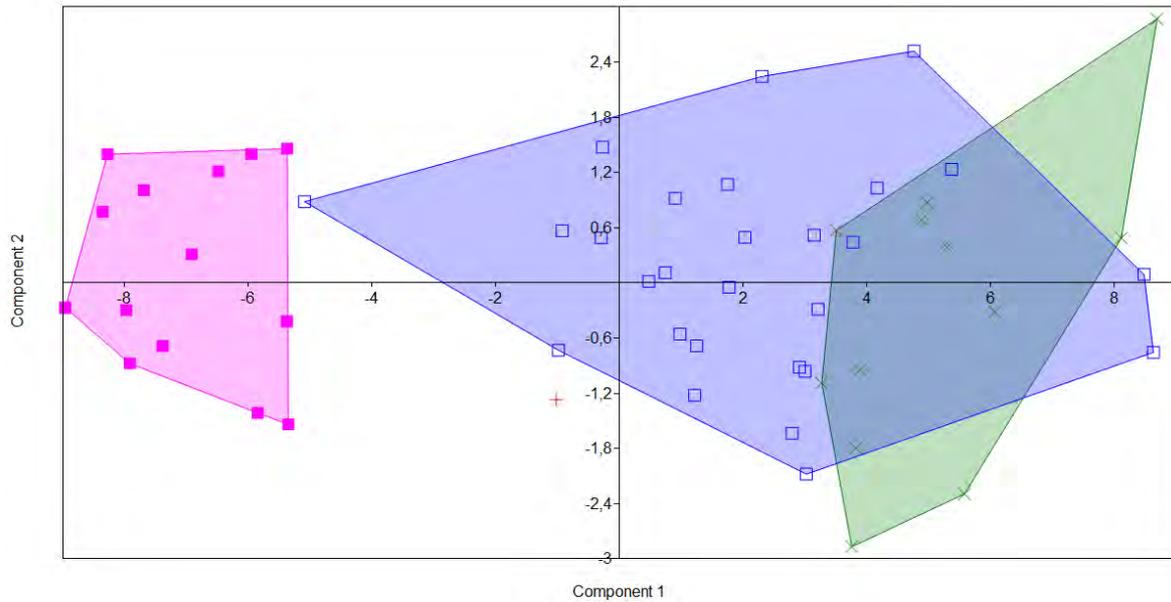


Figura 28: Gráfico de los primeros dos componentes principales: azul: *Smilodon fatalis*; verde: *Smilodon populator*; rosado: *Smilodon gracilis*; cruz roja: FC-DPV 683.

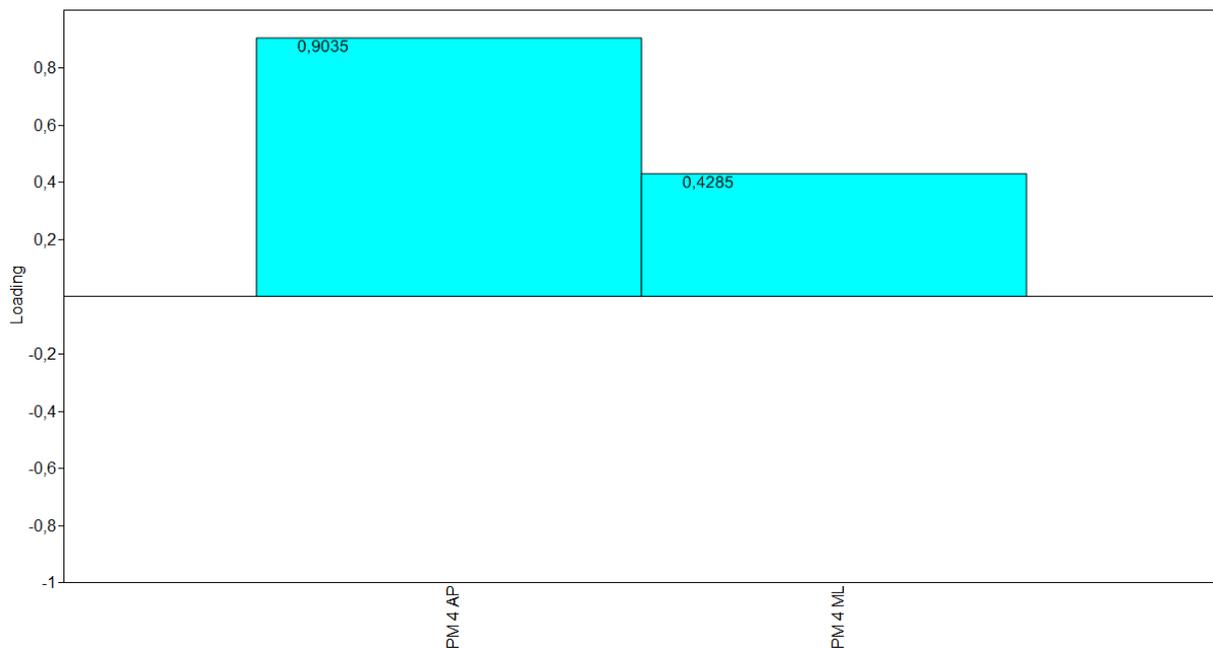


Figura 29: Gráfico de coeficientes de carga del componente principal 1, para todas las variables.

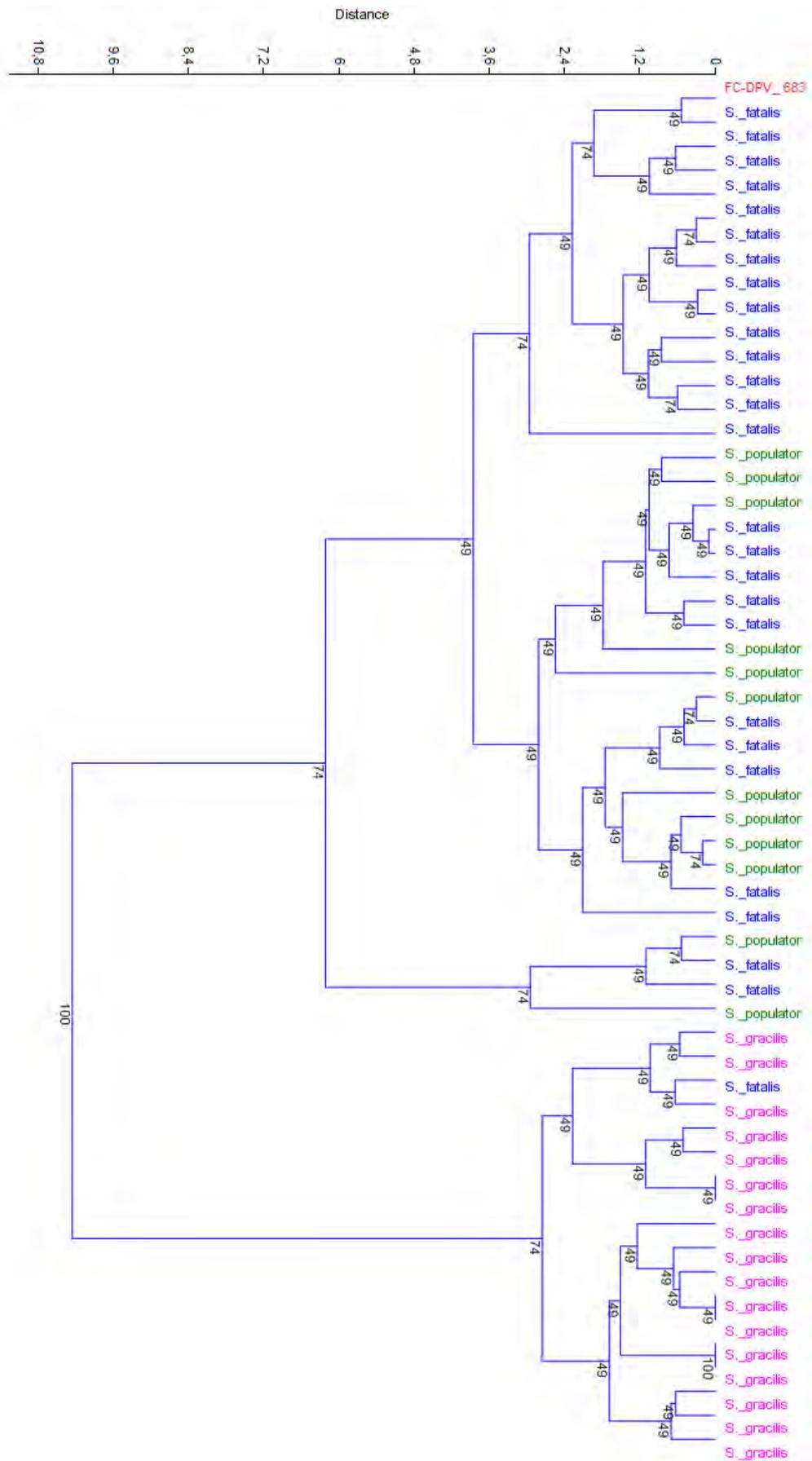


Figura 30: Dendrograma de análisis de Cluster Jerárquico: algoritmo utilizado de grupos pareados (“paired group”), medida de similitud euclídeana (Euclidean). Los valores indican los porcentajes obtenidos luego de efectuar 1000 pseudorréplicas.

MNHN- P 1770

Medidas tenidas en cuenta: LT; DML-P; DML-Di; DDV-Di; DML-D. Los datos de los ejemplares de *Smilodon fatalis*, *Smilodon populator*, *Smilodon gracilis*, *Panthera onca* y *Puma concolor* provienen de la bibliografía (Merriam y Stock, 1932; Méndez-Alzola, 1941; Churcher, 1967; Berta, 1995; Castro y Langer, 2008).

PC	Eigenvalue	% variance
1	2329,01	97,781
2	43,2947	1,8177
3	6,04678	0,25387
4	2,5685	0,10784
5	0,938746	0,039412

Tabla 11: Valores de la varianza para cada componente principal para el material MNHN-P 1770.

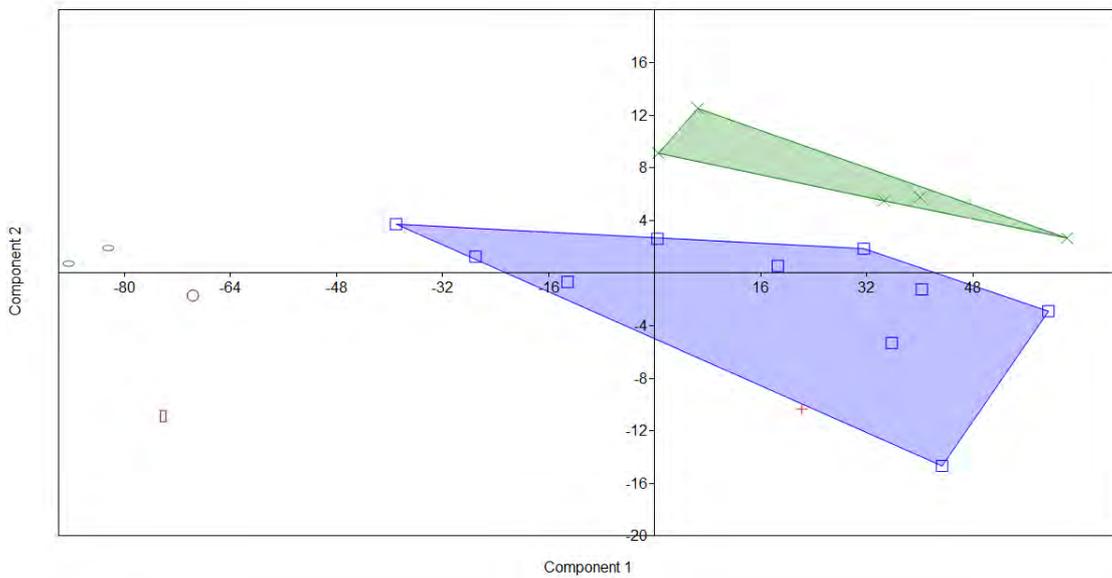


Figura 31: Gráfico de los primeros dos componentes principales: azul: *Smilodon fatalis*; verde: *Smilodon populator*; círculo violeta: *Panthera onca*; rectángulo marrón: *Puma concolor*; óvalos verde-agua: *Smilodon gracilis*; cruz roja: MNHN-P 1770.

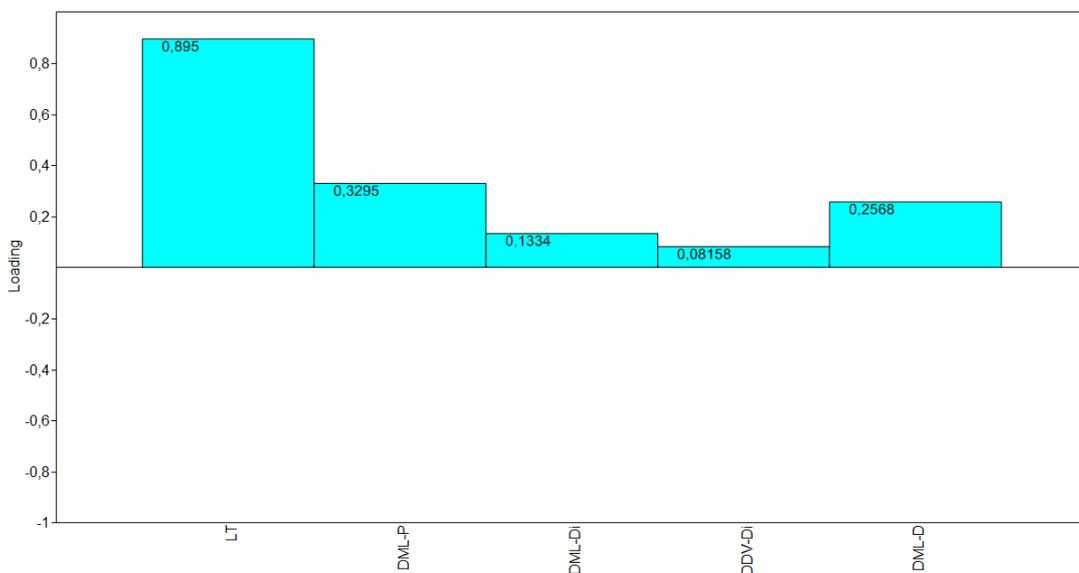


Figura 32: Gráfico de coeficientes de carga del componente principal 1, para todas las variables.

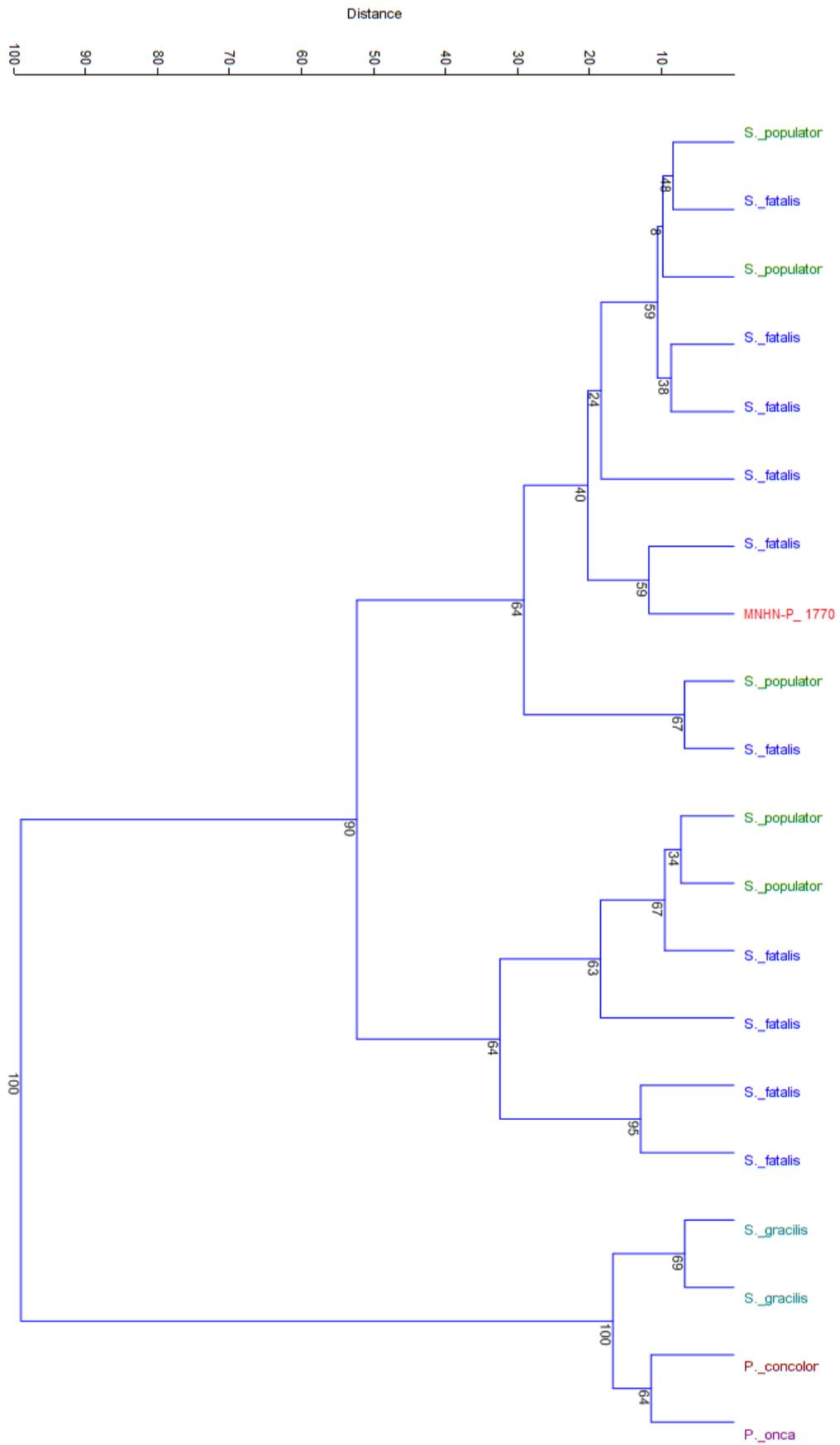


Figura 33: Dendrograma de análisis de Cluster Jerárquico: algoritmo utilizado de grupos pareados (“paired group”), medida de similitud euclideana (Euclidean). Los valores indican los porcentajes obtenidos luego de efectuar 1000 pseudorréplicas.

FC-DPV 1884

Medidas de la tibia tenidas en cuenta: LT; DML-P; DML-Di; DDV-Di; DML-D. Los datos de los ejemplares de *Panthera onca*, *Puma concolor*, *Puma yagouaroundi*, *Leopardus geoffroyi* y *Leopardus pardalis* provienen de la bibliografía (Méndez-Alzola, 1941; Seymour, 1999).

PC	Eigenvalue	% variance
1	853,189	99,415
2	3,27198	0,38126
3	0,873253	0,10175
4	0,585737	0,068251
5	0,287364	0,033484

Tabla 12: Valores de la varianza para cada componente principal, en base a medidas de la tibia, para el material FC-DPV 1884.

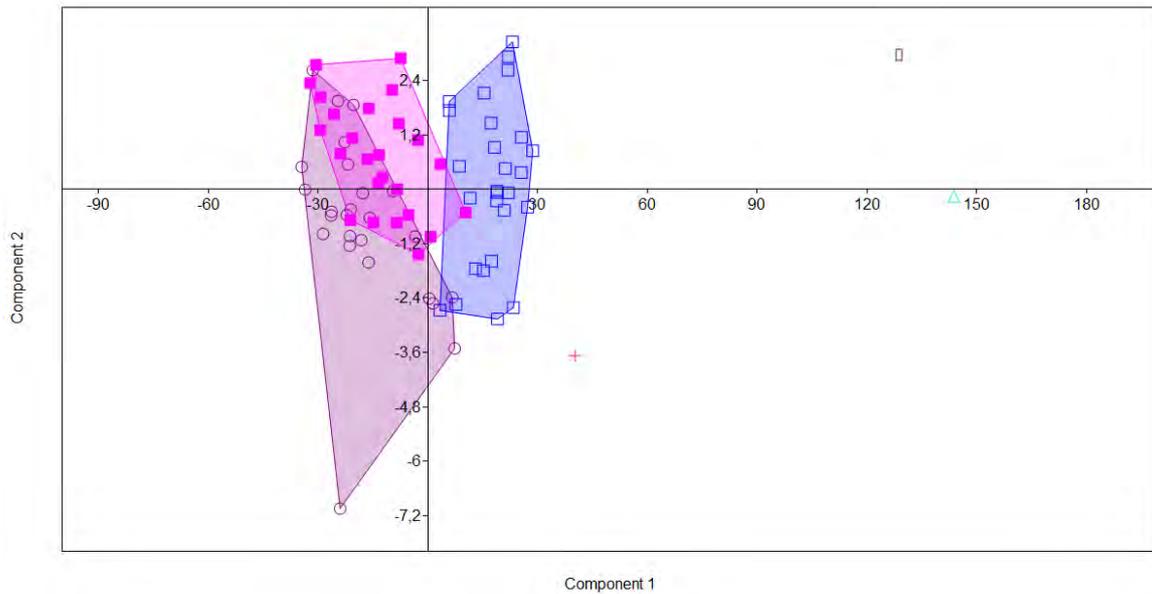


Figura 34: Gráfico de los primeros dos componentes principales: azul: *Leopardus pardalis*; rosado: *Puma yagouaroundi*; violeta: *Leopardus geoffroyi*; rectángulo marrón: *Panthera onca*; triángulo celeste: *Puma concolor*; cruz roja: FC-DPV 1884.

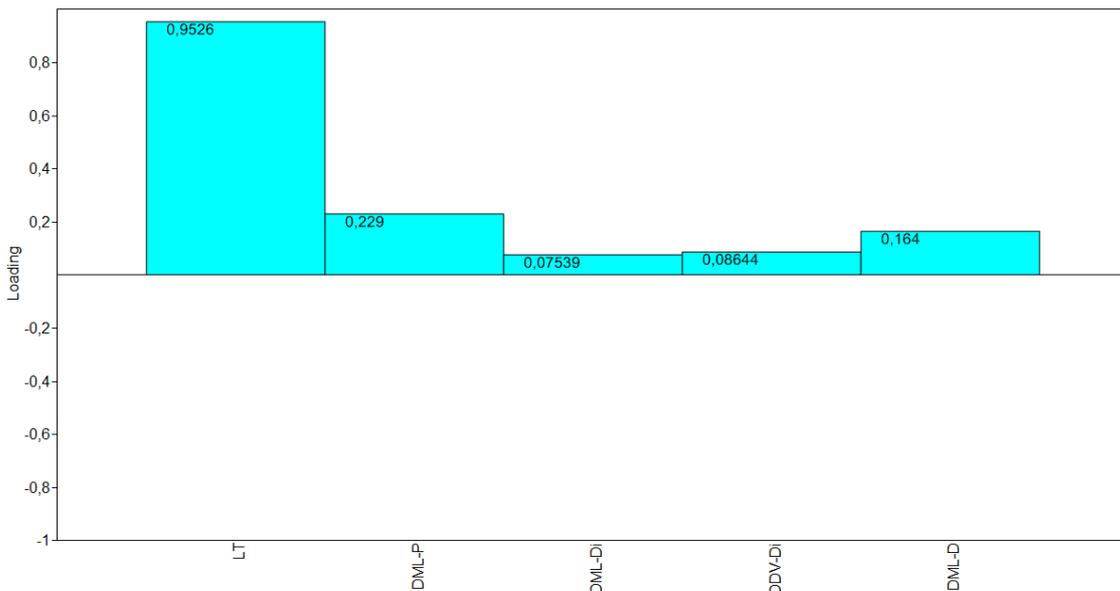


Figura 35: Gráfico de coeficientes de carga del componente principal 1, para todas las variables.

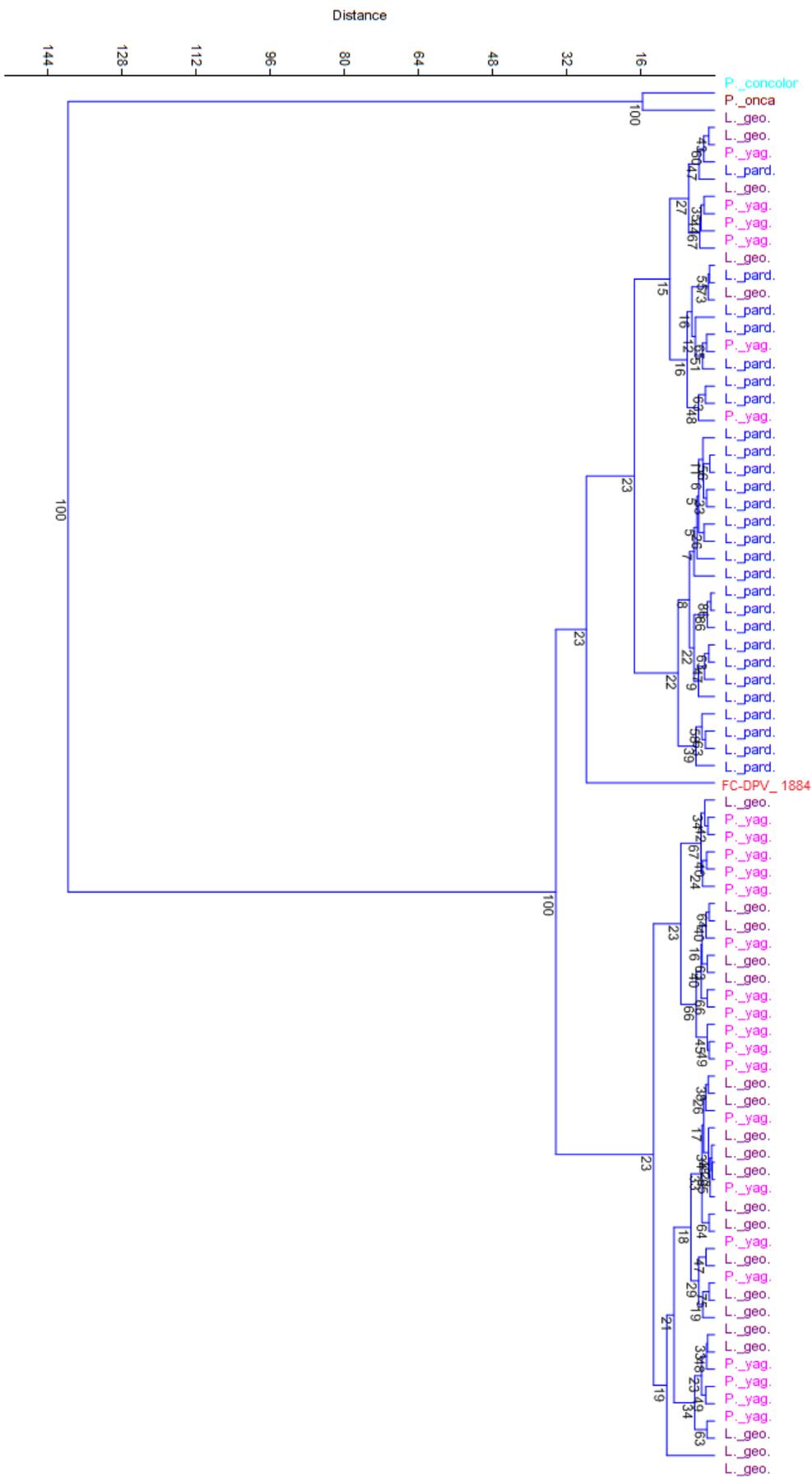


Figura 36: Dendrograma de análisis de Cluster Jerárquico: algoritmo utilizado de grupos pareados (“paired group”), medida de similitud euclideana (Euclidean). Los valores indican los porcentajes obtenidos luego de efectuar 1000 pseudorréplicas.

Medidas del calcáneo tenidas en cuenta: LT; AT. Los datos de los ejemplares de *Puma yagouaroundi*, *Leopardus geoffroyi* y *Leopardus pardalis* provienen de la bibliografía (Seymour, 1999).

PC	Eigenvalue	% variance
1	35,314	97,684
2	0,837361	2,3163

Tabla 13: Valores de la varianza para cada componente principal, en base a medidas del calcáneo, para el material FC-DPV 1884.

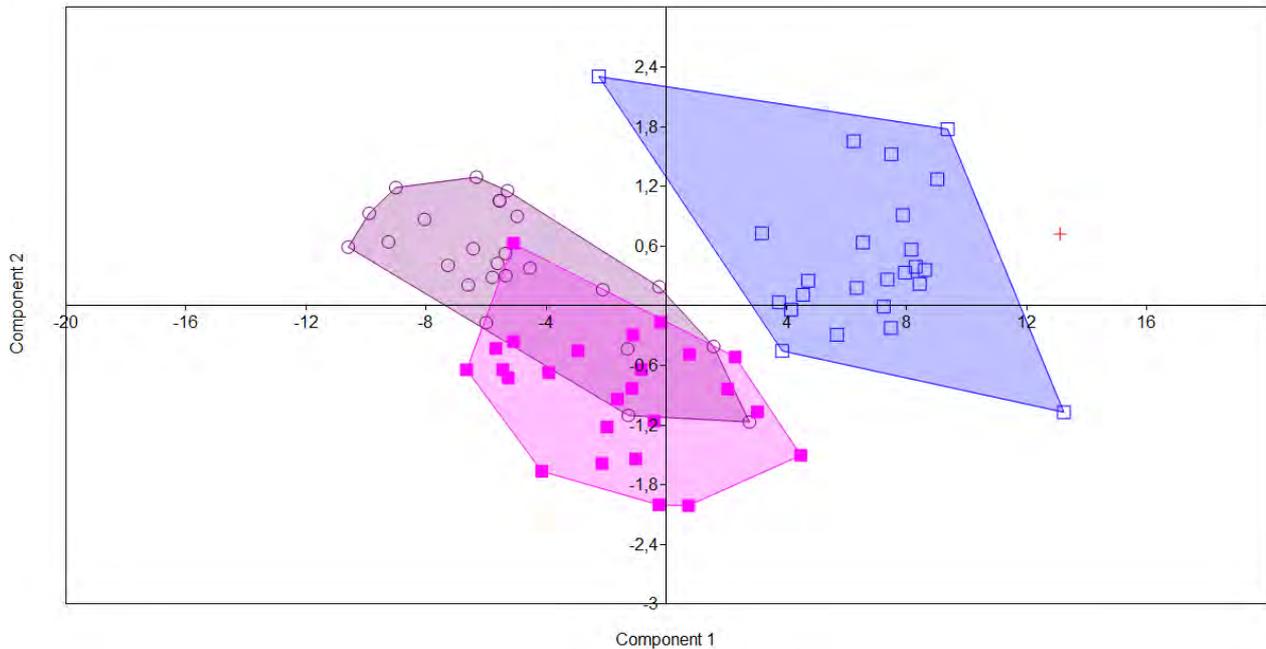


Figura 37: Gráfico de los primeros dos componentes principales: azul: *Leopardus pardalis*; rosado: *Puma yagouaroundi*; violeta: *Leopardus geoffroyi*; cruz roja: FC-DPV 1884.

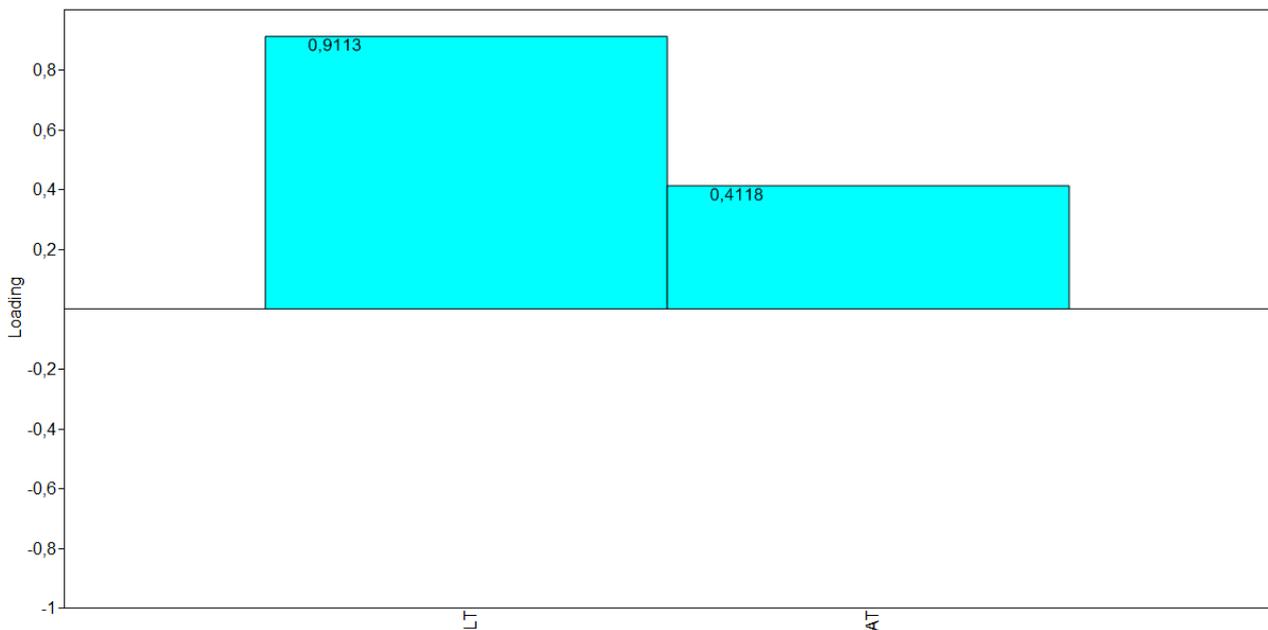


Figura 38: Gráfico de coeficientes de carga del componente principal 1, para todas las variables.

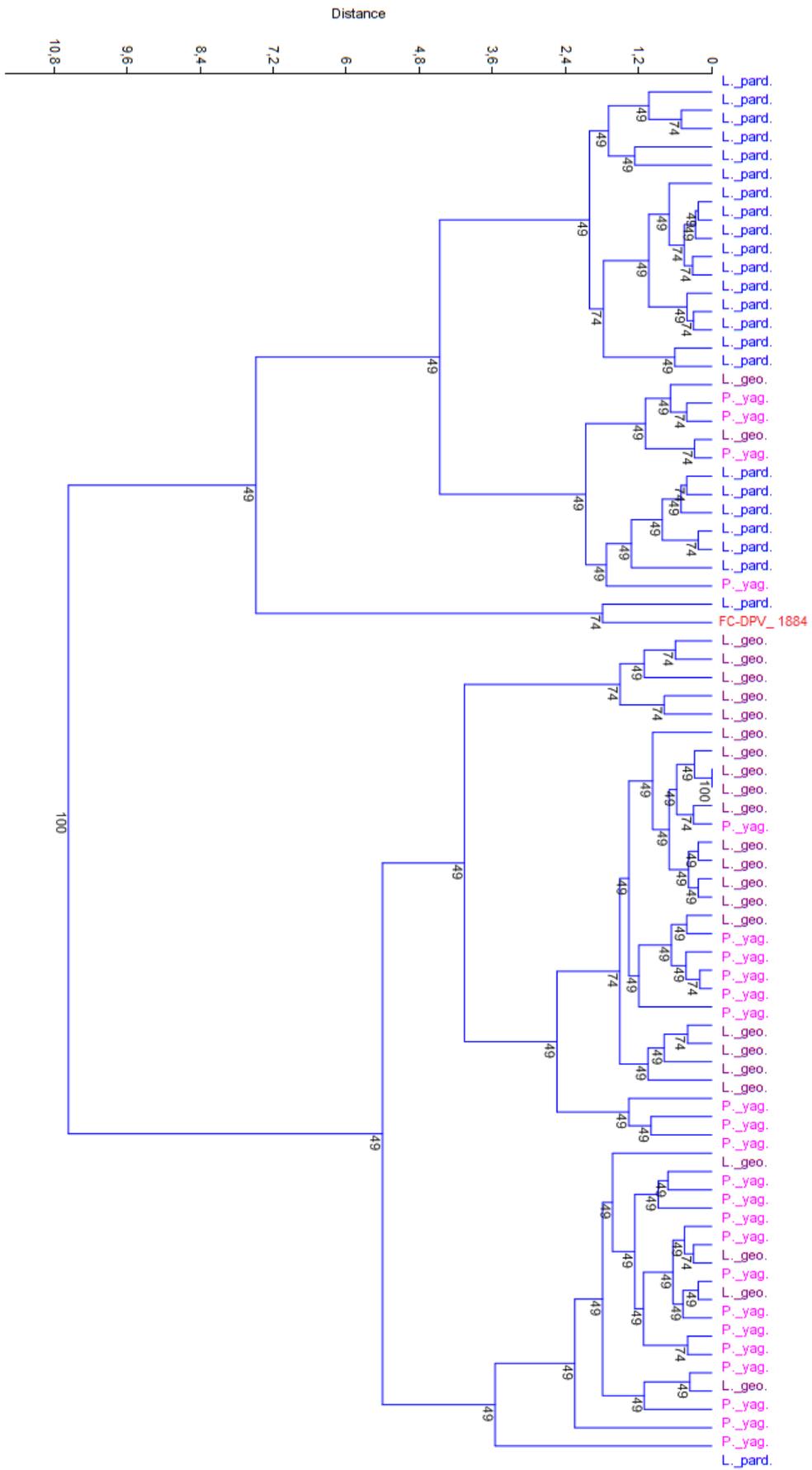


Figura 39: Dendrograma de análisis de Cluster Jerárquico: algoritmo utilizado de grupos pareados (“paired group”), medida de similitud euclidiana (Euclidean). Los valores indican los porcentajes obtenidos luego de efectuar 1000 pseudorréplicas.

FC-DPV 2890

Medidas tenidas en cuenta: CAP; CML; PM3AP; PM3ML; PM4AP; PM4ML. Los datos de los ejemplares de *Puma concolor*, *Puma pumoides*, *Puma yagouarundi*; *Leopardus pardalis*, *Leopardus geoffroyi* y *Leopardus jacobita* provienen de la bibliografía (Seymour, 1999; Chimento et al., 2014).

PC	Eigenvalue	% variance
1	54,9399	98,177
2	0,434609	0,77664
3	0,246506	0,4405
4	0,179701	0,32112
5	0,103899	0,18567
6	0,0554634	0,099112

Tabla 14: Valores de la varianza para cada componente principal para el material FC-DPV 2890.

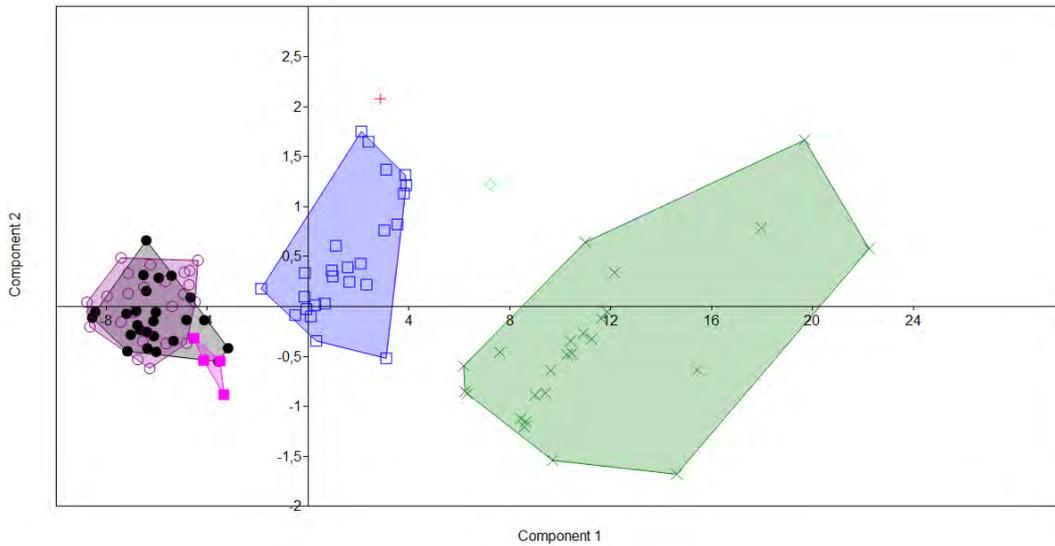


Figura 40: Gráfico de los primeros dos componentes principales: azul: *Leopardus pardalis*; negro: *Puma yagouarundi*; rosado: *Leopardus jacobita*; violeta: *Leopardus geoffroyi*; verde oscuro: *Puma concolor*; rombo verde claro: *Puma pumoides*; cruz roja: FC-DPV 2890.

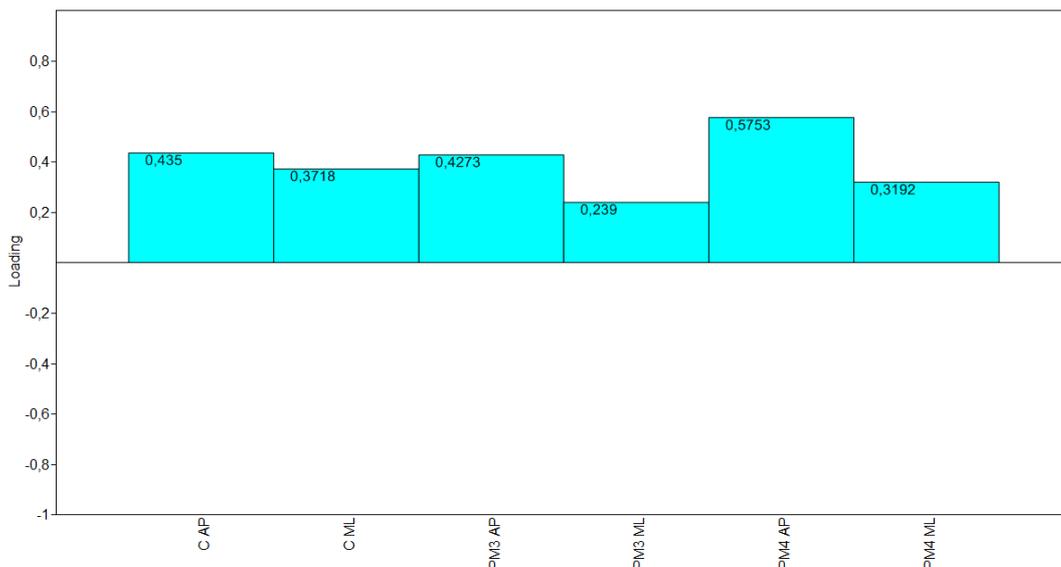


Figura 41: Gráfico de coeficientes de carga del componente principal 1, para todas las variables.

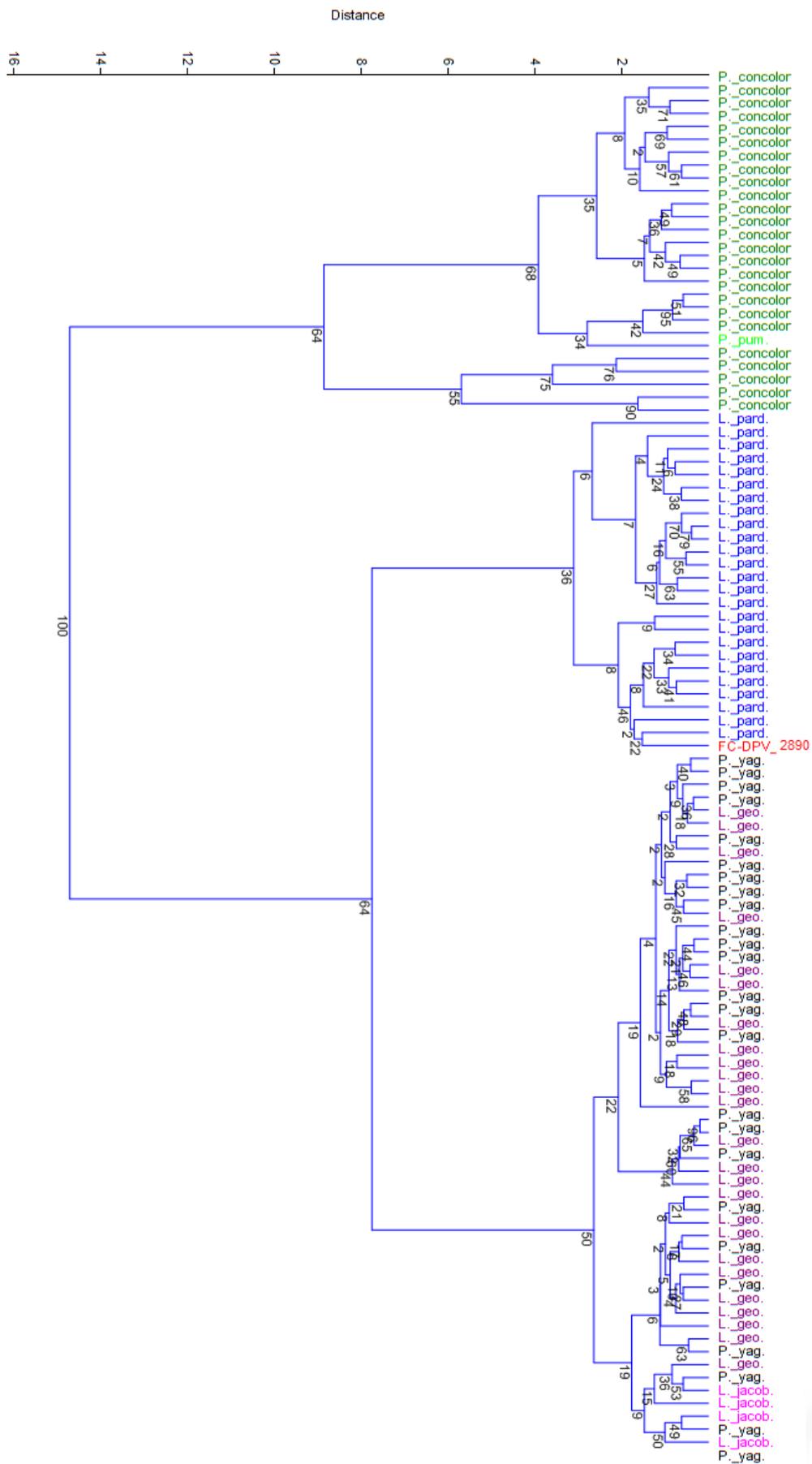


Figura 42: Dendrograma de análisis de Cluster Jerárquico: algoritmo utilizado de grupos pareados (“paired group”), medida de similitud euclidea (Euclidean). Los valores indican los porcentajes obtenidos luego de efectuar 1000 pseudorréplicas.

FC-DPV 1885

Medidas tenidas en cuenta: AR; AIO; LSD C-M2; CAP; PM4AP; PM4ML; M1AP. Los datos de los ejemplares de *Lycalopex gymnocercus*, *L. culpaeus* y *L. griseus* provienen de la bibliografía (Prevosti *et al.*, 2005) mientras que los de *Cerdocyon thous* fueron medidos de especímenes de la Colección de Vertebrados de Facultad de Ciencias (UdelaR) (Anexo 3B: Tabla 7).

PC	Eigenvalue	% variance	PC	Eigenvalue	% variance
1	70,391	88,741	5	0,541854	0,68311
2	5,91637	7,4587	6	0,281392	0,35475
3	1,19907	1,5117	7	0,236064	0,2976
4	0,755955	0,95302			

Tabla 15: Valores de la varianza para cada componente principal para el material FC-DPV 1885.

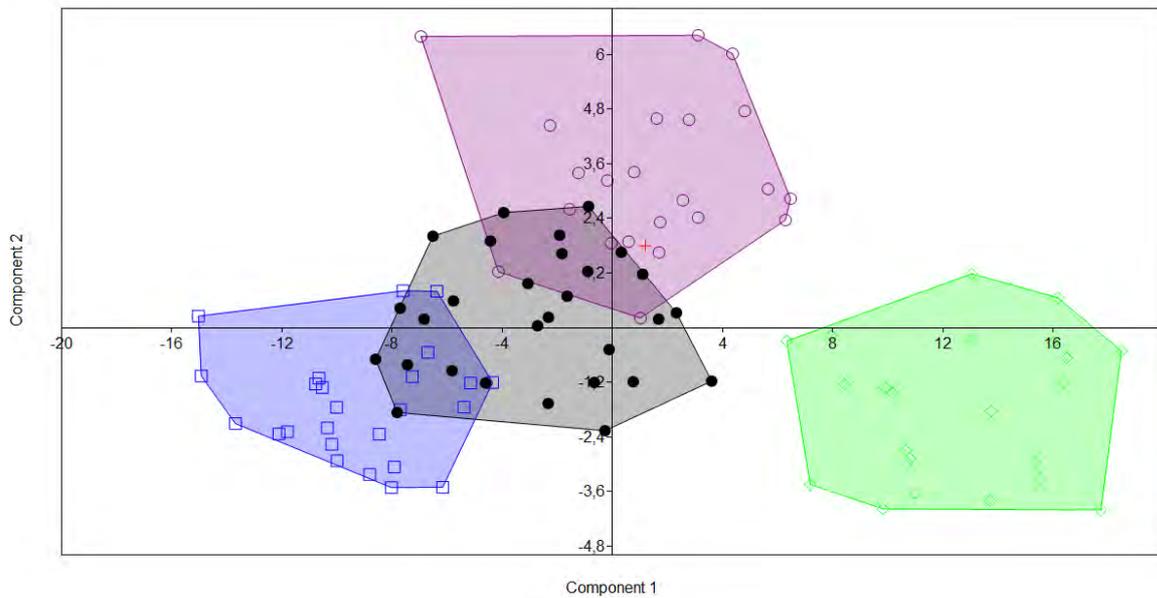


Figura 43: Gráfico de los primeros dos componentes principales: azul: *L. griseus*; negro: *L. gymnocercus*; verde: *L. culpaeus*; violeta: *C. thous*; cruz roja: FC-DPV 1885.

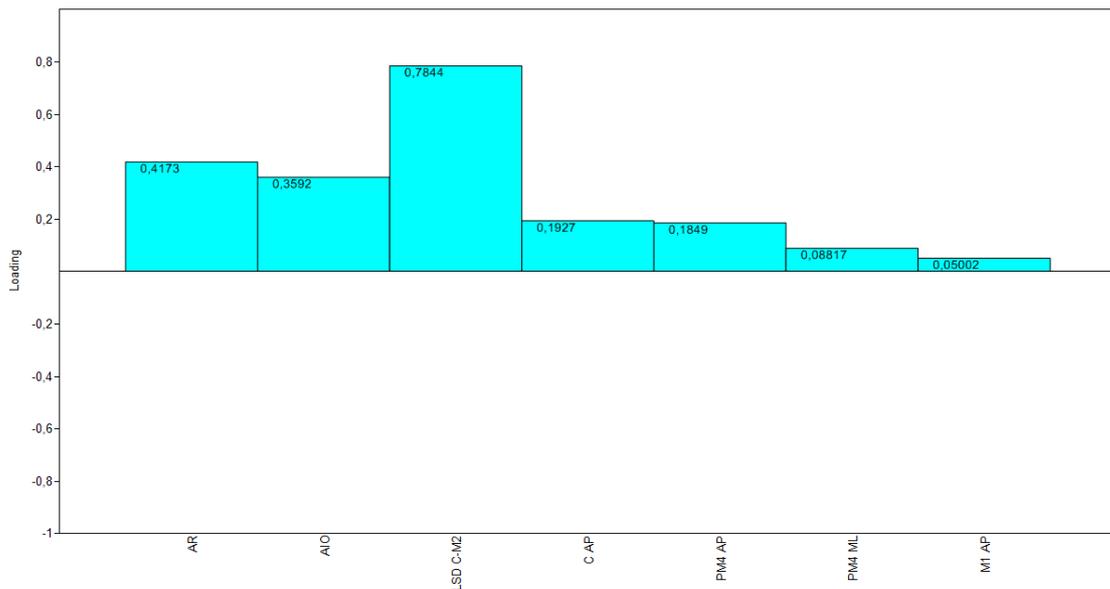


Figura 44: Gráfico de coeficientes de carga del componente principal 1, para todas las variables.

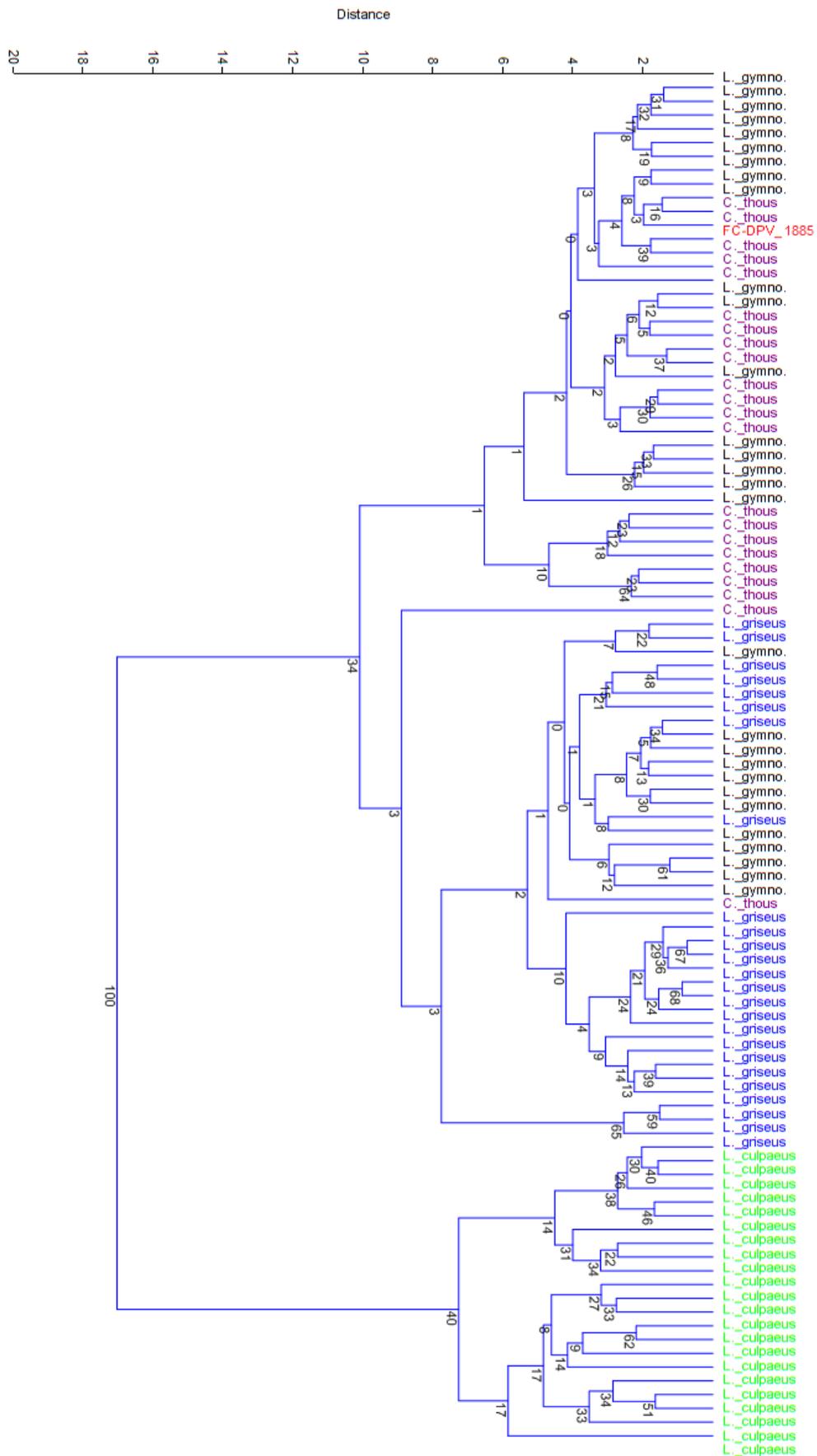


Figura 45: Dendrograma de análisis de Cluster Jerárquico: algoritmo utilizado de grupos pareados (“paired group”), medida de similitud euclídeana (Euclidean). Los valores indican los porcentajes obtenidos luego de efectuar 1000 pseudorréplicas.

FC-DPV 679

Medidas tenidas en cuenta: m1AP; m1ML. Los datos de los ejemplares de *Lycalopex culpaeus* y *Lycalopex griseus* provienen de la bibliografía (Prevosti *et al.*, 2015: Apéndice S2), mientras que los de *Cerdocyon thous* y *Lycalopex gymnocercus* fueron medidos de especímenes alojados en la Colección de Vertebrados de Facultad de Ciencias (UdelaR) (Anexo 3B: Tabla 8 y Tabla 9).

PC	Eigenvalue	% variance
1	2,35286	91,774
2	0,210895	8,226

Tabla 16: Valores de la varianza para cada componente principal para el material FC-DPV 679.

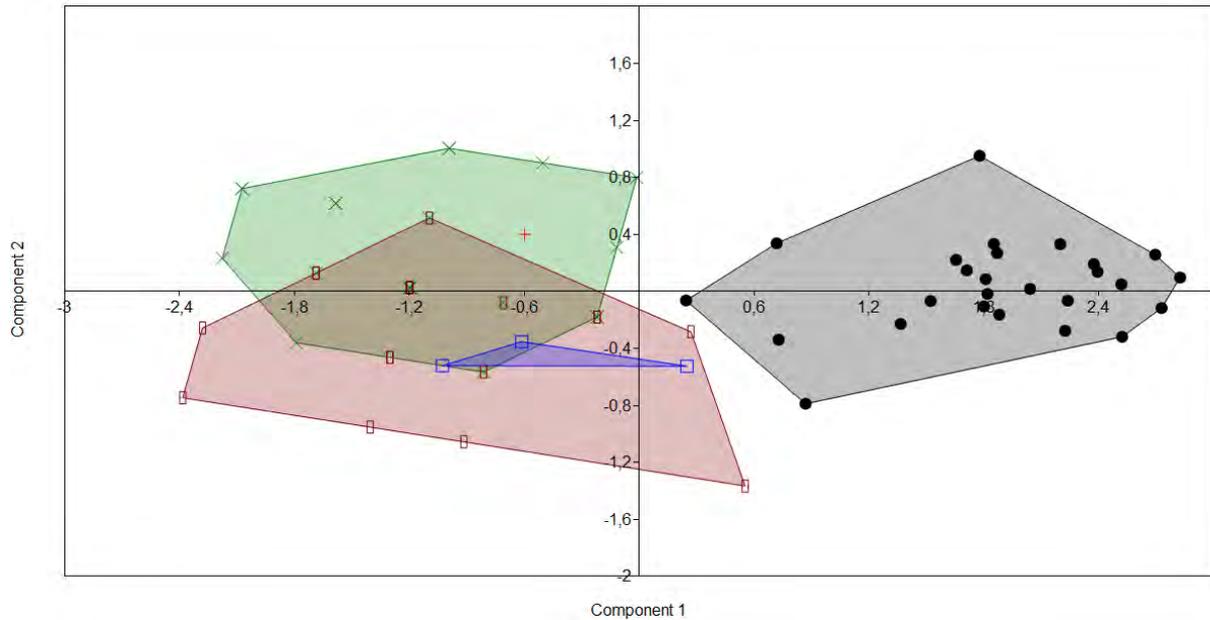


Figura 46: Gráfico de los primeros dos componentes principales: marrón: *L. gymnocercus*; azul: *L. griseus*; verde: *C. thous*; negro: *L. culpaeus*; cruz roja: FC-DPV 679.

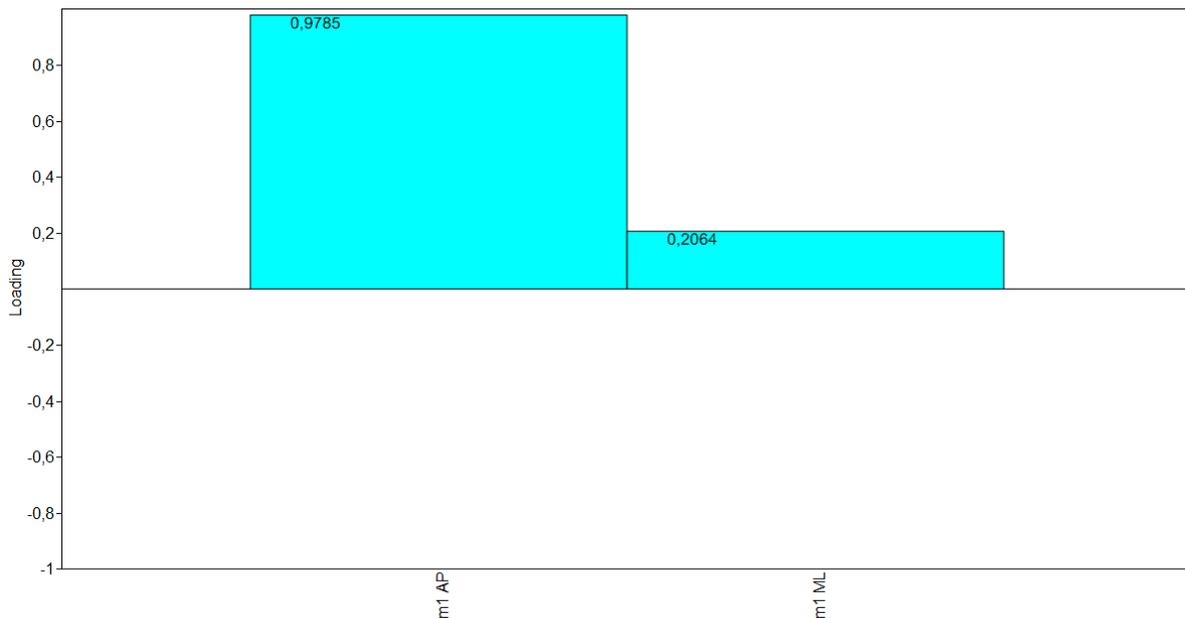


Figura 47: Gráfico de coeficientes de carga del componente principal 1, para todas las variables.

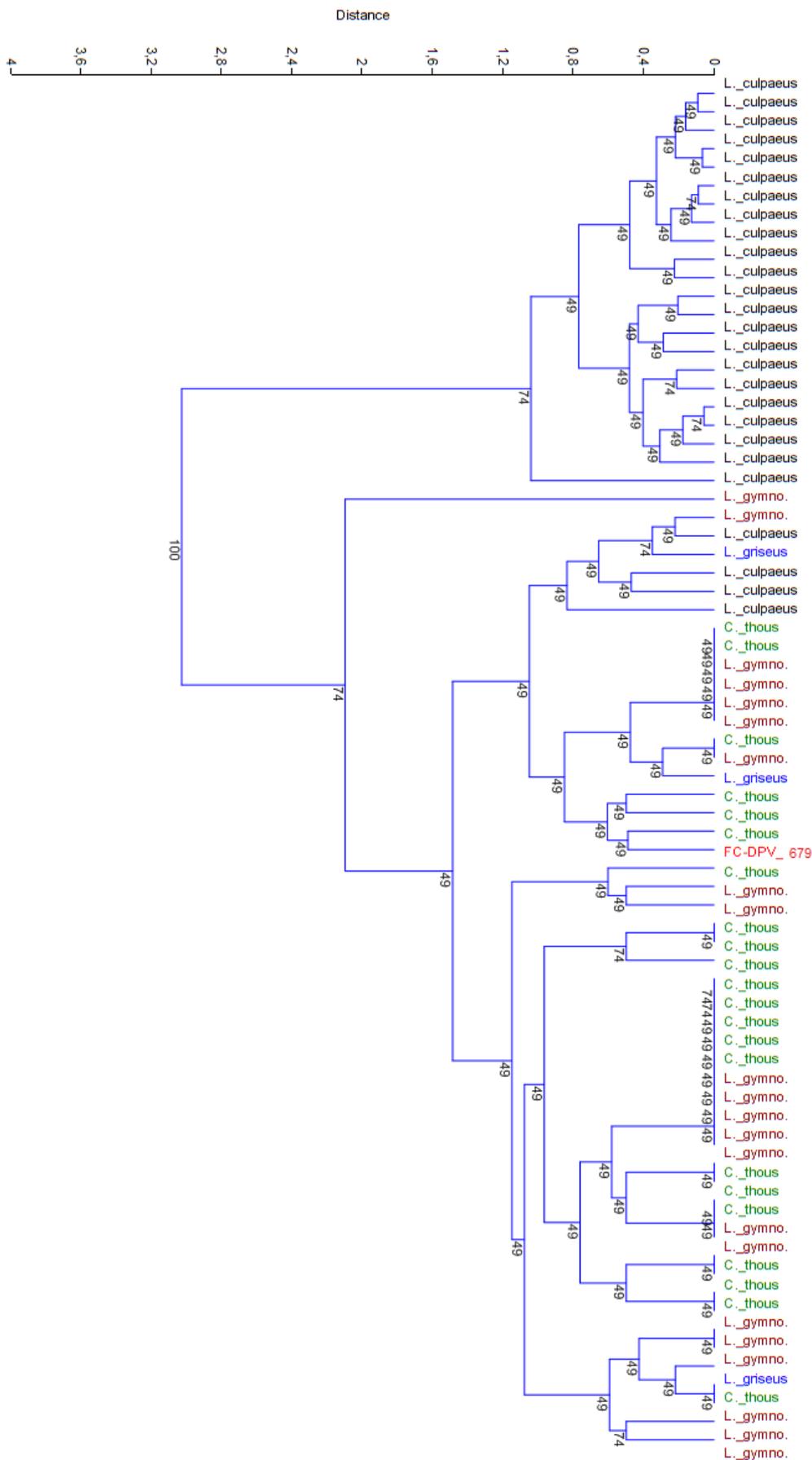


Figura 48: Dendrograma de análisis de Cluster Jerárquico: algoritmo utilizado de grupos pareados (“paired group”), medida de similitud euclideana (Euclidean). Los valores indican los porcentajes obtenidos luego de efectuar 1000 pseudorréplicas.

CCL SN

Medidas tenidas en cuenta: cAP; cML; pm2AP; pm2ML. Los datos de los ejemplares de *Lycalopex culpaeus*, *Lycalopex griseus*, *Dusicyon avus* y *Dusicyon australis* provienen de la bibliografía (Prevosti *et al.*, 2015: Apéndice S2), mientras que los de *Cerdocyon thous* y *Lycalopex gymnocercus* fueron medidos de especímenes alojados en la Colección Mastozoológica del Museo Nacional de Historia Natural (Anexo 3B: Tabla 1 y Tabla 2).

PC	Eigenvalue	% variance
1	5,93274	89,019
2	0,405795	6,0889
3	0,229276	3,4402
4	0,0967296	1,4514

Tabla 17: Valores de la varianza para cada componente principal para el material CCL SN.

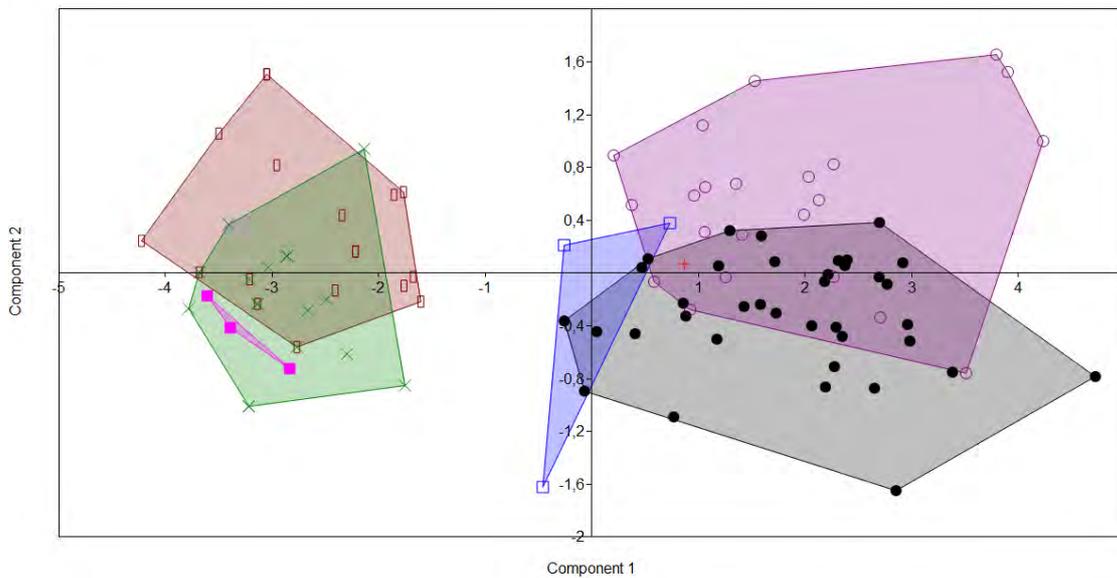


Figura 49: Gráfico de los primeros dos componentes principales: marrón: *Cerdocyon thous*; verde: *Lycalopex gymnocercus*; rosado: *Lycalopex griseus*; azul: *Dusicyon australis*; negro: *Lycalopex culpaeus*; violeta: *Dusicyon avus*; cruz roja: CCL SN.

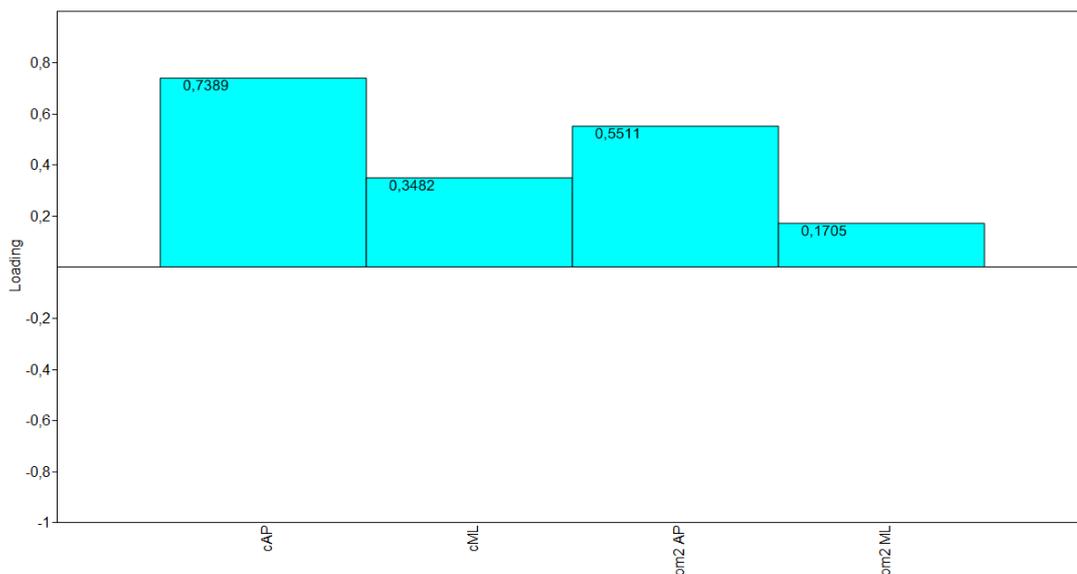


Figura 50: Gráfico de coeficientes de carga del componente principal 1, para todas las variables.

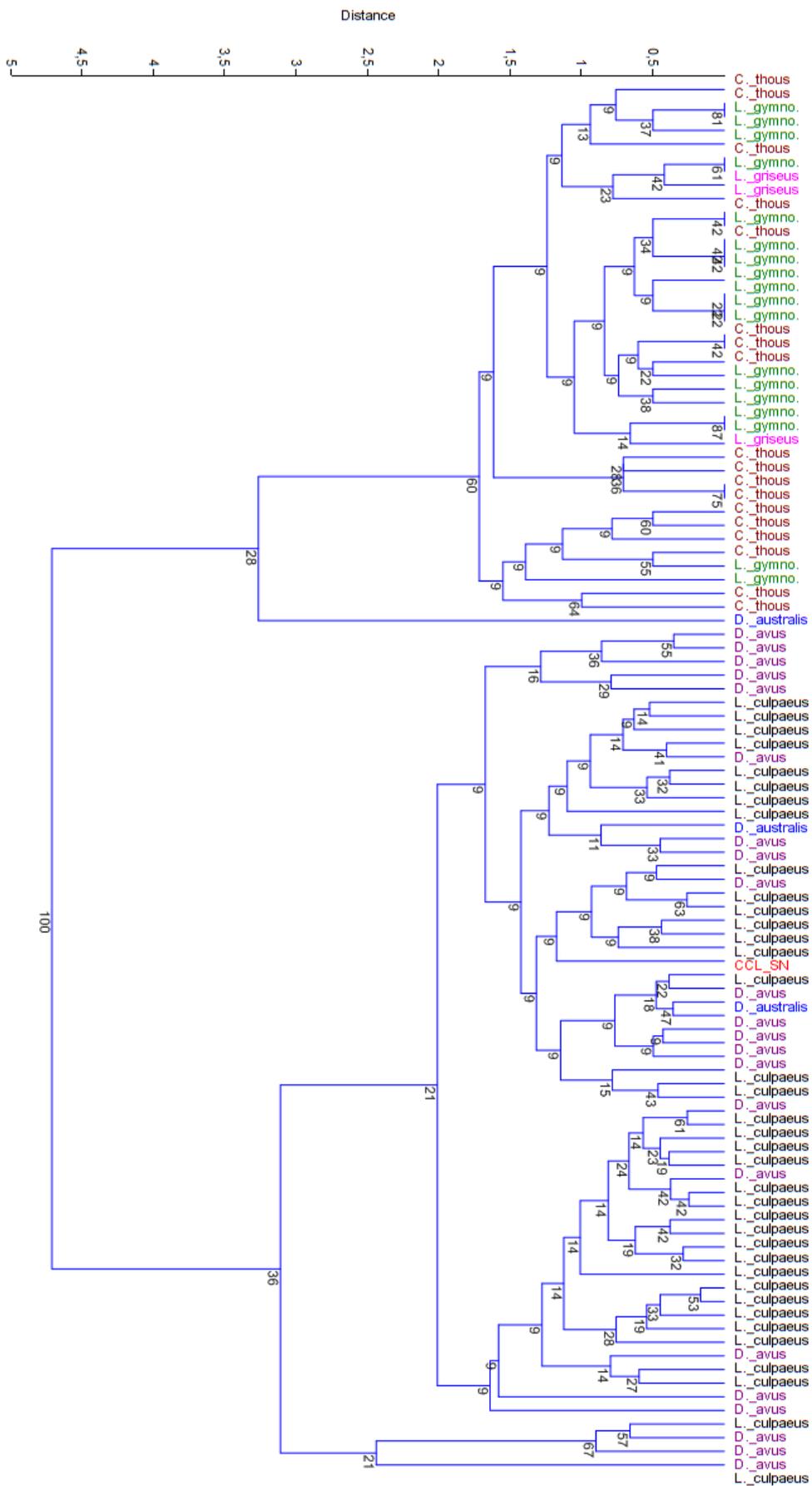


Figura 51: Dendrograma de análisis de Cluster Jerárquico: algoritmo utilizado de grupos pareados (“paired group”), medida de similitud euclídeana (Euclidean). Los valores indican los porcentajes obtenidos luego de efectuar 1000 pseudorréplicas.

FC-DPV 777

Medidas tenidas en cuenta: LSD C-M2; CAP; PM4AP; PM4ML; M1AP; M1ML. Los datos de los ejemplares de *Lycalopex gymnocercus*, *L. culpaeus* y *L. griseus* provienen de la bibliografía (Prevosti *et al.*, 2005) mientras que los de *Cerdocyon thous* fueron medidos de especímenes de la Colección de Vertebrados de la Facultad de Ciencias (UdelaR) (Anexo 3B: Tabla 7).

PC	Eigenvalue	% variance	PC	Eigenvalue	% variance
1	51,1116	94,38	4	0,402498	0,74324
2	1,12678	2,0807	5	0,298936	0,552
3	0,99467	1,8367	6	0,220345	0,40688

Tabla 18: Valores de la varianza para cada componente principal para el material FC-DPV 777.

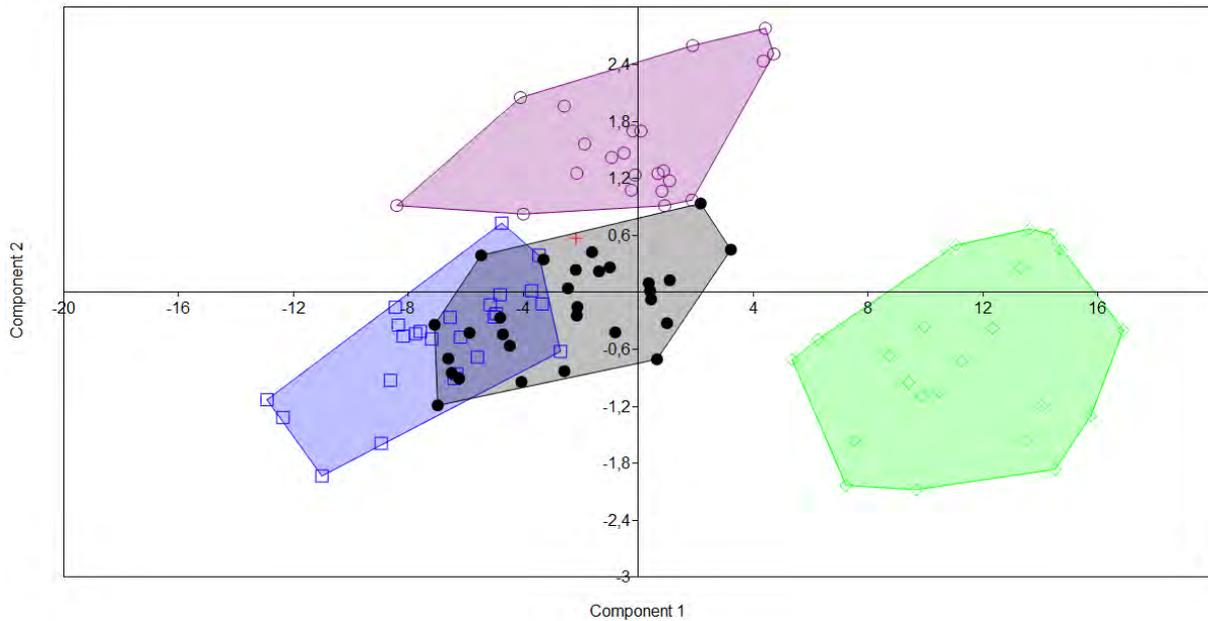


Figura 52: Gráfico de los primeros dos componentes principales: azul: *L. griseus*; negro: *L. gymnocercus*; verde: *L. culpaeus*; violeta: *C. thous*; cruz roja: FC-DPV 777.

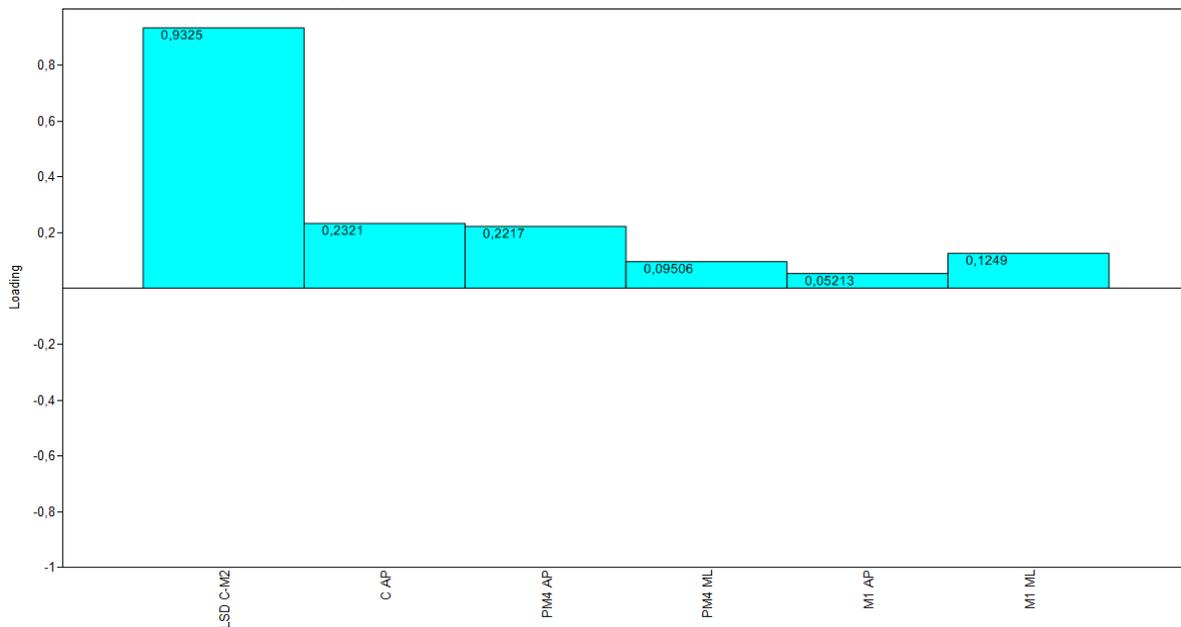


Figura 53: Gráfico de coeficientes de carga del componente principal 1, para todas las variables.

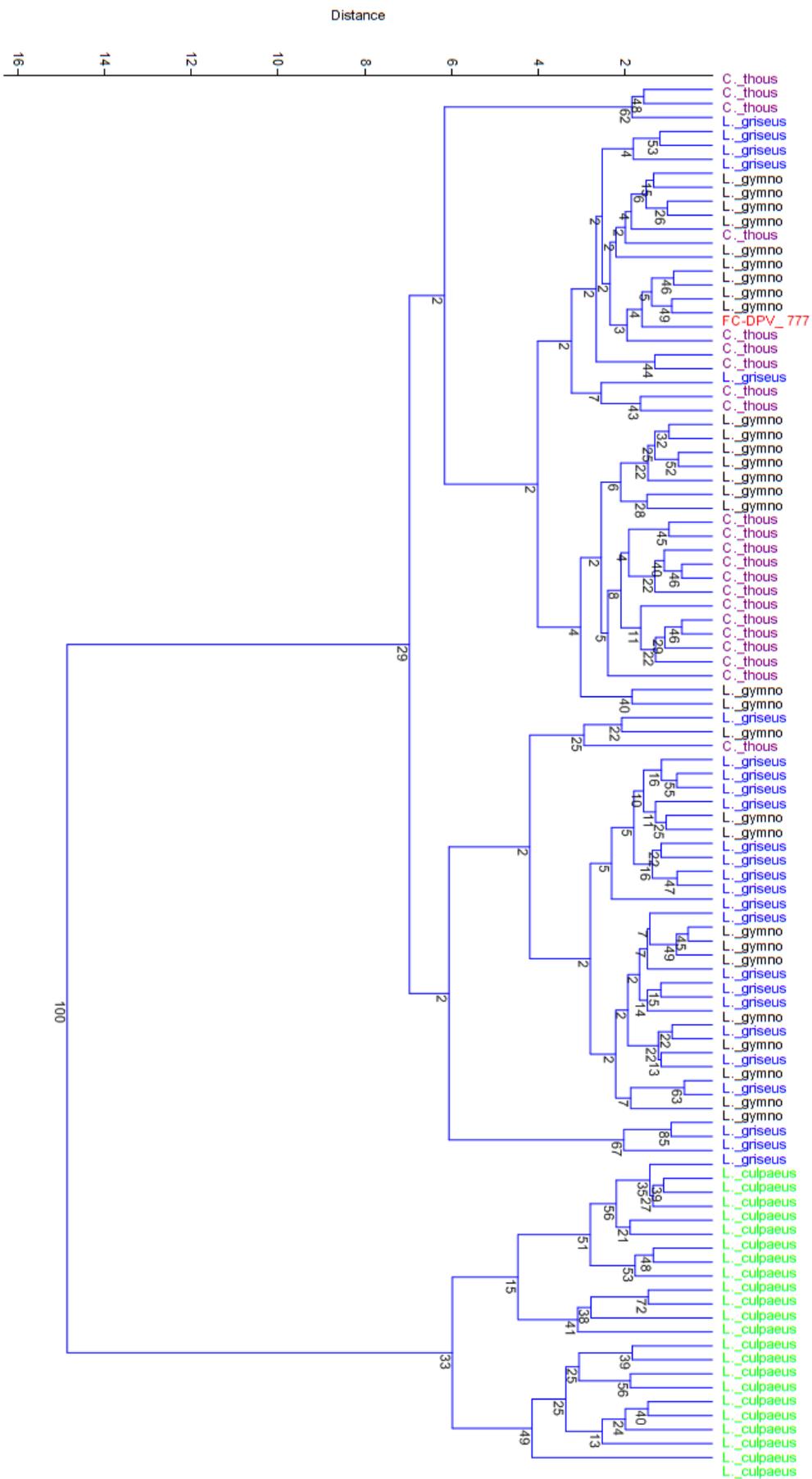


Figura 54: Dendrograma de análisis de Cluster Jerárquico: algoritmo utilizado de grupos pareados (“paired group”), medida de similitud euclídeana (Euclidean). Los valores indican los porcentajes obtenidos luego de efectuar 1000 pseudorréplicas.

FC-DPV 2855

Medidas tenidas en cuenta: PM4 AP; PM4 ML; M1AP; M1 ML. Los datos de los ejemplares de *Cerdocyon thous* y algunos de *Lycalopex gymnocercus* fueron medidos de especímenes de la Colección de Vertebrados de la Facultad de Ciencias (UdelaR) (Anexo 3B: Tabla 7 y Tabla 9), mientras que los restantes datos de *L. gymnocercus* y la totalidad de *L. culpaeus* y *L. griseus* provienen de la bibliografía (Prevosti *et al.*, 2005; Prevosti *et al.*, 2015: Apéndice S2).

PC	Eigenvalue	% variance
1	6,4024	79,077
2	0,852099	10,524
3	0,46626	5,7588
4	0,375697	4,6403

Tabla 19: Valores de la varianza para cada componente principal para el material FC-DPV 2855.

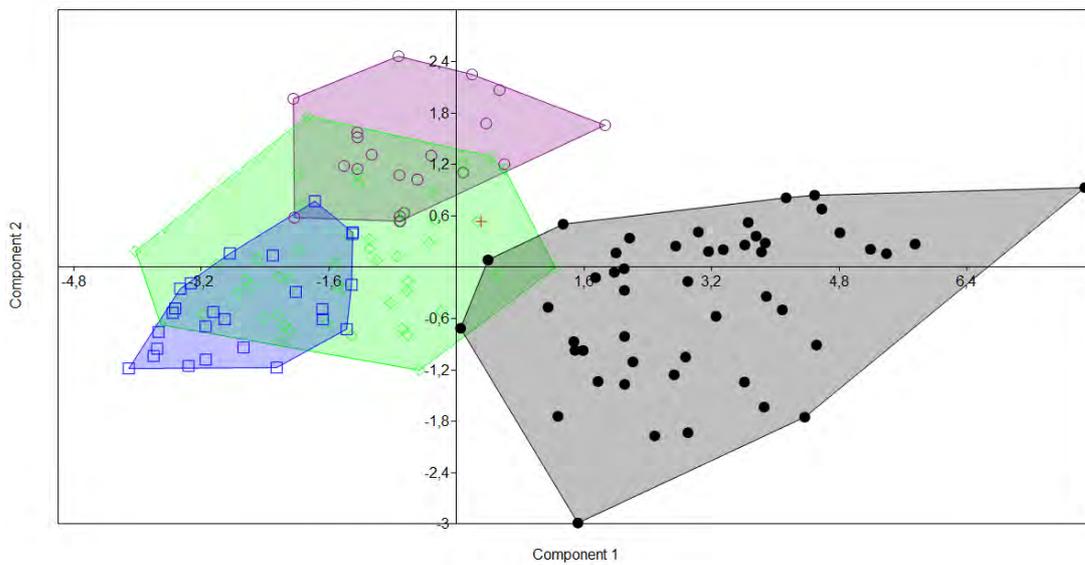


Figura 55: Gráfico de los primeros dos componentes principales: verde: *L. gymnocercus*; azul: *L. griseus*; violeta: *C. thous*; negro: *L. culpaeus*; cruz roja: FC-DPV 2855.

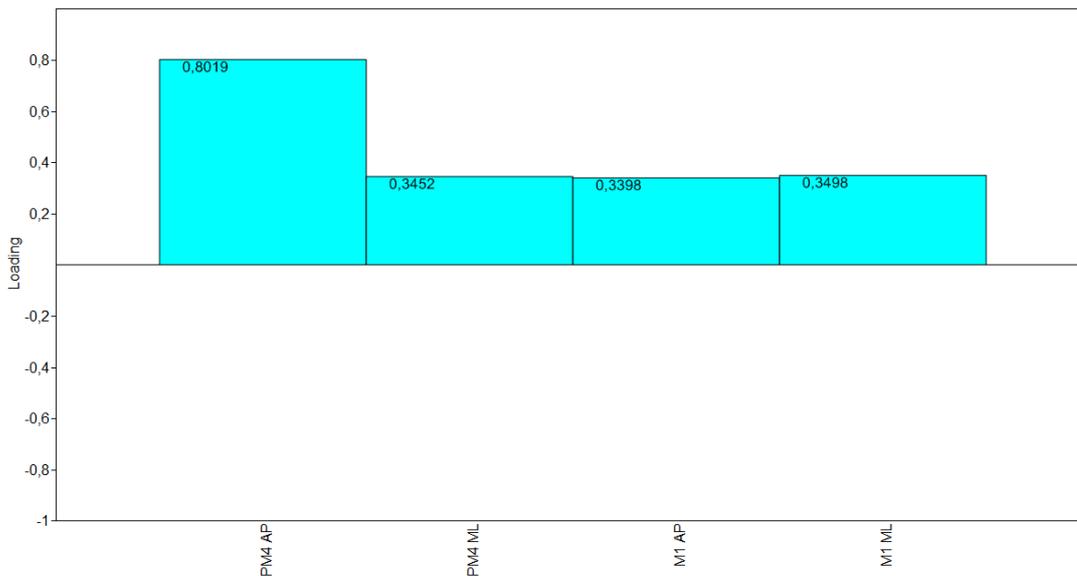


Figura 56: Gráfico de coeficientes de carga del componente principal 1, para todas las variables.

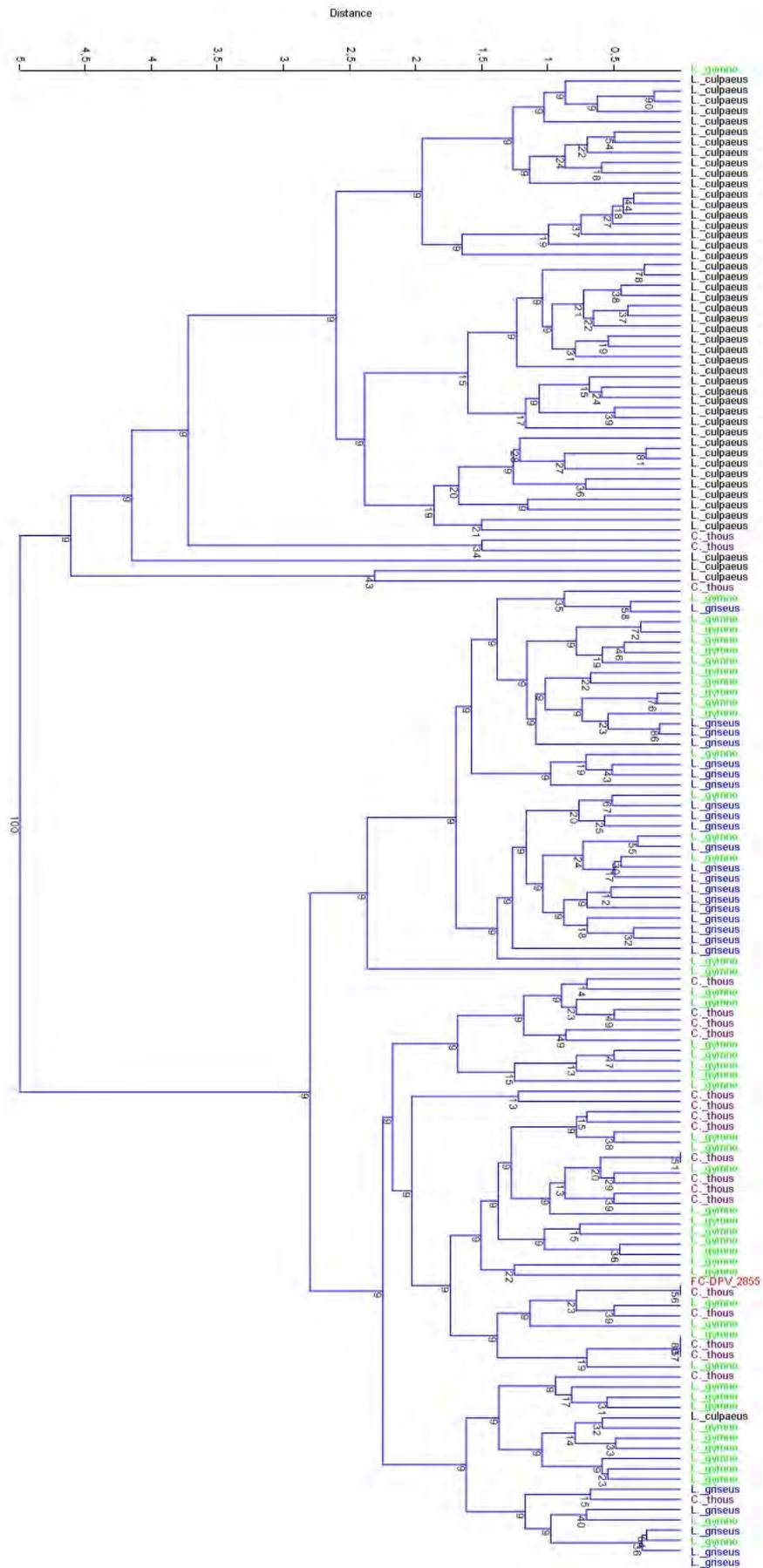


Figura 57: Dendrograma de análisis de Cluster Jerárquico: algoritmo utilizado de grupos pareados (“paired group”), medida de similitud euclidiana (Euclidean). Los valores indican los porcentajes obtenidos luego de efectuar 1000 pseudorréplicas.

FC-DPV 2936

Medidas tenidas en cuenta: Hm1; m1AP; m1ML; m2AP; m2ML. Los datos de los ejemplares de *Lycalopex culpaeus*, *Dusicyon australis* y *Dusicyon avus* provienen de la bibliografía (Prevosti *et al.*, 2015: Apéndice S2).

PC	Eigenvalue	% variance
1	6,2131	67,594
2	2,54971	27,739
3	0,289934	3,1543
4	0,0906679	0,98639
5	0,0484465	0,52706

Tabla 20: Valores de la varianza para cada componente principal para el material FC-DPV 2936.

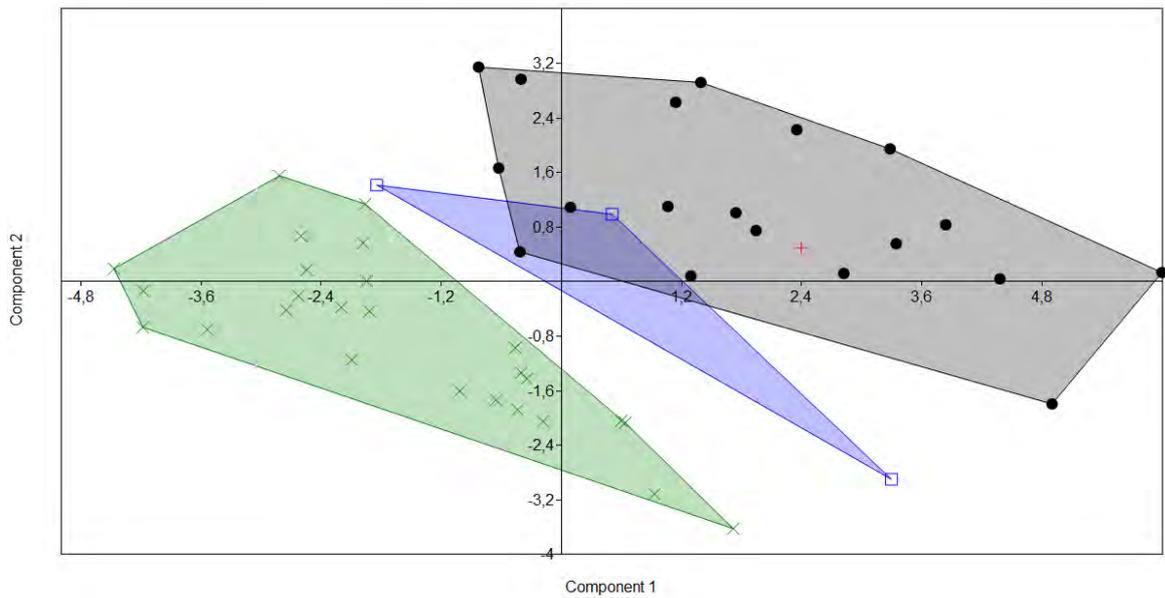


Figura 58: Gráfico de los primeros dos componentes principales: verde: *L. culpaeus*; azul: *D. australis*; negro: *D. avus*; cruz roja: FC-DPV 2936.

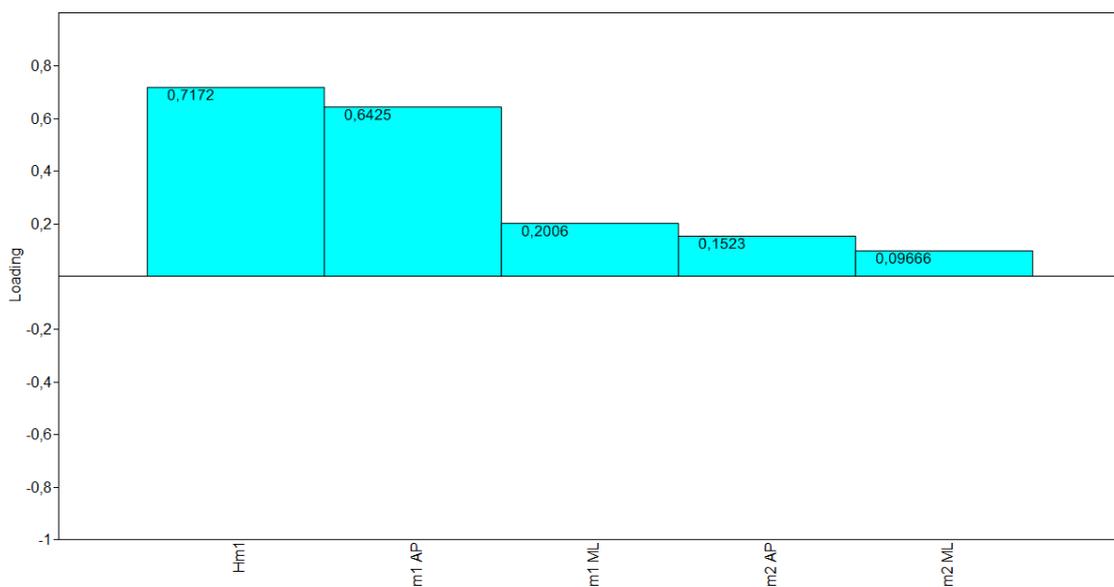


Figura 59: Gráfico de coeficientes de carga del componente principal 1, para todas la variables.

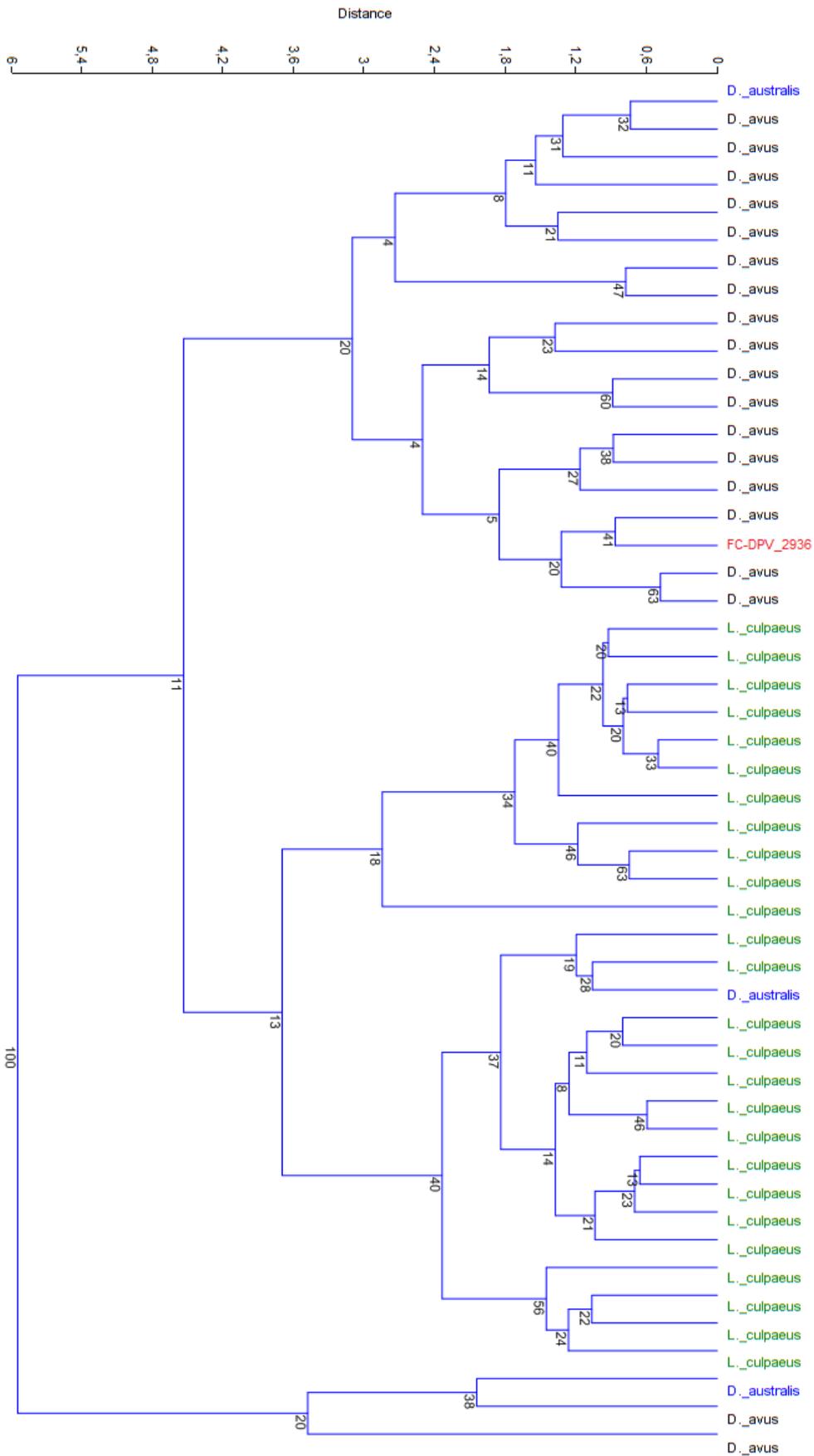


Figura 60: Dendrograma de análisis de Cluster Jerárquico: algoritmo utilizado de grupos pareados (“paired group”), medida de similitud euclídeana (Euclidean). Los valores indican los porcentajes obtenidos luego de efectuar 1000 pseudorréplicas.

FC-DPV 875

Medidas craneales tenidas en cuenta: LT; M1AP; M1ML; M2AP; M2ML. Los datos de los ejemplares *Didelphis albiventris* y *Didelphis marsupialis* fueron medidos de ejemplares alojados en la Colección Mastozoológica del Museo Nacional de Historia Natural (MNHN) de Montevideo (Anexo 3B: Tabla 3 y Tabla 5).

PC	Eigenvalue	% variance
1	158,152	99,661
2	0,318003	0,20039
3	0,140006	0,088226
4	0,0428732	0,027017
5	0,0366729	0,02311

Tabla 21: Valores de la varianza para cada componente principal, en base a medidas craneales, para el material FC-DPV 875.

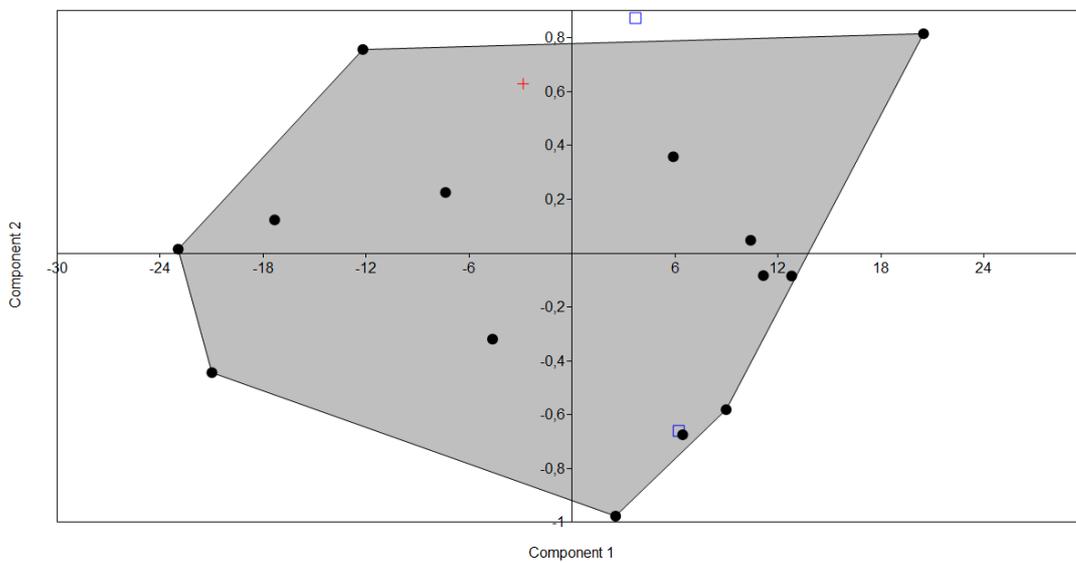


Figura 61: Gráfico de los primeros dos componentes principales: cuadrados azules: *Didelphis marsupialis*; negro: *Didelphis albiventris*; cruz roja: FC-DPV 875.

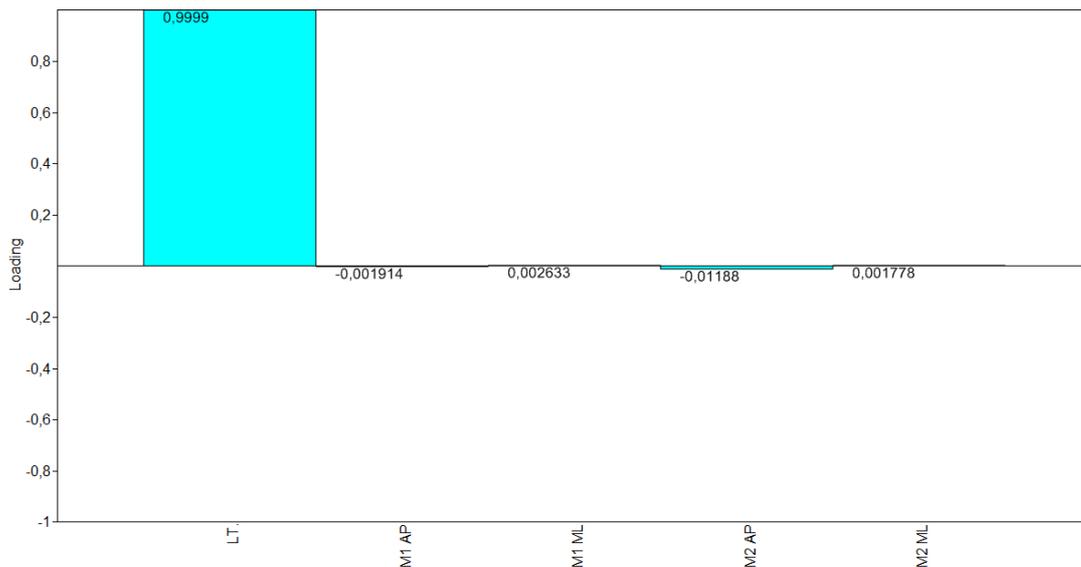


Figura 62: Gráfico de coeficientes de carga del componente principal 1, para todas las variables.

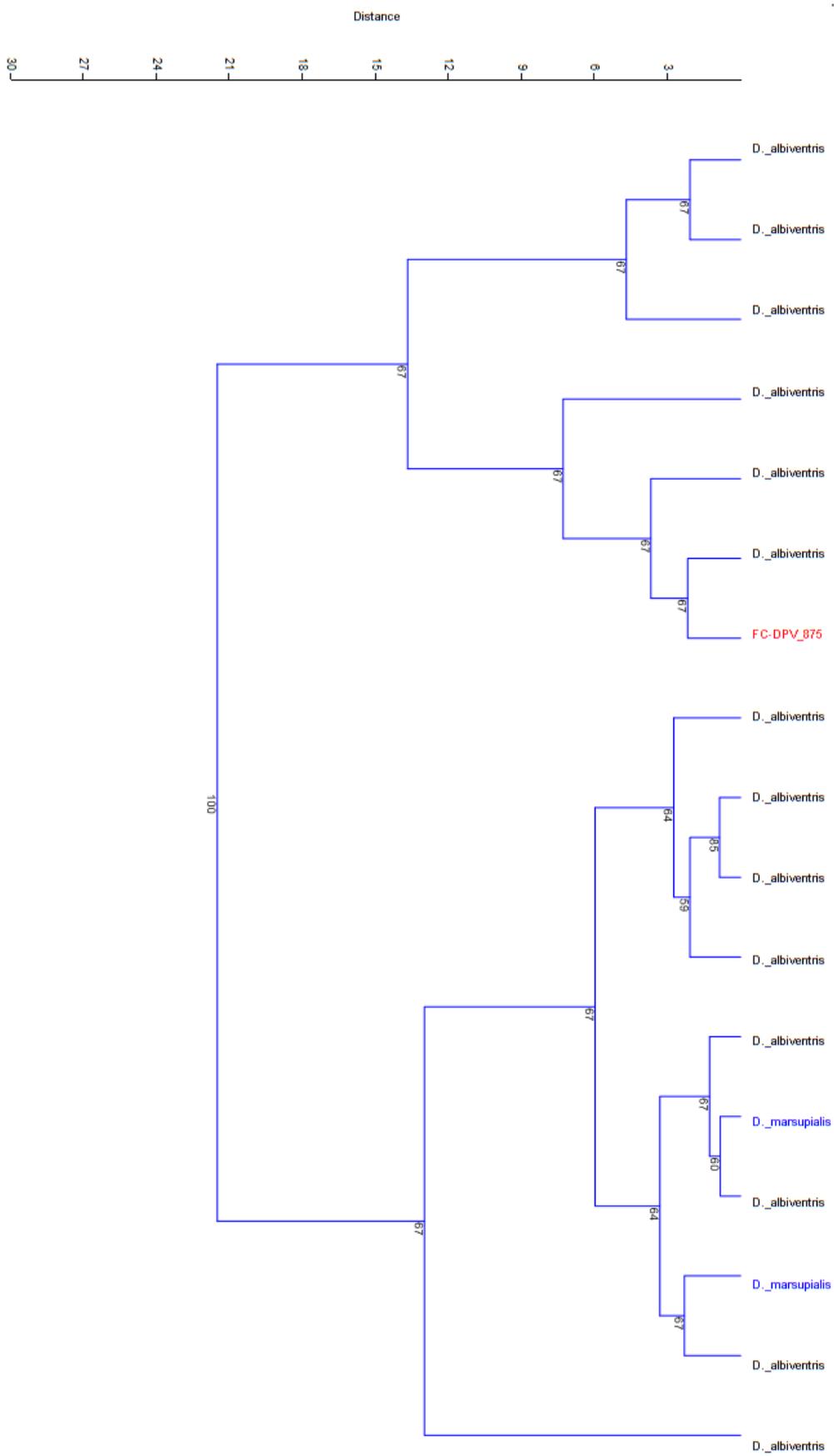


Figura 63: Dendrograma de análisis de Cluster Jerárquico: algoritmo utilizado de grupos pareados (“paired group”), medida de similitud euclídeana (Euclidean). Los valores indican los porcentajes obtenidos luego de efectuar 1000 pseudorréplicas.

Medidas mandibulares tenidas en cuenta: LT; LSD i-m4; m2AP; m2ML; m3AP, m3ML; m4AP; m4ML. Los datos de los ejemplares *Didelphis albiventris* y *Didelphis marsupialis* fueron medidos de ejemplares alojados en la Colección Mastozoológica del Museo Nacional de Historia Natural (MNHN) de Montevideo (Anexo 3B: Tabla 4 y Tabla 6).

PC	Eigenvalue	% variance	PC	Eigenvalue	% variance
1	90,1113	97,134	5	0,088833	0,095756
2	2,00583	2,1621	6	0,0483338	0,0521
3	0,29531	0,31832	7	0,0400411	0,043161
4	0,160762	0,17329	8	0,0200325	0,021594

Tabla 22: Valores de la varianza para cada componente principal, en base a medidas mandibulares, para el material FC-DPV 875.

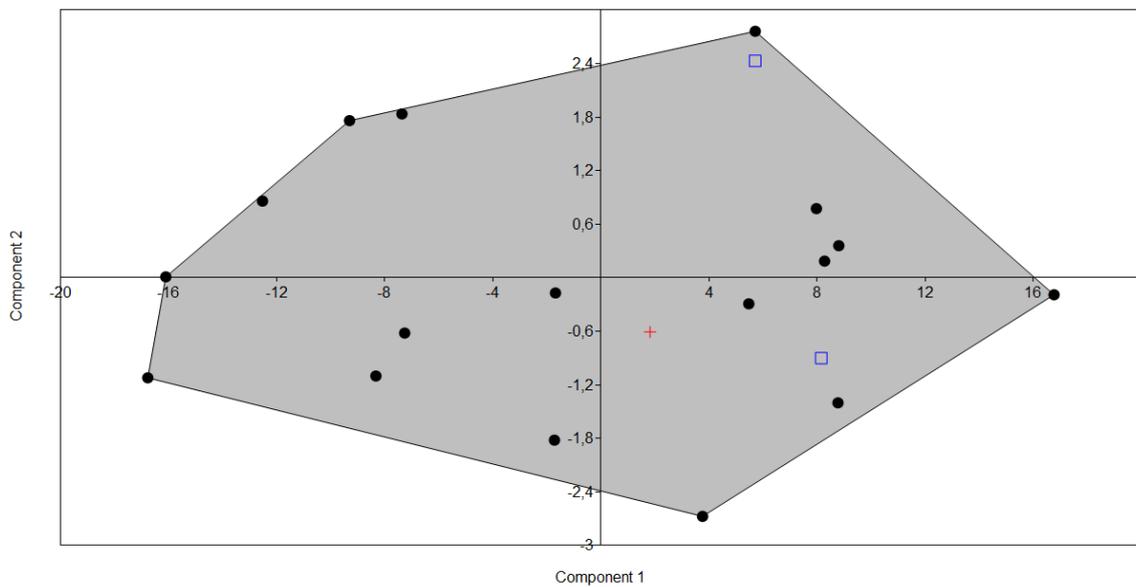


Figura 64: Gráfico de los primeros dos componentes principales: cuadrados azules: *Didelphis marsupialis*; negro: *Didelphis albiventris*; cruz roja: FC-DPV 875.

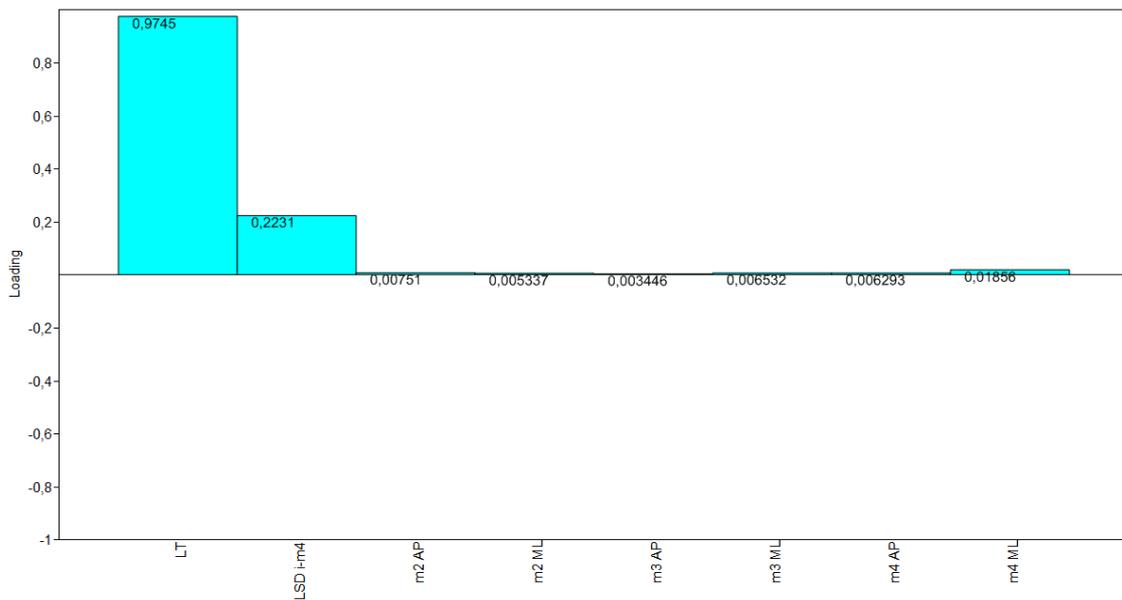


Figura 65: Gráfico de coeficientes de carga del componente principal 1, para todas las variables.

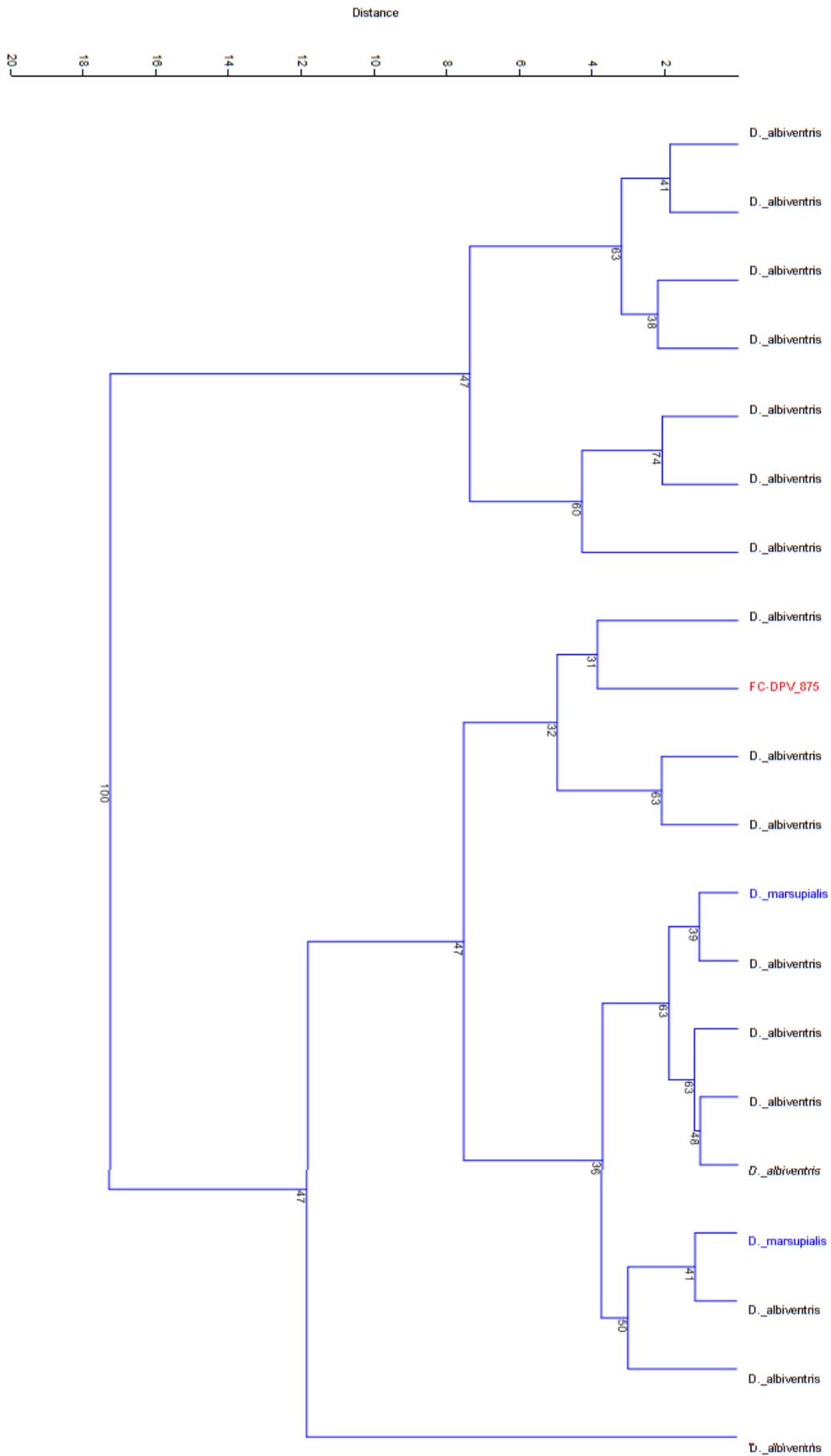


Figura 66: Dendrograma de análisis de Cluster Jerárquico: algoritmo utilizado de grupos pareados (“paired group”), medida de similitud euclidea (Euclidean). Los valores indican los porcentajes obtenidos luego de efectuar 1000 pseudorréplicas.

Anexo 3B: Especímenes y datos utilizados en los análisis multivariados

Museo Nacional de Historia Natural (MNHN)

Cerdocyon thous

MNHN	canino AP	canino ML	pm2 AP	pm2 ML
4716	5	4	6.5	3
7909	7	5	7.5	4
7352	6.5	5	6.5	3
2767	6.5	5.5	8	3
2644	6.5	5	7	3.5
2695	6	4	7	3
2713	6.5	5	8	3.5
1287	5.5	5	7.5	3
706	6	5	6.5	3
252	5.5	4.5	6.5	3
1254	6.5	5	7.5	3
2540	5	4.5	7.5	3
2643	5	5	8	3
1232	7	6	7	4
2650	7	5	7.5	3.5
869	5	5	8	3
829	6.5	5	7.5	3
1134	6	6	7	4

Tabla 1: Diámetros antero-posterior y medio-lateral del canino y del premolar 2 inferiores de *Cerdocyon thous*. Medidas expresadas en mm. Abreviaturas en el texto.

Lycalopex gymnocercus

MNHN	canino AP	canino ML	pm2 AP	pm2 ML
6280	6.5	4.5	6	3
281	6	5	7	3
273	6.5	4.5	6	3
1217	6	4	7	3
271	6	5	6.5	3
269	6.5	4.5	7	3
267	7.5	5	7	3
264	6	5	7	3
1082	6	5	6.5	3
1219	6.5	5	6.5	3
142	7	4.5	7	3
272	6	4.5	7	3
1050	6.5	5	7	3
953	6	5	7	3
1014	5.5	4.5	6.5	3
950	5.5	5	6	3
2648	6	5.5	8	3
1940	5.5	4.5	7	3

Tabla 2: Diámetros antero-posterior y medio-lateral del canino y del premolar 2 inferiores de *Lycalopex gymnocercus*. Medidas expresadas en mm. Abreviaturas en el texto.

Didelphis albiventris

MNHN	LT	M1 AP	M1 ML	M2 AP	M2 ML
4302	112.29	4.07	3.86	4.05	4.59
2038	126.33	5.34	4.22	4.76	4.89
1267	118.64	4.15	4.16	4.36	5.17
2040	108.38	4.03	3.51	3.89	4.54
2541	116.25	4.41	4.60	4.17	4.78
4710	82.90	4.50	4.32	4.53	4.87
4712	93.67	4.97	4.56	5.15	4.87
3969	116.99	4.11	4.89	4.14	4.61
1929	88.53	4.56	3.93	5.12	4.80
5533	98.48	4.64	4.10	4.75	5.02
1161	114.83	4.02	3.79	4.43	4.54
103	111.75	4.60	4.29	4.57	5.24
2642	101.22	4.21	3.71	4.74	4.80
5523	84.87	4.28	3.86	4.67	4.45

Tabla 3: Medidas cráneo-dentarias de *Didelphis albiventris*, expresadas en mm. Abreviaturas en el texto.

MNHN	LT	LSD i-m4	m2 AP	m2 ML	m3 AP	m3 ML	m4 AP	m4 ML
4302	87.95	48.99	4.38	3.17	4.86	3.09	5.33	3.00
2038	98.94	51.57	4.79	2.84	4.48	3.32	5.31	3.55
1267	91.41	48.64	4.35	2.90	4.79	3.33	5.17	3.50
2040	86.79	46.48	3.28	2.58	4.35	2.83	4.53	3.06
2541	91.05	50.34	4.52	3.01	5.23	3.11	5.61	3.30
3178	81.29	45.90	4.22	2.83	5.23	2.70	5.33	2.80
3961	74.68	45.19	3.81	2.72	4.40	3.25	5.12	2.63
4710	66.45	43.30	3.76	2.94	4.22	2.92	4.88	2.97
4712	73.09	47.76	4.21	2.71	4.85	2.91	4.79	2.61
3969	90.58	50.12	4.27	2.32	4.57	3.05	5.46	2.81
1929	70.17	46.02	4.70	2.93	4.68	3.15	5.62	2.83
5533	74.95	48.26	3.90	2.95	4.85	3.32	5.45	3.24
1161	90.15	50.62	4.27	2.61	5.30	3.13	5.35	2.88
103	87.52	51.96	5.20	2.81	4.50	2.95	5.25	2.79
4703	75.64	45.77	4.98	2.70	4.66	2.39	4.95	2.50
2642	80.94	47.55	3.96	2.94	4.31	2.92	5.87	3.35
5523	66.88	44.36	4.85	2.40	5.30	3.11	5.44	2.80

Tabla 4: Medidas mandibulares y serie dentaria de *Didelphis albiventris*, expresadas en mm. Abreviaturas en el texto.

Didelphis marsupialis

MNHN	LT	M1 AP	M1 ML	M2 AP	M2 ML
3409	112.07	4.10	3.42	4.70	4.39
5530	109.55	4.84	4.24	5.33	5.39

Tabla 5: Medidas cráneo-dentarias de *Didelphis marsupialis*, expresadas en mm. Abreviaturas en el texto.

MNHN	LT	LSD i-m4	m2 AP	m2 ML	m3 AP	m3 ML	m4 AP	m4 ML
3409	90.70	49.00	4.30	3.32	4.87	2.98	5.46	3.16
5530	87.56	51.71	4.51	3.10	4.71	3.19	5.28	3.55

Tabla 6: Medidas mandibulares y serie dentaria de *Didelphis marsupialis*, expresadas en mm. Abreviaturas en el texto.

Colección de Vertebrados de Facultad de Ciencias (ZVC-M)

Cerdocyon thous

ZVC-M	AIO	AR	LDS C-M2	C AP	PM4 AP	PM4 ML	M1 AP	M1 ML
5574	33	26	64	7	12	6.5	9.5	11.5
3839	33	25	63	6	12.5	8	8	12
5597	29	21	54	6	12.5	8	10	13
13	31.5	26	65	6.5	12.5	8.5	10	12
128	29	23	59	6.5	12	8	8.5	11.5
1120	29.5	24	64	7	13	8	9	12
5622	28	22	63	6	12	7.5	8.5	11
2	29	23	64	7	12	7.5	9	12.5
5611	28	24	64	6.5	12	8	8	13
1174	28.5	24	61.5	6	12	7.5	9	11
5600	29.5	24	65	7	12	8	8	13
5598	31	24	67	7	13.5	8	11	14
5620	31	25	68	6	13	7.5	10	13
316	29	24.5	62	6	13	7	10	13
1121	29	22	61.5	5.5	11	6.5	8.5	12.5
5619	30	26	67.5	7	12.5	7.5	11	13
5592	31	25	63.5	6.5	12	7	9.5	11
102	31	23	63	6	12.5	8	9	12
5	28	23	63	6.5	12.5	7.5	9	12
11	26.5	23.5	64	7	12	7.5	8.5	13
5578	27.5	23	61	6	11	7	9.5	11
34	25	22	59	6	12	8	10	11

Tabla 7: Medidas cráneo-dentarias de *Cerdocyon thous*, expresadas en mm. Abreviaturas en el texto.

ZVC-M	m1 AP	m1 ML	m2 AP	m2 ML
5574	14.5	5.5	7	5
3839	14.5	7	7	5
5597	15	6.5	6.5	6.5
13	14	7	8	6.5
128	14	6	8.5	6
1120	14	6	8	6
5622	14	6	8.5	5
2	13	6	8	6
5611	13.5	6	8	6
1174	15	6	8	5
5600	13	6.5	9	5
5598	15	7	9	6
5620	13.5	6.5	8	6
316	15	6	8	5
1121	13.5	5.5	7	4.5
5619	14	7	7.5	6
5592	14	6	7.5	5
102	13.5	6.5	7	5
5	14	6.5	8	5.5

11	14	6	10	5.5
5578	14.5	6	9	5
34	13	6.5	8	6

Tabla 8: Medidas dentarias de la mandíbula de *Cerdocyon thous*, expresadas en mm. Abreviaturas en el texto.

Lycalopex gymnocercus

ZVC-M	PM4 AP	PM4 ML	M1 AP	M1 ML	m1 AP	m1 ML	m2 AP	m2 ML
1123	13	8	9.5	13	15	6	7	6
5575	11.5	6.5	8	12	14	6	7.5	5
5593	13	7.5	9	13	15.5	6	7	5
1746	12.5	8	8	12	14.5	5.5	7	5
1781	13	8	9.5	12.5	14	6	7	5
404	12	8	8	11.5	14.5	5	7	4.5
137	12.5	7	7.5	11	14	5.5	6	5
5614	12.5	5	8.5	10	14	5	7	4.5
5613	13	7	10	12	15	6	7.5	5
5617	13	8	9	12	14	6	7	5.5
401	14	7.5	9	13.5	15	6	7	4.5
5583	12.5	7.5	9	12.5	15	6	8	5.5
1782	12	7	8	10.5	13.5	6	6	5
5606	12.5	7	8	12	14	5.5	8	5
5504	13	7	9	12	14.5	6	8	6
1156	12.5	7	8	11	14	6	7	5
1783	12	8	8	13	14	6	7	5
5585	11.5	7	7	11	13	5	7.5	5
1122	12	7	9	11.5	13.5	6	7	5
403	11.5	7	8.5	11	14	6.5	6.5	5
402	11	7.5	9	11.5	13	5.5	6	5.5
5615	-	-	-	-	16	5	6.5	5

Tabla 9: Medidas dentarias del cráneo y mandíbula de *Lycalopex gymnocercus*, expresadas en mm. Abreviaturas en el texto.

ANEXO

4

Estimación de la altura de la corona para los caninos superiores de *Smilodon* Lund, 1842.

Una característica distintiva, aunque ciertamente no la única, para que un mamífero de dieta carnívora pueda ser considerado “dientes de sable” es la hipertrofia de los caninos superiores. Empero, dichas piezas dentales es difícil que se preserven intactas en materiales fósiles, debido esto a lo que implica el proceso mismo de fosilización. En base a datos provenientes de algunos ejemplares de *Smilodon populator* publicados (Méndez-Alzola, 1941; Churcher, 1967), y asumiendo similitud geométrica para individuos de la misma especie, se procedió a intentar inferir, de manera primaria y tentativa, la altura de la corona de dichos caninos hipertrofiados en un ejemplar de estudio (MNHN-P 957) (Tabla 1).

Abreviaturas Institucionales

MACN: Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”. Bs. As., Argentina.

MLP: Museo de la Universidad de La Plata. La Plata, Argentina.

MMP: Museo Municipal de Ciencias Naturales de Mar del Plata. Mar del Plata, Argentina.

MNHN- P: Museo Nacional de Historia Natural, Departamento de Paleontología. Montevideo, Uruguay.

	MACN 46	MLP 10-1	MLP 10-2	MMP 796	MNHN- P 957
CH	15.5	15.2	15	15.4	???
AP	4.7	4.9	4.5	5.1	5.2
ML	2.3	2.1	2.1	2.3	2.4

Tabla 1: Datos de altura de la corona (CH), diámetro antero-posterior (AP) y medio-lateral (ML) del canino superior de varios ejemplares de *S. populator*: MACN 46, MLP 10-1 y MLP 10-2 (Méndez-Alzola, 1941), MMP 796 (Churcher, 1967) y MNHN-P 957 (este trabajo). Mediciones expresadas en cm.

Tomando la altura de la corona (CH) como 100%, se procedió a determinar la proporción del diámetro AP y del ML con respecto a dicho valor (Tabla 2). Según ambos parámetros (AP y ML), y por el hecho de que los porcentajes varían, se obtiene un rango de mediciones posibles.

	MACN 46	MLP 10-1	MLP 10-2	MMP 796
CH	100	100	100	100
AP	30.3	32.2	30	33.1
ML	14.8	13.8	14	14.9

Tabla 2: Porcentajes del diámetro AP y ML del canino superior según la altura de la corona (CH) en los ejemplares de *S. populator* MACN 46, MLP 10-1, MLP 10-2 y MMP 796. En negrita se resaltan los valores máximos y mínimos para cada parámetro.

Teniendo en cuenta estas proporciones, se procedió a inferir las mismas en el ejemplar fósil ya mencionado (Tabla 3). Según el diámetro AP (que varía de 30 a 33.1%), la altura de la corona se encontraría en el rango de 15.7 a 17.3 cm. Si se toma como referencia el diámetro ML (13.8 a 14.9%), dicha medida se ubica entre 16.1 y 17.4 cm.

	MACN 46	MLP 10-1	MLP 10-2	MMP 796
AP	17.2	16.2	17.3	15.7
ML	16.2	17.4	17.1	16.1

Tabla 3: Estimación, en cm, de la altura de la corona en el ejemplar MNHN-P 957 según el correspondiente valor del diámetro AP y ML del canino superior en los materiales relevados. En negrita se resaltan los valores máximos y mínimos para cada parámetro.

Al promediar estos parámetros en los organismos relevados, se evidencia que el diámetro AP corresponde a un 31.4% de la altura de la corona, mientras que el diámetro ML representa un 14.4% de esta medida. Por dicha razón, según el diámetro AP la altura de la corona en el material de estudio sería de 16.6 cm, mientras que por el ML rondaría los 16.7 cm.