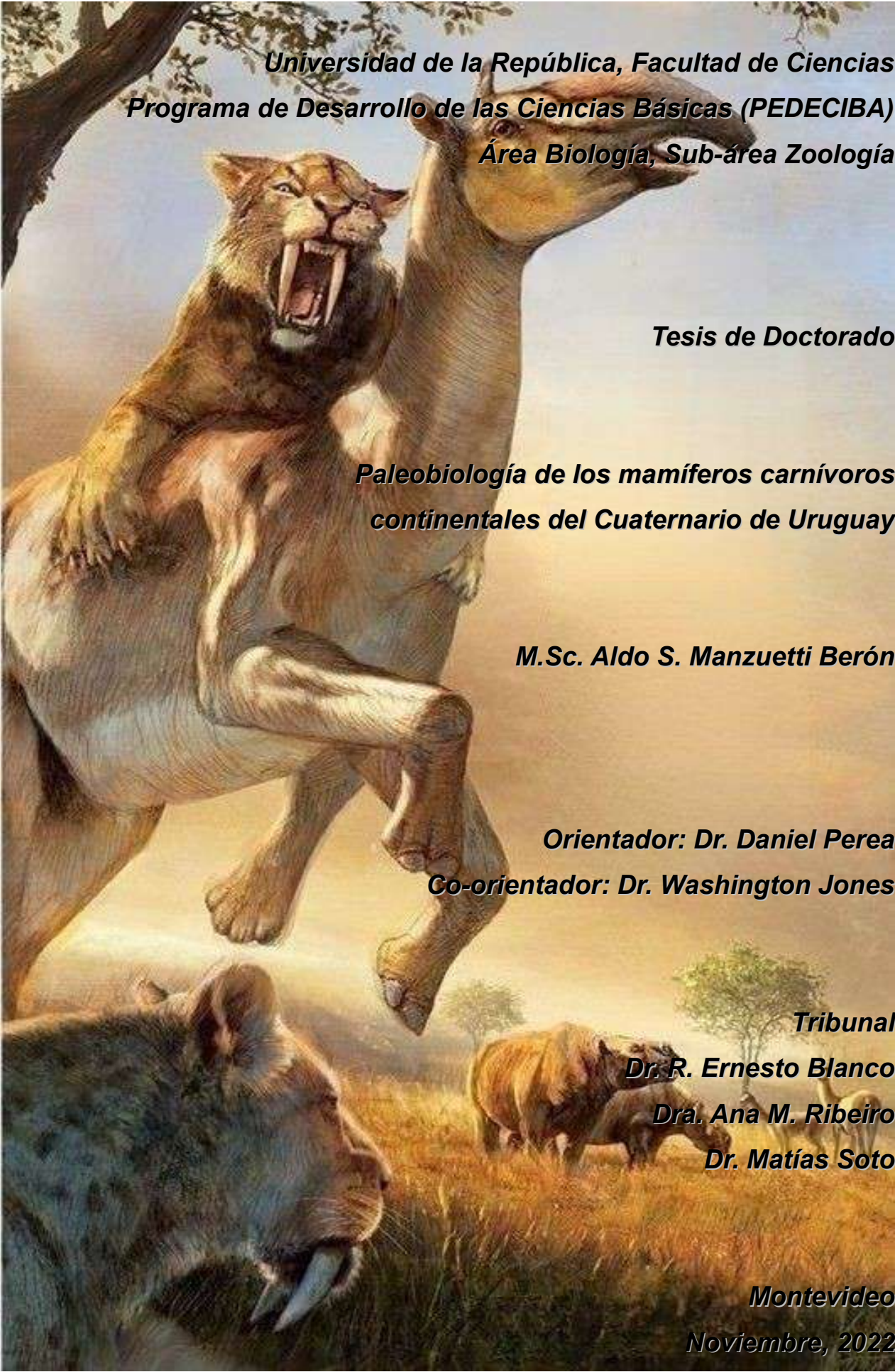




Universidad de la República, Facultad de Ciencias
Programa de Desarrollo de las Ciencias Básicas (PEDECIBA)
Área Biología, Sub-área Zoología

Tesis de Doctorado

**Paleobiología de los mamíferos carnívoros
continentales del Cuaternario de Uruguay**

M.Sc. Aldo S. Manzuetti Berón

Orientador: Dr. Daniel Perea

Co-orientador: Dr. Washington Jones

Tribunal

Dr. R. Ernesto Blanco

Dra. Ana M. Ribeiro

Dr. Matías Soto

Montevideo

Noviembre, 2022

Imagen de portada: recreación de *Smilodon populator* cazando, publicada en la revista National Geographic (diciembre, 2020), basada en el material MNHN-P 957 incluido en esta tesis. Modificada con permiso de su autor Fernando G. Baptista.

<https://www.nationalgeographic.com/magazine/article/saber-toothed-cats-were-surprising-heavyweights>

“...porque hay dos cosas, aparte de ser muy buenos jugadores la mayoría, los otros suplementaban con entrega, por supuesto. Todos no pueden ser un Pelé, un Maradona, un Joya, un Abbadie, están los entusiastas y meritorios, porque si vos no tenés para entregarme calidad, entregame cantidad de energía, mi viejo, no?...”

Néstor “Tito” Gonçalves
Capitán de capitanes
Club Atlético Peñarol

“Do you love the process? That gets you to that. Those boring, agonizing moments. If you love that, then you know you found something that’s really true to you.

[...]

You know, if you do the work, you work hard enough, dreams come true. Those times when you get up early and you work hard. Those times when you stay up late and you work hard. Those times when you don’t feel like working, you’re too tired, you don’t want to push yourself , but you do it anyway. That is actually the dream”

Kobe Bryant

*“Un corazón ya sin fuego
Abandonado en una calle de tierra
Por donde aún sigo dando pelea
Montado en un caballo de hierro cromado
Probando algo salvaje
Saboreando un poco del polvo
Como algo que nunca habían visto antes
Sus bocas se van a caer hasta el piso
Cuando sepan que el hombre de acero
Está hecho de alma y pecados
Será porque los forajidos no nos hacemos mucho drama
Salvo cuando nos pinta irnos bien a la mierda
(Como cada puta noche una y otra vez)
Y sí: voy a agarrar un viento
Y no voy a volver, ponele,
Hasta que toque el sol de medianoche
Voy a agarrar un viento
Y no voy a volver nunca más
Voy a agarrar un viento
Y no voy a volver
Hasta que toque el sol de medianoche
Tatuajes, lealtad, orgullo humilde
Es lo único que tengo para mostrar
Además de las historias que siempre les cuento
Primero a mis viejos compañeros
los que compartimos cicatrices de batallas
Y tantos bares solitarios
¿Y como cuántas noches en las que la lluvia no paró?
Para todas esas miradas y sonrisas cómplices de los amigos
(Igualitas a cualquier día soleado)
Y para todas esas chicas lindas de ayer y de hoy
(Igualitas a cualquier noche con o sin luna)
Se los juro por Dios: voy a agarrar un viento
Y no voy a volver
Hasta que toque el sol de medianoche
Voy a agarrar un viento
Y no voy a volver nunca más
Voy a agarrar un viento
Yo, que estoy hecho de un alma que pecó.
Veamos cuánto me dura la llama
de todas las verdades y mentiras
Que uno escucha y también dice
de todos los relatos de jinetes en el cielo
Incluso el de los Space Cowboys del viejo Clint
Me quedo con las leyendas
De los que tuvieron las pelotas y lo intentaron
De los que se animaron,
Como los pájaros y los ángeles, a volar
Y por eso: ahora que agarré un viento
No pienso volver
Hasta que toque el sol de medianoche*

*Ahora que agarré un viento
No voy a volver nunca más
Agarré un viento
Y no voy a volver
Hasta que toque el sol de medianoche
Ahora que agarré un viento
No voy a volver nunca más
Agarré un viento
Y no voy a volver
Hasta que toque ese sol de media noche”*

Poema que forma el índice de "Kryptonita", de Leonardo Oyola
Editorial Literatura Random House, año 2011

Agradecimientos

En primera instancia, agradezco a **mi familia** por todo el apoyo brindado desde siempre y más durante la carrera (que a esta altura del partido ya es un maratón). Por bancar la cabeza cuando las cosas no salían y alegrarse, a veces hasta más que uno mismo, las pocas veces que sí salieron bien.

A mi tutor Daniel Perea, quién me brindó todo su apoyo, su guía y un montón de oportunidades, desde el primer día que aparecí “tipo paracaidista” en el piso 13, las cuales fueron determinantes para mi desarrollo. Eso, en estos tiempos que corren, claramente cotiza alto en la bolsa. Por lo antes mencionado, por todos los momentos compartidos, y por muchas cosas más, eternamente agradecido con ud., Doctor!.

A mi co-tutor Washington Jones, quién con el paso del tiempo se convirtió en un pilar fundamental y un referente, no solo respecto a lo académico sino también desde el punto de vista humano, tanto por su forma de ser como por sus charlas sobre la tesis que derivaban en cuestiones de la vida. Mil gracias Washington, mil gracias!!!

A los integrantes del tribunal de tesis: Ana M. Ribeiro, R. Ernesto Blanco y Matías Soto, en primer lugar por haber aceptado integrarlo, y también por todas las sugerencias y aportes que claramente mejoraron el manuscrito original de esta tesis. Hacer también extensivo este agradecimiento a los integrantes de la Comisión de Admisión y Seguimiento (aparte de R. Ernesto Blanco, a Martín Ubilla y Mariano Verde) por sus útiles comentarios sobre el desarrollo de mi doctorado.

A todos los responsables y/o encargados de las diferentes colecciones y museos institucionales relevados en esta tesis, por permitir el acceso y brindar las condiciones de trabajo necesarias: Alejandra Rojas (FC-DPV), Andrés Rinderknecht (MNHN-P), Federico López Romanelli (Museo Taddei de Canelones, y a todos sus funcionarios: Marcela, Araceli, Adrián y Álvaro por la buena onda), Solange Bermúdez, coordinadora de Museos de Colonia (por el Museo Calcaterra de Colonia, y también a Liber, el guía del museo por la gran atención), Graciela Reyna, encargada de Cultura de Young y a la alcaldesa de Young, Mercedes Long (por el acceso al MUARN).

Agradecer también a todos los colectores particulares, con algunos de los cuales estamos en contacto desde hace ya larga data, los cuales posibilitaron el estudio de materiales de gran importancia abriéndonos, en sentido literal, las puertas de sus hogares: Martín Ghizzoni (Salto), Rolando Bianchi (Dolores), Jorge Gallas (Montevideo), Luis Suárez (Treinta y Tres), Lauro Rocha (Carmelo), flia. Brum-Martínez (Montevideo), Gonzalo Fierro (Montevideo), Renzo Loggio (Salto) y Joaquín Sosa (San Ramón). Estos dos últimos colectores donaron sus hallazgos a colecciones institucionales (MNHN-P 3000 y FC-DPV 3362, respectivamente), vaya para ellos también mi gran reconocimiento por eso.

Agradezco también a Enrique González (MNHN), a Melitta Meneghel y Raúl Maneyro (ZVC-M) por la disponibilidad de poder estudiar materiales comparativos de ejemplares actuales en colecciones bajo su cuidado.

A todos los paleos, de facultad y del museo... muchos recuerdos de instancias compartidas se me vienen a la mente en este momento: decenas de salidas de campo, otras tantas idas a congresos, y alguna que otra reunión informal (si es que lograban que fuera...), pero lo más gratificante de todo para mí, sin duda alguna, fue el haber tenido la posibilidad de conocerlos. Agradecer de sobremanera a todos ellos: Ale Rojas, Sergio Martínez, Mariano Verde (“el chulo”), Martín Ubilla, al doctor Perea, Elizabeth Morosi, Gloria Daners, Graciela Piñeiro, Andrés Rinderknecht, Washington Jones.

Y claro está, también a la “paleo-barra” (a los que no están tanto, y cuyas ausencias se hacen notar, y a los que están, por bancar...): Andrés “checho” Batista, Guille Roland, Guillermo “el topo” García, Felipe Montenegro, a las autodenominadas “ofidias” (me voy a sincerar, me costó mucho pero como aprendí a quererlas, gurisas!!!: Andrea Corona -pilar fundamental en mis últimos meses largos de doctorado y razón por la cual seguí adelante-, “la Fer” Cabrera y Vale Mesa), Mariana Demicheli, Pablo Toriño, Matías Soto, Ana Clara Badín (“la cuchillera”) y Eva Silva. De ellos Daniel Perea, Ana Clara Badín, Andrea Corona y Felipe Montenegro proporcionaron los datos del material MUARN SN.

A varios docentes del área que permitieron sumarme a sus grupos de trabajo para hacer campo en proyectos bajo su responsabilidad: Martín Ubilla (fondo DT-CSIC), Daniel Perea (proyectos CSIC I+D 2016, 2018 y 2020), Fernanda Cabrera y Felipe Montenegro (FCE 2018_148922), y a todos los que participaron en esas salidas de campo colaborando de manera totalmente desinteresada.

A Fernando G. Baptista por ceder gentilmente el uso de la imagen que ilustra la portada de esta tesis y por la gran disposición que ha mostrado siempre.

A R. Möller, J. Ferigolo y F. J. Prevosti, por sus útiles comentarios sobre temas de su experticia.

A la Agencia Nacional de Investigación e Innovación (ANII) por la financiación a través de su programa de becas de posgrado nacionales (POS_NAC_2018_1_151199). También al Programa de Desarrollo de las Ciencias Básicas (PEDECIBA), área Biología, en el cual se enmarca este posgrado.

Por último, al **Glorioso Club Atlético Peñarol**: porque si mis padres me dieron la vida, Peñarol le da sentido a mi vida... *“por que estos colores los llevo en la piel...”*

A Todos Mil Gracias!!!

ÍNDICE GENERAL

Resumen.....	13
Abstract.....	16
Introducción.....	19
- Generalidades de los mamíferos carnívoros.....	19
- Breve reseña de la evolución de la fauna de mamíferos carnívoros en Sudamérica.....	24
- Mamíferos carnívoros continentales de Uruguay y su contexto geológico.....	26
- Enfoque de esta tesis.....	30
Objetivos generales y específicos.....	32
- Objetivo general.....	32
- Objetivos específicos.....	32
Metodología.....	33
- Estrategia de investigación.....	33
Abreviaturas institucionales.....	35
Lista de materiales estudiados/ Otros materiales.....	35
- Análisis de los datos.....	36
Mediciones.....	36
Cráneo.....	36
Puntos craneométricos.....	37
Mandíbula.....	37
Series dentarias.....	38
Piezas dentales individuales.....	38
Esqueleto post-craneal.....	38
Parámetros paleobiológicos.....	41

Fuerza de mordida.....	41
Estimaciones de masa.....	44
Métodos de ordenación y representación gráfica.....	45
Resultados.....	47
- Felidae.....	47
<i>Panthera onca</i> (Linnaeus, 1758).....	47
<i>Puma concolor</i> Linnaeus, 1771.....	52
<i>Smilodon</i> Lund, 1842.....	54
<i>Smilodon fatalis</i> Leidy, 1868.....	61
<i>Smilodon populator</i> Lund, 1842.....	70
- Canidae.....	72
Canidae indet.....	72
<i>Lycalopex gymnocercus</i> (Fischer, 1814).....	74
<i>Dusicyon avus</i> (Burmeister, 1866).....	75
<i>Procyon troglodytes</i> (Lund, 1838).....	79
- Ursidae.....	82
<i>Arctotherium</i> Burmeister, 1879.....	82
<i>Arctotherium tarijense</i> Ameghino, 1902.....	84
<i>Arctotherium bonariense</i> (Gervais, 1852).....	89
- Mustelidae.....	92
<i>Lontra</i> Gray, 1843.....	92
- Didelphidae.....	94
<i>Didelphis albiventris</i> Lund, 1840.....	94
- Otros materiales.....	100
CBM 13.....	100
CGF 104.....	100

FC-DPV 777.....	101
FC-DPV 875.....	101
FC-DPV 1890.....	101
FC-DPV 2890.....	102
MNHN-P 229.....	102
MNHN-P 957.....	103
MUARN SN.....	103
Discusión.....	104
- Los mamíferos carnívoros continentales del Cuaternario de Uruguay.....	104
- Paleobiología.....	106
Cráneo y fuerza de mordida.....	106
Felidae.....	106
Ursidae.....	112
Mandíbula y perfil de fuerza mandibular.....	115
Felidae.....	115
Canidae.....	118
Ursidae.....	122
Otros grupos.....	125
- Otros materiales importantes.....	127
<i>Puma concolor</i> y <i>Panthera onca</i>	127
<i>Smilodon</i>	128
<i>Procyon troglodytes</i>	130
<i>Lycalopex gymnocercus</i>	131
<i>Arctotherium</i>	131
<i>Didelphis albiventris</i>	132
Huesos largos varios.....	133

Un caso particular de estudio: patologías en el registro fósil.....	140
Consideraciones finales y perspectivas.....	146
Referencias bibliográficas.....	150
Anexos.....	172
- Anexo 1. Materiales.....	172
- Anexo 2. Biomecánica.....	204
- Anexo 3. Estimaciones de masa.....	245
- Anexo 4. Análisis multivariados.....	256
- Anexo 5. Publicaciones.....	283
- Anexo 6. Otros datos.....	352

Resumen

Los mamíferos carnívoros, actuales y pasados, son elementos reguladores clave de los ecosistemas que habitan. Su función se centraliza en el control de los niveles poblacionales de las diferentes presas y también de otros mamíferos carnívoros, logrando con ello la estabilización de la estructura trófica y el mantenimiento natural de la biodiversidad en estos ambientes.

Uruguay, a pesar de su escasa extensión geográfica, posee buenos materiales fósiles de este tipo de animales. Su registro durante el Cuaternario (desde hace aproximadamente unos 2,6 M.a. en adelante), abarca diversas formaciones geológicas en todo el territorio nacional, siendo las principales aquellas que corresponden al cuaternario continental, a saber: formaciones Raigón (en parte), Libertad, Dolores y Sopas. Los grupos representados en dichas unidades son de variada índole, entre los que se destacan marsupiales autóctonos sudamericanos así como también placentarios, como por ejemplo los grandes félidos, úrsidos y cánidos, entre otros.

El objetivo principal de este trabajo, aparte del ya clásico enfoque anatómico descriptivo, es estudiar diversos aspectos vinculados a la paleobiología de los mamíferos carnívoros continentales del Cuaternario de Uruguay, en particular aquellos referidos a su actividad trófica (caracterización del tipo de presa y procesamiento de alimentos) y otros temas relacionados a su paleoecología.

Por tal motivo se realizó una minuciosa recopilación bibliográfica, un relevamiento de museos y colecciones, tanto públicas como privadas, principalmente de la ciudad de Montevideo (Colección de Vertebrados Fósiles de Facultad de Ciencias (UdelaR) y Colección del Museo Nacional de Historia Natural) y una serie de salidas de campo a determinados yacimientos estratégicos.

En este sentido, se corrobora que durante el Cuaternario en el país la diversidad de mamíferos carnívoros continentales aumenta de manera significativa. Por lo pronto, la

Formación Sopas continúa siendo la más diversa pasando de 12 a 13 especies, seguida de la Formación Dolores de 8 a 10 especies; tanto la Formación Raigón como la Formación Libertad no variaron en su cantidad de especies (1 y 4, respectivamente).

Se actualizó la lista taxonómica de mamíferos carnívoros para estas unidades: se registran las primeras evidencias de *Arctotherium tarijense* (cf. *A. tarijense*) en la Formación Sopas, y de *Puma concolor* (cf. *Puma concolor*) y *Lycalopex gymnocercus* en la Formación Dolores. La presencia de otros taxones queda condicionada a la realización de mayores estudios.

Adicionalmente, se reportan los primeros estudios sobre la fuerza de mordida a partir del cráneo, por el método de cráneo seco ("dry skull"), para el oso *Arctotherium tarijense*, el cual determinó resultados similares a los obtenidos previamente por otros autores para el oso actual *Ursus arctos*; al tiempo que se obtuvieron nuevos datos para *Smilodon fatalis* y *S. populator* que ayudan a corroborar la relativa baja fuerza de mordida relacionada a su masa corporal, comparados con félidos actuales de gran porte, lo que podría estar vinculado a lo que se infiere fue su particular modo de alimentación.

Se realizaron los primeros perfiles de fuerza mandibular para ejemplares extintos tales como el zorro *Dusicyon avus* (el cual sería comparativamente similar, de manera preliminar, al del coyote *Canis latrans*) y los osos *Arctotherium tarijense* y *A. bonariense*, con implicancias en su estrategia para conseguir el alimento; a su vez se obtuvieron nuevos datos para el perfil mandibular de *Smilodon fatalis*.

Se reportan también los primeros perfiles mandibulares completos para materiales fósiles de animales vivientes tales como el jaguar *Panthera onca*, en los cuales se identifican pequeñas diferencias en las propiedades biomecánicas de su mandíbula que podrían incidir al momento de cazar, así como también del ocelote *Leopardus pardalis*, el zorro *Lycalopex gymnocercus*, la comadreja *Didelphis albiventris* y de manera parcial para el lobito de río *Lontra* sp.

Por último, se dan a conocer las primeras evidencias de patologías óseas en mamíferos carnívoros en el registro fósil uruguayo (en materiales asignados a *Smilodon* sp.), con connotaciones de índole comportamental.

Estos nuevos hallazgos y datos aquí reportados tienden a complementar la información ya conocida sobre la comunidad de animales carnívoros para las unidades referidas a este lapso temporal, lo que posibilita poder entender de mejor manera la forma en que estos animales vivieron y, por consiguiente, su relación con el contexto en aquel Uruguay prehistórico.

Abstract

Carnivorous mammals, living and extinct, are key regulatory elements of the ecosystems they inhabited. Its main function is to control the population levels of prey animals and also other carnivorous mammals, achieving the stabilization of the trophic structure and the natural maintenance of the biodiversity in those environments.

Uruguay, despite its small geographic size, has remarkable fossil materials of this kind of animals. Its record during the Quaternary (since approximately 2,6 M.a. ago onwards), comprises several geological formations in the whole country, being the main units those corresponding to continental quaternary beds, such as Raigón (in part), Libertad, Dolores and Sopas formations. The groups recovered in those units are diverse, among which stand out autochthonous southamerican marsupials and so placental mammals, for instance the large felids, ursids and canids, among others.

The main goal of this thesis, besides the classical descriptive anatomical approach, is to study several aspects related to the paleobiology of continental carnivorous mammals of the Quaternary of Uruguay, in particular those referred to their trophic activity (characterization of the type of prey and food processing items) and other topics related to their paleoecology.

In order to achieve those goals, an exhaustive bibliographical research, along with the study of materials housed in museums and collections, public and private, mainly located in Montevideo city (Colección de Vertebrados Fósiles de Facultad de Ciencias (UdelaR) and Colección del Museo Nacional de Historia Natural) and a series of field trips to key strategic outcrops were made.

In this way, is verified that during the Quaternary in Uruguay the diversity of continental carnivorous mammals increases substantially. For instance, the Sopas Formation remains to be the most diverse unit, going from 12 to 13 species, followed by the Dolores

Formation, from 8 to 10 species; the Raigón Formation and the Libertad Formation do not vary in its diversity of species (1 and 4, respectively).

The taxonomical list of carnivorous mammals was updated for the units involved: the first evidence of *Arctotherium tarijense* (cf. *A. tarijense*) in the Sopas Formation is reported, and also *Puma concolor* (cf. *Puma concolor*) and *Lycalopex gymnocercus* in the Dolores Formation. The presence of other taxa its conditioned to the performance of major studies. Additionally, the first studies of cranial bite force, using the “dry skull” method, were performed on short-faced bear *Arctotherium tarijense*, with similar results to those previously obtained for other authors on the living bear *Ursus arctos*; also new data for saber-tooth cats *Smilodon fatalis* and *S. populator* was obtained, which are congruent with previous studies that conclude the relative low bite force regarding with its body mass, compared with extant large felids, which could be related to the particular food processing mechanism inferred for this animals.

The first mandibular force profile for some extinct taxa were performed, such as the fox *Dusicyon avus* (with results comparative similar, in a preliminary way, to the coyote *Canis latrans*) and the bears *Arctotherium tarijense* and *A. bonariense*, with implications in its strategy of how they achieve food item; also new data for the mandibular force profile of *S. fatalis* were obtained.

The first complete mandibular force profile for fossil remains of living taxa such as the jaguar *Panthera onca*, in which some differences were identified in the biomechanical properties of their jaw that might impact in their hunting strategy, was reported; also the first studies in the ocelot *Leopardus pardalis*, the pampean fox *Lycalopex gymnocercus*, the opossum *Didelphis albiventris* and, partially, the Neotropical otter *Lontra* sp. were performed.

Finally, the first evidence of paleopathology in carnivorous mammals for the Uruguayan fossil record are reported (in remains assigned to *Smilodon* sp.), with behaviorally implications.

All this new findings and data here presented tend to supplement the information already known about the community of carnivorous mammals for the geological unit of this epoch, which give the chance to better understand the way this animals used to live and, therefore, their relationship with the environmental context in that prehistorical Uruguay.

Introducción

Generalidades de los mamíferos carnívoros

En los ecosistemas, tanto actuales como pasados, los mamíferos con dieta carnívora tienen un rol clave en el mantenimiento natural de la biodiversidad; cuya función se enfoca en el control de los niveles poblacionales de las diferentes presas y también de otros mamíferos carnívoros, logrando con ello la estabilización de la estructura trófica en estos ambientes (ver entre otros Van Valkenburgh, 2007; Pérez Irineo, 2008; Rumiz, 2010; Prevosti y Pereira, 2014; Fleming *et al.*, 2017; Domínguez-Rodrigo *et al.*, 2022).

En la actualidad, la gran mayoría de estos animales se agrupan dentro del llamado Orden Carnivora (Mammalia, Eutheria), el cual cuenta al día de hoy con más de 230 especies en su haber (llegando hasta alrededor de unas 260 especies según como estas se clasifiquen, en base al concepto de especie utilizado y su filogenia). Estos poseen una amplia distribución actual, habitando naturalmente tanto en los océanos así como en todos los continentes, a excepción de la Antártida y Australia (hasta su introducción por parte de los humanos) (Goswami y Friscia, 2010; Boitani y Powell, 2012; Prevosti y Forasiepi, 2018).

Si bien es relativamente poca la información acerca de su origen, posiblemente se hayan desarrollado a partir de un ancestro tipo *Cimolestes*, un mamífero insectívoro del Cretácico tardío-Paleoceno temprano de Norteamérica. Más acá en el tiempo, hacia el Paleoceno temprano (65-61 M.a.) ya se identifican los llamados carnívoros basales los cuales, si bien eran muy diferentes a los mamíferos carnívoros actuales, comparten con estos la característica distintiva del grupo, el desarrollo de una muela carnífera (ver más abajo) (Goswami y Friscia, 2010 y literatura allí citada; ver también Prevosti y Forasiepi, 2018). De estos carnívoros basales se destacan los viverrávidos (Viverravidae) y los miácidos (Miacoidea). Mientras que los primeros configuran el grupo más primitivo de estos carnívoros basales, es a partir de los Miacoidea que se habrían originado las formas

actuales de mamíferos carnívoros (Goswami y Friscia, 2010 y literatura allí citada).

Posteriormente, hace alrededor de unos 37-34 M.a. (Eoceno tardío) ya se identifican, a grandes rasgos, las primeras familias de uno de los dos grandes grupos que conforman el Orden Carnivora, el suborden Caniformia, y algo posterior a esto aparecen las familias modernas que integran el suborden Feliformia, ya durante el Oligoceno (34-24 M.a.) (Fig. 1; ver Goswami y Friscia, 2010 y literatura allí citada). Ambos subordenes se diferencian básicamente por la estructura de su bulla timpánica. Los Feliformia poseen una bulla timpánica septada interiormente en dos por un tabique óseo, condición que no se evidencia en los Caniformia. Asimismo, en líneas generales, los primeros poseen una apariencia más bien felina, como su nombre bien lo indica (por ejemplo los félidos, vivérridos) aunque haya algunas excepciones (véase el caso de los hiénidos), mientras que los Caniformia se asemejan a formas tipo perro u oso (cánidos, úrsidos, prociénidos, mustélidos entre otros) (Juliá *et al.*, 2000 y literatura allí citada).

Todos los integrantes de este orden presentan una serie de adaptaciones anatómicas para la captura y consumo de su alimento, tanto a nivel del cráneo, mandíbula, elementos post-craneales y principalmente dentición. Entre las más importantes se pueden citar que presentan las órbitas oculares frontales (lo que les da un buen grado de visión binocular), los arcos cigomáticos están bien desarrollados, las bullas timpánicas son grandes y bien osificadas, la caja craneana es relativamente amplia, el cóndilo mandibular es netamente transversal (Perea, 1996; Andrade Ponce *et al.*, 2015). Respecto a su postura algunos carnívoros son digitígrados (caminan sobre los dedos de sus patas), mientras que otros son plantígrados, apoyando toda la planta del pie en el suelo (Perea, 2003; Andrade Ponce *et al.*, 2015). Estos pueden presentar variados estilos de locomoción, desde formas cursoriales (corredoras), arborícolas, fosoriales y acuáticas, con diferente nivel de especialización (Goswami y Friscia, 2010; Prevosti y Forasiepi, 2018). Las extremidades presentan cuatro o cinco dedos con garras, retráctiles o no (Perea, 2003; Andrade Ponce

et al., 2015). Asimismo, presentan un cerebro bien desarrollado, lo que determina un marcado incremento en la agudeza de algunos de sus sentidos, como por ejemplo el de visión, audición u olfato, todas estas características útiles para poder rastrear a la presa antes de que esta pueda ubicar al predador (Savage, 1977 y literatura allí citada; Andrade Ponce *et al.*, 2015).

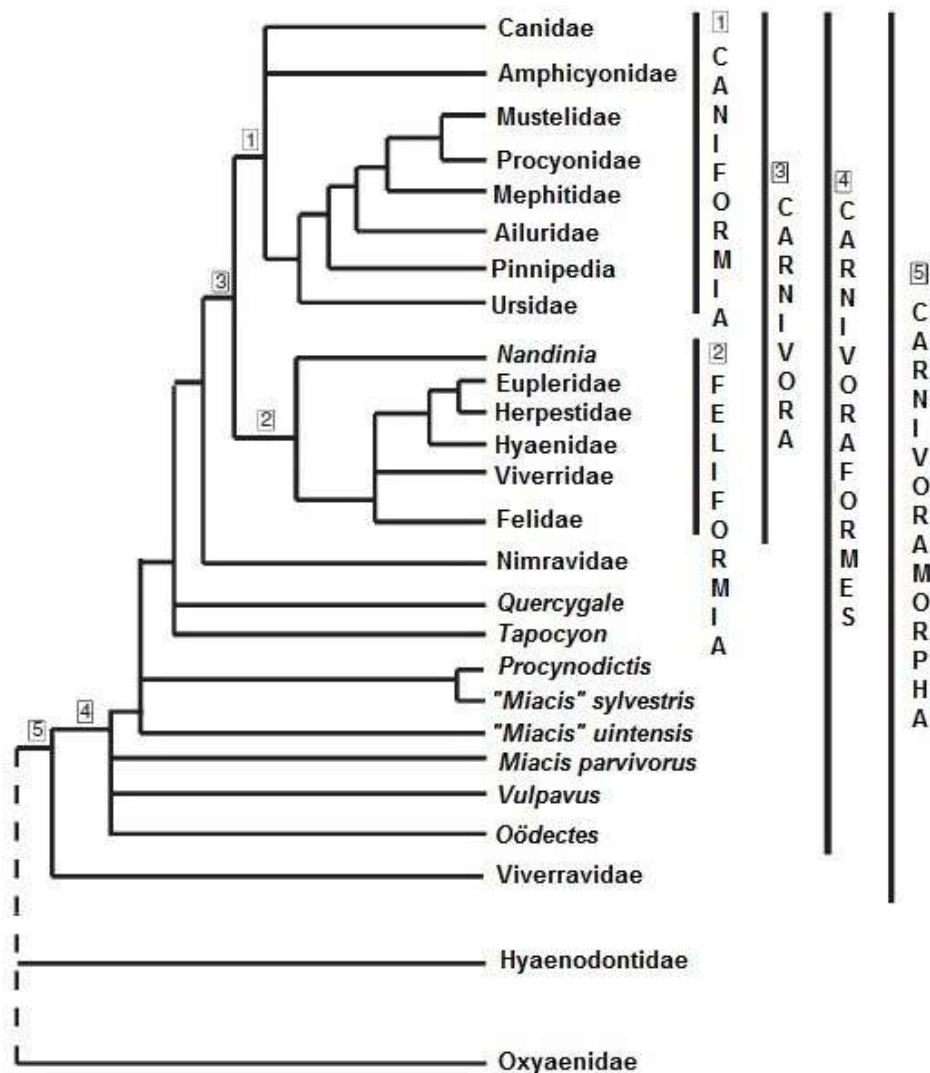


Figura 1: Filogenia del Orden Carnivora. Tomado de Goswami y Friscia (2010).

Respecto a la dentición, esta es netamente carnívora (Fig. 2), siendo que las principales modificaciones se ven reflejadas en caninos muy desarrollados, premolares y molares de puntas comprimidas y cortantes que están adaptados para cortar y triturar (Savage, 1977;

Perea, 2003; Pasquali y Tonni, 2004; Pérez Irineo, 2008). En tal sentido, 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 (configurando lo que se denominada “muela carnicera”), con una función netamente cortante al ocluir entre sí a modo de cuchillas (entre otros Savage, 1977; Pasquali y Tonni, 2004; Van Valkenburgh, 2007; Garrido y Arribas, 2008).

Estas adaptaciones dentarias determinan el grado de carnivoría del animal (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 carniceras, la dieta está compuesta por encima del 70% de vertebrados), hipocarnívoro (las muelas carniceras 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). De lo antes mencionado se desprende que algunos integrantes de este orden no son exclusivamente carnívoros (por ejemplo los úrsidos, prociónidos, entre otros), habiendo una gran cantidad de hábitos alimenticios representados (por ejemplo omnívoros, frugívoros entre otros) (Goswami y Friscia, 2010; Boitani y Powell, 2012; Prevosti y Forasiepi, 2018).

Por otro lado, y más allá del conjunto de adaptaciones presentes en el carnívoro, capturar a la presa no parece ser una labor sencilla. A fin de cuentas, todo se resume en una cuestión de equilibrio entre dichas adaptaciones, la estrategia utilizada y sus propios instintos. Por ejemplo, los tigres (*Panthera tigris*) son excelentes cazadores, pero por cada cacería exitosa presentan entre 10-20 intentos fallidos (Mazák, 1981); en tanto el león (*Panthera leo*) tiene posibilidades de conseguir alimento, promedialmente, en uno de cada

cinco intentos (Savage, 1977). Esto hace que, además de realizar una tarea de vital importancia para el mantenimiento del ecosistema, claramente este trabajo no sea para principiantes (Savage, 1977).

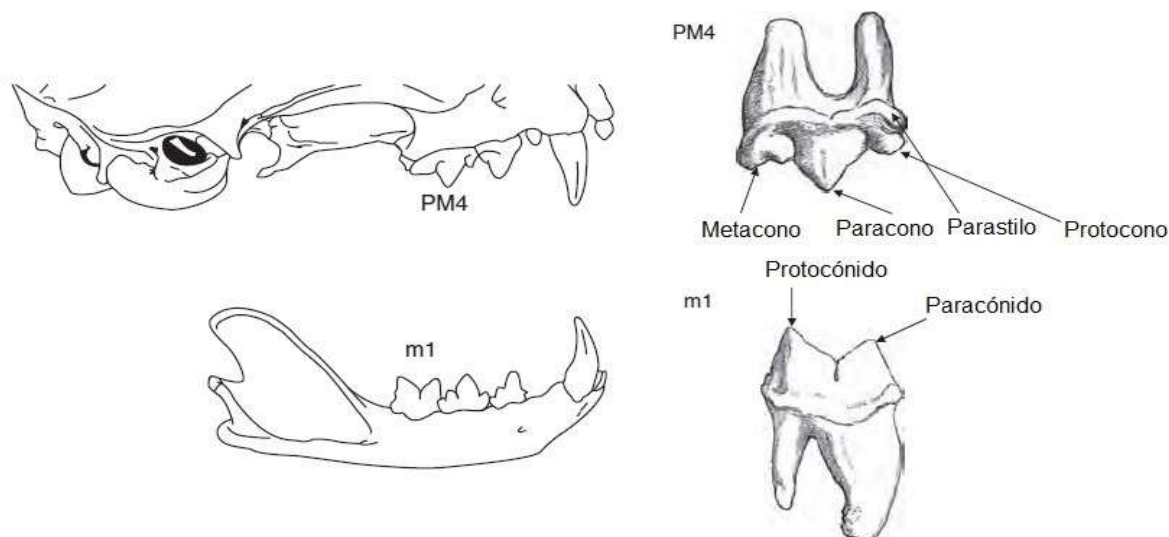


Figura 2: Dentición carnívora en un félido, con detalle de la “muela carnívora” (PM4/m1). Modificado de Kitchener *et al.* (2010).

Finalmente, vale también aclarar que no todos los mamíferos con dieta carnívora (o con una cierta tendencia a ella) se clasifican dentro de este grupo. En tal sentido se pueden mencionar brevemente otros euterios como lo son los integrantes del extinto Orden Creodonta (familias Oxyaenidae y Hyaenodontidae) así como también dentro de los Metatherios (marsupiales y grupos afines). En este último grupo se pueden citar los miembros del también extinto Orden Sparassodonta (exclusivos de Sudamérica durante buena parte del Cenozoico, con una gran variedad de formas entre las cuales se destacó el “dientes de sable marsupial” *Thylacosmilus atrox*) así como también del Orden Didelphimorphia (géneros *Thylacynops*, *Hyperdidelphys* e inclusive las actuales Didelphidae), Dasyuromorphia (géneros *Thylacinus*, el “lobo marsupial” y *Sarcophilus*, “el diablo de Tazmania”) y Diprotodontia (el extinto “león marsupial” *Thylacoleo carnifex*), todos ellos con representación en la actualidad (aunque dentro de este último orden ya no haya formas con tendencia carnívora) (ver entre otros Goswami y Friscia, 2010 y literatura allí citada; Prevosti *et al.*, 2013; Prevosti y Forasiepi, 2018).

Breve reseña de la evolución de la fauna de mamíferos carnívoros en Sudamérica

Actualmente América del Sur cuenta con aproximadamente 46 especies de mamíferos carnívoros, con diversidad de formas, tamaños y dietas (de hipercarnívoros a más generalistas) (ver Prevosti *et al.*, 2013 y literatura allí citada), entre los que se pueden citar félidos, cánidos, úrsidos, prociénidos y mustélidos. Aunque dicha conformación faunística no siempre fue así.

Por casi unos 40 M.a., desde el Eoceno muy tardío hasta el límite Plio-Pleistoceno, América del Sur conformó lo que se denomina un “continente isla” separado de las otras masas continentales (Benton, 2006; Ubilla *et al.*, 2011; Prevosti *et al.*, 2013; Cione *et al.*, 2015; Chávez, 2016; Prevosti y Forasiepi, 2018). Sin embargo, con el comienzo del surgimiento del Istmo de Panamá (hace 5 a 4,7 M.a. atrás), se iniciaron una serie de eventos de gran importancia. Entre ellos se crea un puente de tierra definitivo que unió a 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 bidireccional de especies ecológicamente selectivo, permitiendo posteriormente el evento conocido como Gran Intercambio Biótico Americano (G.I.B.A.) hace alrededor de 3 M.a. atrás (Marshall, 1988; Benton, 2006; Molina, 2009; Ubilla *et al.*, 2011; Prevosti *et al.*, 2013; Cione *et al.*, 2015; Chávez, 2016; Prevosti y Forasiepi, 2018).

Para ese entonces, ya extintos los metaterios predadores del Orden Sparassodonta así como otros grupos de menor diversidad (serpientes gigantes de la familia Madtsoiidae y Boidae, y cocodrilos de la familia Sebecidae), el nicho carnívoro sudamericano se encontraba ocupado principalmente por aves gigantes corredoras no voladoras (Phorusrhacidae) y posiblemente algunas comadrejas (Didelphidae) (ver Prevosti *et al.*, 2013; Cione *et al.*, 2015; Prevosti y Forasiepi, 2018).

En este sentido, dicho conjunto de carnívoros se vio suplementado por el arribo de la mayor parte de los carnívoros placentarios continentales (Mammalia, Eutheria, Carnivora)

durante el mencionado evento de intercambio (con excepción de los Procyonidae, que entraron al continente un tiempo antes, en el Mioceno tardío, en el llamado Intercambio Biótico Americano Temprano (I.B.A.T.); Fig. 3; ver Chávez, 2016 y literatura allí citada).

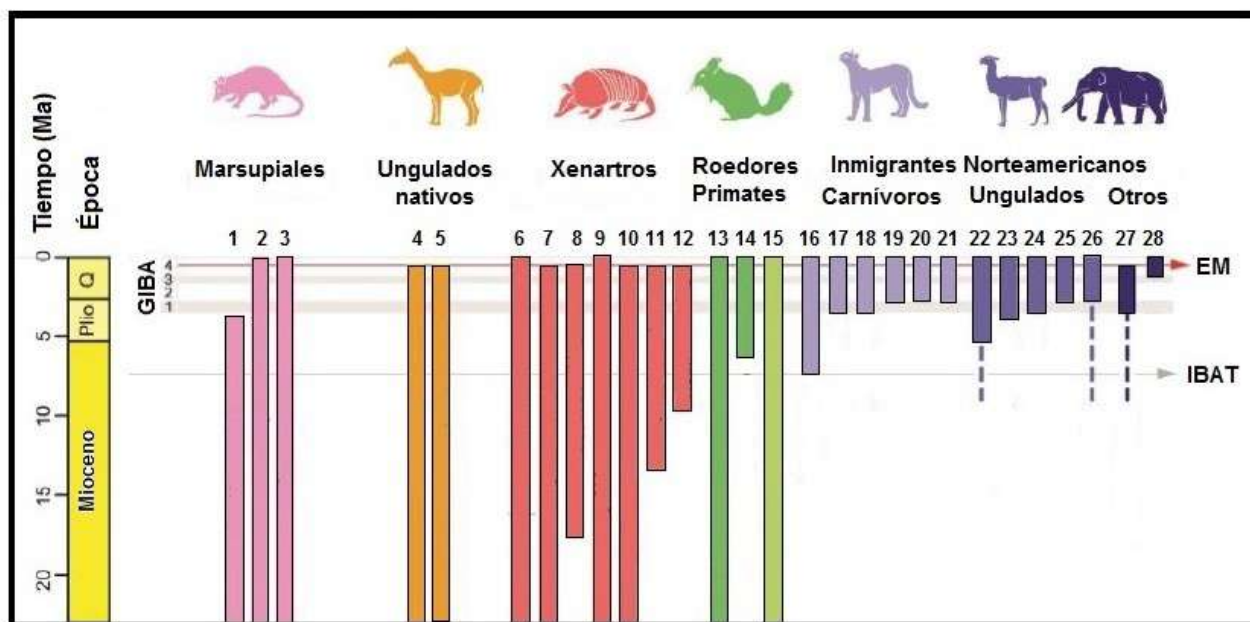


Figura 3: Rango estratigráfico de algunos grupos de mamíferos en Sudamérica durante el Mioceno tardío y el límite Plioceno-Pleistoceno: 1. Sparassodonta; 2. Ameridelphia; 3. Microbiotheria; 4. Litopterna; 5. Notoungulata; 6. Dasypodidae; 7. Pampatheriidae; 8. Glyptodontidae; 9. Megalonychidae; 10. Mylodontidae; 11. Megatheriidae; 12. Nothrotheriidae; 13. Caviomorpha; 14. Sigmodontinae; 15. Platyrrhini; 16. Procyonidae; 17. Canidae; 18. Mustelidae; 19. Ursidae; 20. Felidae; 21. Mephitidae; 22. Tayassuidae; 23. Camelidae; 24. Equidae; 25. Cervidae; 26. Tapiridae; 27. Gomphoteriidae; 28. Leporidae. GIBA, Gran Intercambio Biótico Americano; IBAT, Intercambio Biótico Americano Temprano; EM, Extinciones Masivas. Modificado de Chávez (2016).

Su ingreso se produjo en forma de pulsos de dispersión, principalmente en dos 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 félidos, los zorrinos, otros prociónidos y los grandes cánidos). También se registran ingresos de carnívoros placentarios continentales durante el Pleistoceno medio y tardío, pero en menor magnitud que los antes mencionados (Fig. 3; ver Woodburne, 2010; ver también Woodburne *et al.*, 2006, Cione *et al.*, 2015; Chávez, 2016; Prevosti y Forasiepi, 2018). 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), lo que determinó, en líneas generales, la configuración del ensamble de especies nativas que actualmente habitan el continente (Forasiepi, 2005; Soibelzon y Prevosti, 2007; Prevosti *et al.*, 2013; Chávez, 2016).

Mamíferos carnívoros continentales de Uruguay y su contexto geológico

Nuestro país, a pesar de su escasa extensión geográfica, posee buenos materiales fósiles de este tipo de mamíferos. Los grupos representados incluyen una gran variedad de estos animales, entre ellos marsupiales así como también placentarios, de los cuales se destacan los grandes félidos, úrsidos y cánidos (entre otros Perea *et al.*, 2011; Ubilla *et al.*, 2011; Ubilla y Martínez, 2016). Su registro durante el Cuaternario (desde hace aproximadamente unos 2,6 M.a. en adelante), abarca diversas formaciones geológicas en todo el territorio nacional, siendo las principales aquellas que corresponden al Cuaternario continental, a saber: formaciones Raigón (en parte), Sopas, Dolores y Libertad (ver Martínez y Ubilla, 2004; Ubilla y Martínez, 2016; Manzuetti, 2017).

La Formación Raigón, de alrededor de 5 metros de espesor en algunos puntos de las barrancas costeras del departamento de San José (sur de Uruguay), está compuesta por areniscas de granulometría variable de color blanco-amarillento con intercalaciones arcillosas verdes y conglomerados (Fig. 4; Perea y Martínez, 2004; Ubilla y Martínez, 2016). Debido a las características litológicas y las estructuras sedimentarias observadas en esta unidad geológica se presume que se depositó en un ambiente transicional y/o continental fluvial (Perea y Martínez, 2004; Rinderknecht, 2006; Ubilla y Martínez, 2016). Varias dataciones OSL, realizadas sobre sus niveles medios y superiores, indican edades mínimas de entre casi 400.000 (Pleistoceno medio) a 100.000 años AP (inicios del Pleistoceno tardío) (ver Ubilla y Martínez, 2016). Según el registro de mamíferos que se reportan en dicha unidad, esta sería correlativa con los Pisos/Edades Montehermosense-

Ensenadense (Plioceno tardío - Pleistoceno temprano/medio) (Rinderknecht, 2006; Bossi *et al.*, 2009; Perea *et al.*, 2013; Ubilla y Martínez, 2016).

La Formación Sopas, que aflora en el norte de Uruguay (principalmente en los departamentos de Artigas, Salto, Tacuarembó y Paysandú), se caracteriza por presentar conglomerados, areniscas conglomerádicas, limolitas y limolitas arenosas, coloración marrón, con carbonato de calcio multiforme, con potencias que oscilan los 5 a 8 metros (Fig 5; ver Martínez y Ubilla, 2004; Ubilla *et al.*, 2016). La mastofauna registrada ha sido correlacionada con el Piso/Edad Lujanense (Pleistoceno tardío-Holoceno temprano) (Ubilla *et al.*, 2011). Diversas dataciones numéricas disponibles (radiocarbónicas, TL y OSL) indican que esta unidad se vincula mayormente con el MIS-3 (60-25 ka), aunque algunos afloramientos se datan en el entorno de los 14 ka (Ubilla *et al.*, 2016). En base a su contenido paleontológico se pueden asumir variedad de ambientes depositacionales (lacustres/fluviales, áreas abiertas, de semiforestadas a vegetación densa) (Ubilla y Martínez, 2016).



Figura 4: barrancas costeras de Puerto Arazatí (depto. de San José). Se indican aproximadamente las unidades de interés.

La Formación Dolores, ubicada principalmente al sur del Uruguay sobre el litoral oeste (departamentos de Río Negro, Soriano y Colonia) y también en la zona del río Santa Lucía en el departamento de Canelones (Ubilla *et al.*, 2011; Ubilla y Martínez, 2016), está constituida por sedimentos arcillo limosos y limo arcillosos, con arena y gravilla (fangolitas), de coloración parda y gris verdosa con una potencia no mayor a los 10 metros de espesor (Fig. 6), depositados en condiciones ambientales que varían de semi-áridas a frías (Martínez y Ubilla, 2004 y bibliografía allí citada; Corona *et al.*, 2013). Diversas dataciones por métodos radiocarbónicos y OSL/TL han proporcionado edades de entre 30.100-27.000 a 11.150-10.480 años antes del presente (AP) (Ubilla *et al.*, 2011 y bibliografía allí citada; Ubilla *et al.*, 2018). En base al conjunto mastofaunístico existente, la misma es correlacionable al Piso/Edad Lujanense (Pleistoceno tardío-Holoceno temprano) (Ubilla *et al.*, 2011 y bibliografía allí citada).



Figura 5: Formación Sopas, zona del Arroyo Malo (depto. de Tacuarembó), con detalle del material FC-DPV 3168 (cf. *Protcyon troglodytes*) *in situ*.

Por último, la Formación Libertad, que se extiende en el sur del país (en el límite entre los departamentos de Montevideo y Canelones, y también en San José), genera superficies onduladas y se caracteriza por contener lodolitas, loess y arenas, de coloración pardo rojizo, incorporando carbonato de calcio multiforme, no superando los 30 metros de potencia (Fig. 4). Se asume que esta unidad se ha depositado en el Pleistoceno inferior-medio, esencialmente por criterios estratigráficos (Martínez y Ubilla, 2004), aunque dataciones recientes la ubican en el entorno de los 20-17.000 años AP (Ubilla *et al.*, 2011; Ubilla y Martínez, 2016 y referencias allí citadas). Según su paleomastofauna esta se correlaciona con los Pisos/Edades Bonaerense (Pleistoceno medio) y Lujanense (Pleistoceno tardío-Holoceno temprano), habiéndose depositado en un ambiente de sabana o en condiciones áridas a semi-áridas (Corona *et al.*, 2012).



Figura 6: Formación Dolores, Balneario Santa Regina (depto. de Colonia), con detalle del material FC-DPV 3093 (*Lycalopex gymnocercus*) *in situ* (fotos Andrés Batista).

Enfoque de esta tesis

Los restos esqueléticos de animales, especialmente de aquellos extintos, pueden ser de gran ayuda para conocer muchos aspectos sobre los organismos que habitaron en el pasado. Las principales investigaciones se basan en los clásicos estudios descriptivos a partir de sus caracteres anatómicos cualitativos y también algunos en base a su métrica. Sin embargo, otros estudios proveen información valiosa sobre diversas facetas de su biología así como también adaptaciones de estos a sus respectivos ambientes o condiciones de vida, por ejemplo su locomoción, estrategias reproductivas, hábitos alimenticios, formas y tamaños (ver Kardong, 2007).

En este sentido, un parámetro importante a tener en cuenta es la fuerza de mordida que un animal puede desarrollar, relacionado esto con su hábito alimenticio (ver entre otros Grandal d'Anglade, 2010; Goswami *et al.*, 2011 y literatura allí citada). Asimismo, esta se correlaciona también con el tamaño de la presa (ver Christiansen y Wroe, 2007), por lo que estimaciones de este índice son muy informativos sobre diversos aspectos paleobiológicos en los mamíferos carnívoros (ver Blanco *et al.*, 2011; Soibelzon *et al.*, 2014 y literatura allí citada).

Otros parámetros a tener en cuenta son la masa corporal y, relacionado a esta, la masa corporal de la presa típica y máxima. 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 (entre otros Soibelzon y Tarantini, 2009; Elissamburu, 2012; Brassey, 2017; Engelman, 2022). Con respecto a la presa potencial (típica y máxima), esto no está estrechamente ligado al ítem anterior, sino más bien directamente condicionado por este. La masa corporal, de una manera muy particular, determina, entre otros factores, el nicho ecológico de un organismo y, por ende, su ubicación en la cadena

trófica. Además influye, entre otras cosas, en la selectividad por ciertas presas de un tamaño particular (relacionado a su capacidad de cazar y manipular el alimento) así como también en 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 grandes rasgos, 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 este escenario se vuelve aún más complejo (Holman-Flower, 2014 y bibliografía allí citada).

Objetivos Generales y Específicos

Objetivo General

Estudiar diversos aspectos vinculados a la paleobiología de los mamíferos carnívoros continentales del Cuaternario de Uruguay, en particular aquellos referidos a su actividad trófica (caracterización del tipo de presa y procesamiento de alimentos).

Objetivos Específicos

- Estudiar de manera comparativa y determinar taxonómicamente materiales inéditos para el registro fósil uruguayo, ya sea alojados en museos y colecciones nacionales, o colectados de las instancias de campo.
- Estimar la fuerza de mordida mediante modelos biomecánicos, con especial énfasis en los carnívoros de mayor porte (entre otros *Smilodon*, *Panthera onca*, *Arctotherium*), sin descartar otros grupos aún no estudiados o menos representados.
- Estimar otros parámetros paleobiológicos, por ejemplo masa corporal y presa potencial, para los grupos antes mencionados.
- Establecer relaciones entre estos mamíferos con el medioambiente que integraban.
- Completar sesgos de información y contribuir a la caracterización de la fauna cuaternaria extinta.

Metodología

Estrategia de Investigación

Se efectuó un relevamiento de ejemplares en diversas colecciones científicas, principalmente de la ciudad de Montevideo, por ser estas las más completas y mejor preservadas, con materiales de diversos puntos del país, relacionados con la temática de este estudio. Estas son la Colección de Vertebrados Fósiles de la Facultad de Ciencias-UdelaR (FC-DPV) y la Colección del Museo Nacional de Historia Natural (MNHN-P). También fueron estudiadas otras colecciones, tanto del ámbito público como privado (colecciones particulares), ya sean de la capital o del interior del país, de las cuales se tuvo conocimiento y acceso durante la ejecución de esta tesis.

Tales instancias en colecciones y museos incluyó la obtención de medidas, fotografías (Anexo 1) y datos de registro (información de catálogos), así también como estudios comparativos de diversa índole.

Por otro lado, se realizaron trabajos de búsqueda y colecta propiamente dichos. Las principales localidades prospectadas fueron la zona del Arroyo Malo (depto. de Tacuarembó), el Balneario Santa Regina (depto. de Colonia) y Puerto Arazatí (depto. de San José) (ver Fig. 7). Otras zonas relevadas fueron el balneario Kiyú-Ordeig (depto. de San José), la zona del Arroyo El Caño (depto. de Colonia), San Ramón, San Bautista y la zona de Paso Cuello (depto. de Canelones), varias localidades alrededor de la ciudad de Dolores (depto. de Soriano), y también de los alrededores de la ciudad de Salto capital y Treinta y Tres capital.

La metodología aplicada fue la clásica en paleontología de vertebrados. La misma consiste en la observación directa de los yacimientos, documentación fotográfica de ejemplares aflorantes a los efectos de registrar su biofábrica, 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

esta tesis fueron ingresados en la Colección de Vertebrados Fósiles de la Facultad de Ciencias (UdelaR).

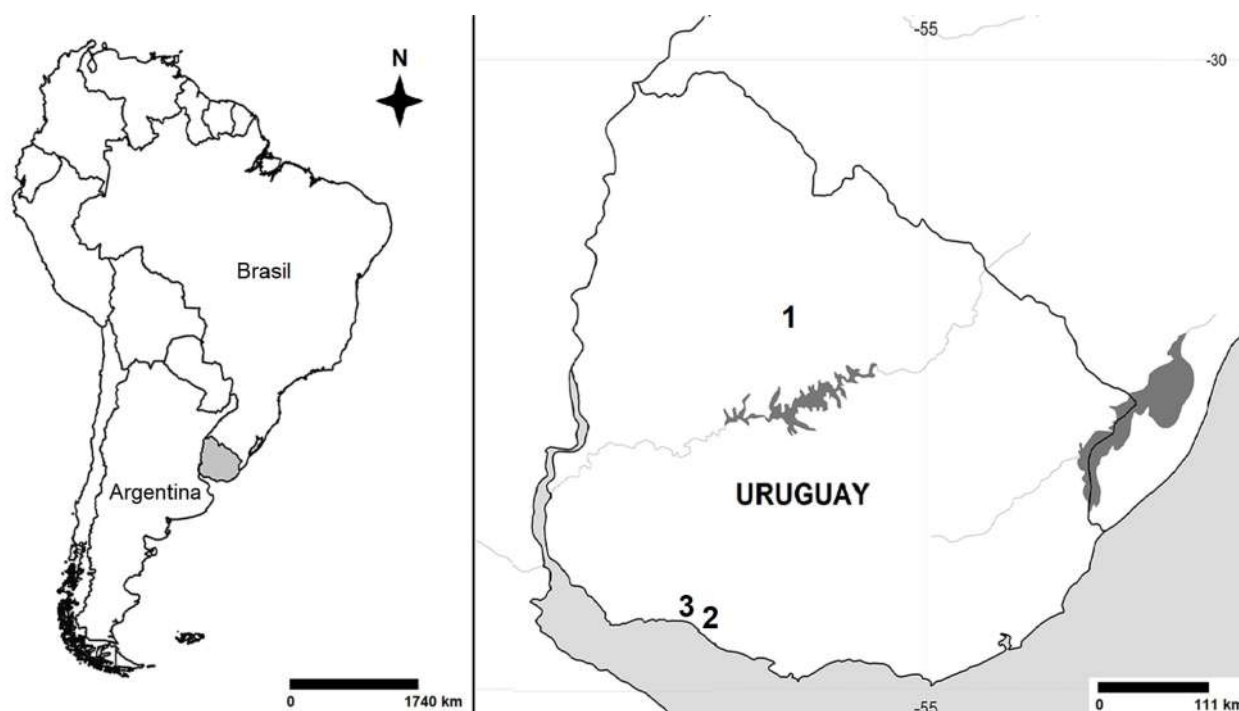


Figura 7: Ubicación aproximada de las principales localidades prospectadas: 1- Arroyo Malo (depto. de Tacuarembó; Fm. Sopas), 2- Puerto Arazatí (depto. de San José; Fm. Raigón y Libertad), 3- Balneario Santa Regina (depto. de Colonia; Fm. Dolores).

Para los estudios comparativos, tanto de los ejemplares alojados en museos como de los colectados en salidas de campo, fueron utilizados materiales de la Colección Mastozoológica del Museo Nacional de Historia Natural y de la Colección de Vertebrados de la Facultad de Ciencias (UdelaR).

De manera simultánea a las instancias ya mencionadas, se realizó una recopilación de la literatura científica disponible en publicaciones especializadas, tanto nacionales como extranjeras, sobre la temática en cuestión. A partir de esta fuente se efectuó una revisión detallada de la fauna de mamíferos carnívoros continentales fósiles presentes en Uruguay así como también fue un insumo importante de datos comparativos.

Abreviaturas Institucionales

AC, Museo Paleontológico “Armando Calcaterra” (Colonia)

CBM, Colección particular Brum-Martínez (Montevideo)

CGF, Colección particular Gonzalo Fierro (Montevideo)

CJG, Colección particular Jorge Gallas (Montevideo)

CLR, Colección particular Lauro Rocha (Carmelo)

CLS, Colección particular Luis Suárez (Treinta y Tres)

CPG, Colección particular Martín Ghizzoni (Salto)

CRB, Colección particular Rolando Bianchi (Dolores)

FC-DPV, Colección Paleontológica, Facultad de Ciencias/UdelaR (Montevideo)

IC, Museo Arqueológico “Prof. Antonio Taddei” (Canelones)

MNHN-P, Colección Paleontológica, Museo Nacional de Historia Natural (Montevideo)

MUARN, Museo Arqueológico de Río Negro (Young)

Lista de materiales estudiados

AC 896; **CJG** SN; **CLR** SN; **CLS** SN; **CPG** 33-2, 62-3, 62-9, 66-1, 80-1; **CRB** 24, 27, 28;

FC-DPV 3044, 3093, 3168, 3351, 3362; **IC** 182, 188, 192, 256, 651, 652, 653, 654, 656,

737, 936, 1032, 1064, 1444, 1482; **MNHN-P** 3000

Otros materiales

CBM 13; **CGF** 104; **FC-DPV** 777, 875, 1890, 2890; **MNHN-P** 229, 957; **MUARN SN** (EX-GALY SN)

Análisis de los datos

Mediciones

Las mediciones lineales utilizadas en la presente tesis se basan primordialmente en el trabajo descriptivo de von den Driesch (1976). Otras publicaciones tenidas en cuenta fueron Merriam y Stock (1932), Méndez-Alzola (1941), Churcher (1967), Perea (1996), Schmieder (2000), Morales-Mejía *et al.* (2010), Boitani y Powell (2012), entre otros.

Todas las medidas se expresan en milímetros; las mismas fueron efectuadas mediante la utilización de calibre, ya sea digital o manual, según las necesidades del caso, con una precisión de 0.1 mm. La medida seguida de la letra “e” indica que la misma fue estimada, esto debido a las condiciones de preservación del material. Cuando se presentan dos valores para la misma medición implica que corresponden al lado izquierdo y derecho, respectivamente.

Por último, las medidas y áreas utilizadas en los estudios biomecánicos se explican en una sección separada (ver Parámetros paleobiológicos: fuerza de mordida), al tiempo que, por un tema de practicidad, las mismas se presentan en tablas en el texto y en un anexo propio (ver Anexo 2A, B).

Cráneo (Fig. 8A, B y C)

- longitud total (LT), medida desde el Prosthion hasta el Akrokranion
- longitud cóndilo-basal (LCB), medida desde el Prosthion hasta los cóndilos occipitales
- longitud orbito-occipital (LOO), medida entre el borde anterior de la órbita y los cóndilos occipitales
- anchura máxima (AM), distancia máxima comprendida entre los arcos zigomáticos
- anchura rostral (AR), medida entre el borde externo de los alvéolos de los caninos
- ancho inter-orbitario (AIO), distancia mínima inter-orbitaria

- ancho del proceso post-orbitario (APO)
- ancho de la constricción post-orbitaria (CPO)
- distancia bimastoide externa (BME), medida entre el borde externo de los procesos mastoideos
- distancia bicondilar externa (BCE), medida entre el borde externo de los cóndilos occipitales
- diámetro transverso (FOT) y dorso-ventral (FODV) del foramen occipital
- diastema superior (Ds), desde el extremo posterior del canino hasta el anterior del premolar correspondiente

Puntos craneométricos (Fig. 8A)

- Prosthion (P), punto más anterior del borde externo alveolar del premaxilar
- Akrokranion (A), punto más posterior de la protuberancia occipital externa

Mandíbula (Fig. 9A)

- 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)

Series dentarias (Fig. 8B y Fig. 9A)

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. 8D y Fig. 9B)

- diámetro antero-posterior (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; Kitchener *et al.*, 2010), 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, etc.) (Fig. 10)

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

- 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

ancho total (AT), medida particular para el ancho de la superficie articular distal del húmero en cánidos

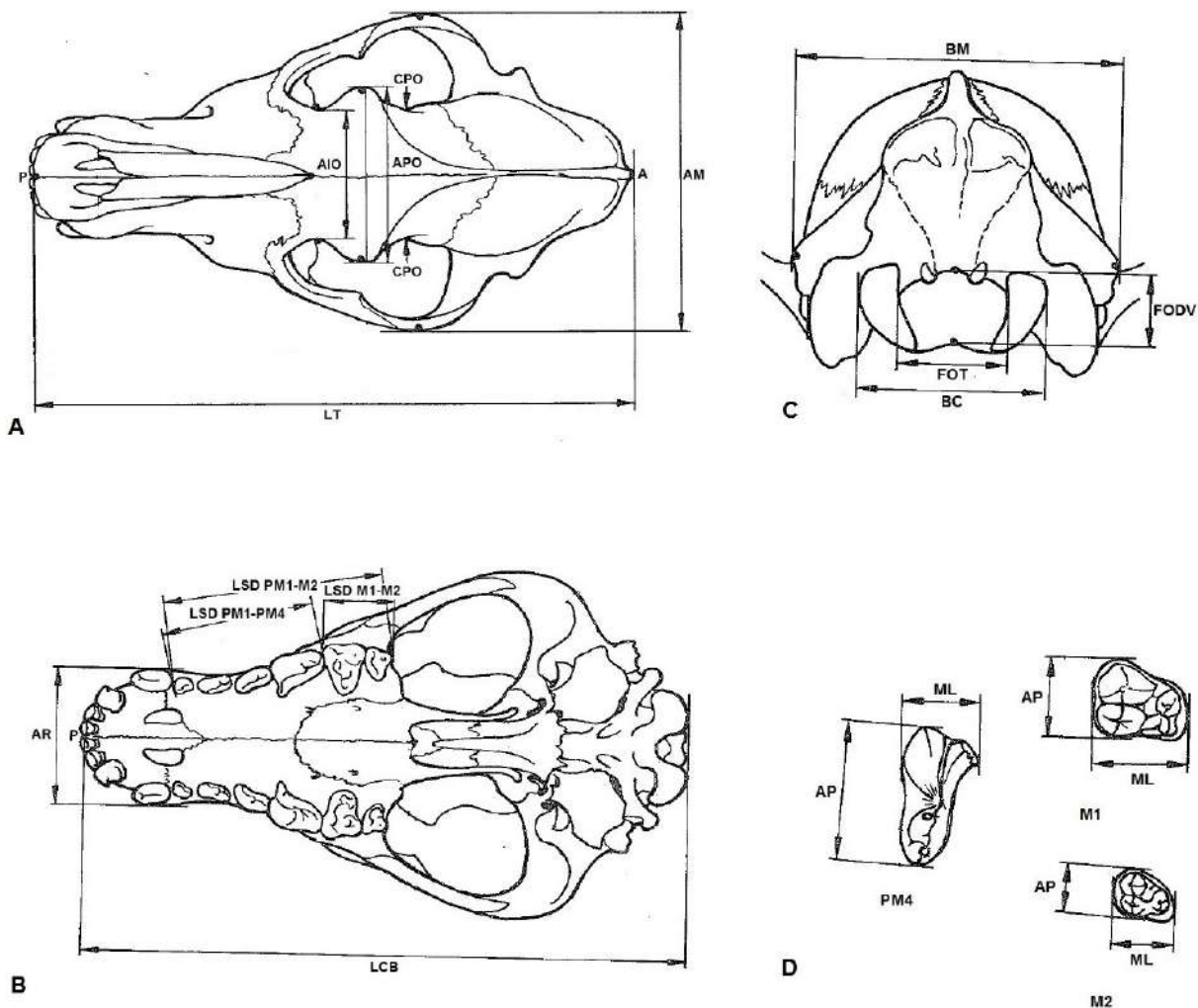


Figura 8: Imágenes ilustrativas de alguna de las medidas usadas en este trabajo, tomadas sobre un Canidae: cráneo en vista dorsal (A), ventral (B) y posterior (C); dentición en vista oclusal (D). Abreviaturas en el texto. Modificado de von den Driesch, 1976.

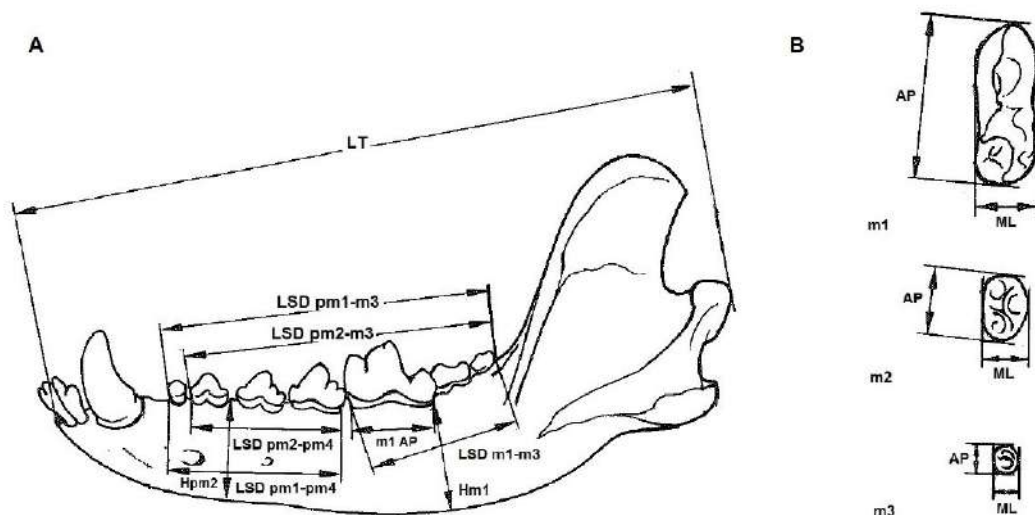


Figura 9: Imágenes ilustrativas de alguna de las medidas tenidas en cuenta en este trabajo, tomadas sobre un Canidae: mandíbula en vista lateral izquierda (A) y dentición en vista oclusal (B). Abreviaturas en el texto. Modificado de von den Driesch, 1976.

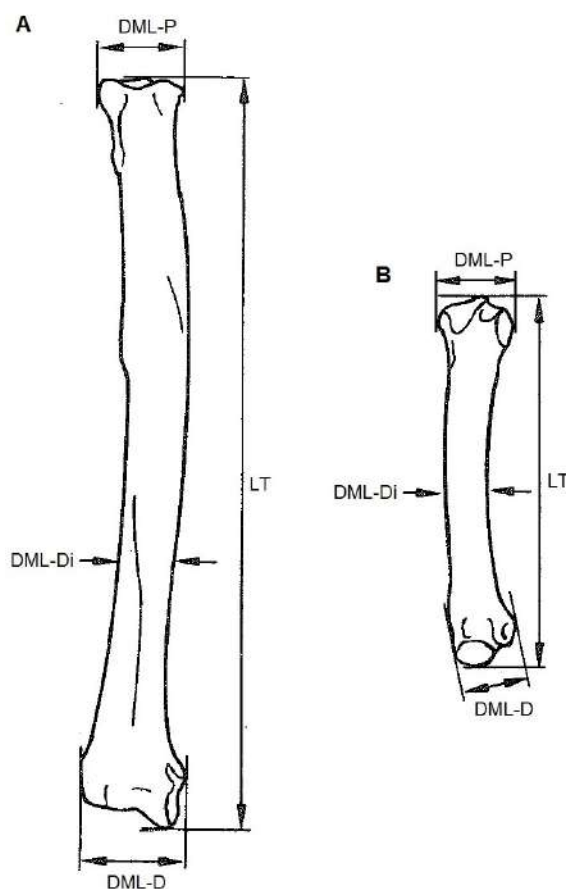


Figura 10: Imágenes ilustrativas de alguna de las medidas tenidas en cuenta en este trabajo, tomadas sobre un Canidae: radio derecho en vista dorsal (A) y quinto metacarpiano izquierdo en vista dorsal (B). Abreviaturas en el texto. Modificado de von den Driesch, 1976.

Parámetros paleobiológicos

Fuerza de mordida

Las estimaciones de fuerza de mordida fueron realizadas de manera indirecta mediante el análisis biomecánico de los cráneos aplicando el método “dry skull” (Thomason, 1991; ver también Christiansen y Adolfssen, 2005; Christiansen, 2007a,b; Christiansen y Wroe, 2007; Grandal-d’Anglade, 2010). El mismo consiste en la reconstrucción de las áreas transversales de los músculos masticatorios temporal y masetero (T y M respectivamente, en cm²), de sus respectivos brazos de palanca desde el centroide hacia la articulación temporo-mandibular (l_t e l_m , en cm) y del brazo de palanca externo desde dicha articulación y hacia el canino o carnicero superior, según corresponda (l_0 canino e l_0 PM4 respectivamente, en cm) (Fig. 11) (Christiansen y Wroe, 2007; Del Moral-Sachetti *et al.*, 2011; Soibelzon *et al.*, 2014). Las correspondientes áreas fueron calculadas utilizando el programa informático ImageJ 1.40g (Abramoff *et al.*, 2004), a partir de fotografías en alta resolución. Con la finalidad de reducir el error de estimación, cada área o medida lineal (brazo de palanca) fue tomado 10 veces, sus valores extremos fueron descartados, y luego se calculó su valor promedio (ver Grandal-d’Anglade, 2010 y literatura allí citada). En base a esto, la fuerza de mordida, en Newtons (N), fue calculada a partir de la siguiente ecuación:

$$BF = \sigma (T \cdot l_t + M \cdot l_m) / l_0$$

donde σ es la fuerza isométrica máxima generada por la musculatura en los mamíferos (37 N/cm², para más detalles sobre el tema ver entre otros Christiansen y Adolfssen, 2005; Christiansen, 2007a,b; Christiansen y Wroe, 2007; Grandal-d’Anglade, 2010).

Debido a que las relaciones entre la fuerza de mordida y la masa corporal en mamíferos carnívoros es alométrica, y con la finalidad de comparar la fuerza de mordida entre animales de diferente tamaño, se calculó el cociente de fuerza de mordida (BFQ de su sigla en inglés), según las siguientes ecuaciones:

- para placentarios carnívoros en general (ver Christiansen y Wroe, 2007)

$$BFQ_{canino} = [BF_{ca}/10^{(0.663 \pm 0.028 * \text{Log}10(BM) + 1.561 \pm 0.027)}] * 100$$

$$BFQ_{carnicero} = [BF_{car}/10^{(0.650 \pm 0.028 * \text{Log}10(BM) + 1.762 \pm 0.028)}] * 100$$

- para félidos en particular (ver Christiansen, 2007a)

$$BFQ_{canino} = [BF_{ca}/10^{(0.752 \pm 0.084 * \text{Log}10(BM) + 1.464 \pm 0.135)}] * 100$$

$$BFQ_{carnicero} = [BF_{car}/10^{(0.741 \pm 0.090 * \text{Log}10(BM) + 1.667 \pm 0.145)}] * 100$$

donde BF_{ca} y BF_{car} son las correspondientes fuerza de mordida estimadas para el canino y el carnicero superior, en Newtons (N), y BM es la masa corporal del carnívoro (en kg).

Adicionalmente fueron tenidas en cuenta, cuando fue pertinente y de manera comparativa, la relación entre los brazos de palanca (l_0 canino, l_0 PM4) respecto a su LCB, para determinar si existen diferencias estructurales en la configuración de los cráneos estudiados que permitan explicar o ayudar a entender de mejor manera los análisis antes mencionados.

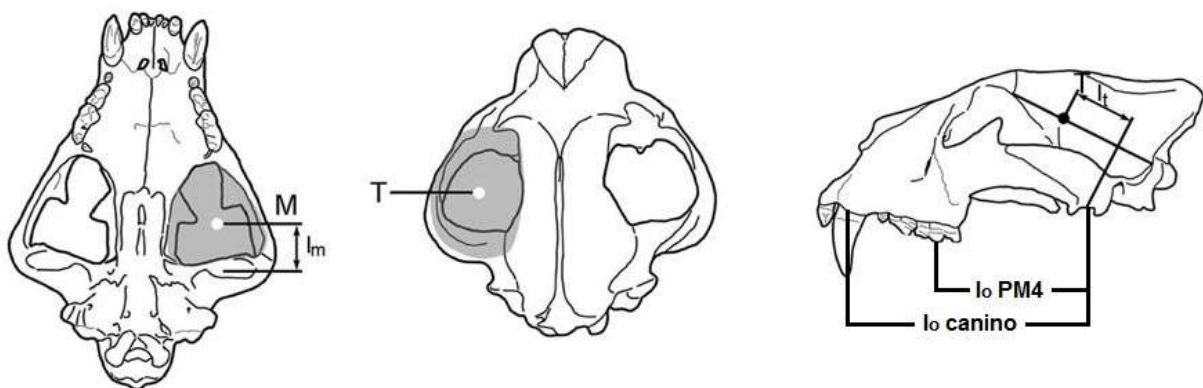


Figura 11: Medidas y áreas utilizadas en el análisis por “dry skull”. Las zonas sombreadas corresponden a la reconstrucción aproximada de las áreas de la musculatura masetera (M) y temporal (T), el punto indica la posición del centroide. Abreviaturas en el texto. Modificado de Christiansen (2007a).

Con respecto a la mandíbula, los estudios sobre la mecánica de mordida se basan en modelarla como un viga en voladizo para así poder estimar las cargas de flexión cuando el animal muerde en diferentes posiciones a lo largo de la serie dentaria, obteniendo así un perfil de fuerza mandibular (MFP de su sigla en inglés). La resistencia a la flexión de la rama mandibular en el plano parasagital y sagital se aproxima a medir los diámetros externos dorsoventral (“x”, en cm) y labiolingual (“y”, en cm) a diferentes intervalos, según los loci dentarios que intervengan, a lo largo de la rama mandibular, junto con sus respectivas medidas lineales hacia el cóndilo mandibular (“L”, en cm) (Fig. 12) (Therrien, 2005a,b; Christiansen, 2007b; Blanco *et al.*, 2011; Soibelzon *et al.*, 2014; Therrien *et al.*, 2016).

En este sentido, los módulos de sección para la resistencia en flexión (Z), o dicho de otra manera indicadores de resistencia en ambos planos de estudio, queda de la siguiente manera,

$$\text{en el plano dorsoventral (cm}^3\text{): } Z_x = I_x / (x/2) = (\pi y x^3 / 64) / (x/2)$$

$$\text{en el plano labiolingual (cm}^3\text{): } Z_y = I_y / (y/2) = (\pi x y^3 / 64) / (y/2)$$

donde I (I_x e I_y) son los segundos momentos de área que dependen de la geometría de cómo se modelan las secciones de la mandíbula (en este caso al ser como secciones elípticas “x” e “y” (ver más arriba) corresponden a los ejes de la elipse de cada sección).

Adicionalmente, fueron tenidos en cuenta el cociente entre Z/L para determinar variaciones en la magnitud de la fuerza aplicada a lo largo de la mandíbula, y el cociente Z_x/Z_y para determinar la fuerza mandibular relativa en diferentes planos. Se trabajó con los resultados transformados a logaritmo para reducir el efecto de la diferencia de tamaños (ver Therrien, 2005a; Soibelzon *et al.*, 2014).

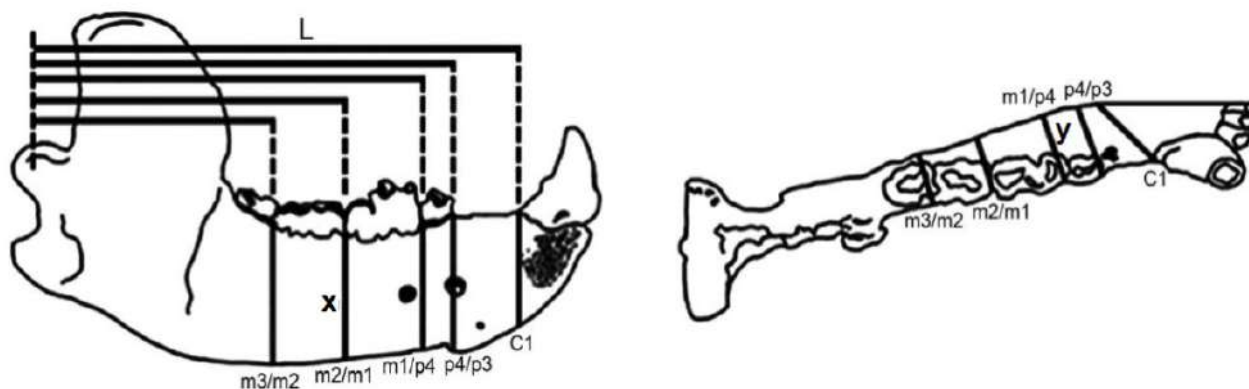


Figura 12: Medidas utilizadas en el análisis por el método del perfil de fuerza mandibular. Abreviaturas en el texto. Modificado de Soibelzon *et al.* (2014).

La muestra utilizada con fines comparativos para la fuerza de mordida y el perfil de fuerza mandibular usadas en esta sección proviene de estimaciones realizadas sobre materiales alojados en el MNHN y ZVC-M (ver Anexo 2C), así como también de la literatura especializada, principalmente Therrien (2005a,b), Christiansen (2007a,b), Christiansen y Wroe (2007), Soibelzon *et al.* (2014).

Estimaciones de masa

Las estimaciones de masa corporal, así como de presa potencial (típica y máxima), para los taxones extintos también se basan principalmente en métodos indirectos. 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.). Estas 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).

Para poder estimar la masa corporal, en el presente estudio se utilizaron, entre otras, las ecuaciones desarrolladas a tales fines para euterios carnívoros según Van Valkenburgh (1990), Thackeray y Kieser (1992), Anyonge (1993), Viranta (1994), Egi (2001), Christiansen y Harris (2005), Figueirido *et al.* (2011), Hemmer *et al.* (2011), Losey *et al.*

(2014, 2017), Engelman (2022); mientras que para los marsupiales se usaron las formuladas por Gordon (2003) (Anexo 3A; ver también Anexo 3B). Estas fueron seleccionadas debido a la probada eficacia que presentan para estimar la masa corporal en los grupos de estudio.

Por otro lado, para estimar el tamaño de la presa, tanto típico como máximo, se usaron diversas ecuaciones desarrolladas para carnívoros actuales, particularmente félidos y cánidos, según Prevosti y Vizcaíno (2006), y Prevosti y Martín (2013) (Anexo 3A; ver también Anexo 3B), según información publicada en Van Valkenburgh y Koepfli (1993) y Van Valkenburgh y Hertel (1998). Las mismas fueron confeccionadas a partir de un conjunto de datos que incluyen animales de hábitos tanto solitarios como gregarios/sociales para cada grupo (para mayores detalles ver la bibliografía correspondiente).

En tal sentido es imperioso aclarar que los resultados de masa corporal y presa potencial (típica y máxima) obtenidos para taxones extintos utilizando estas ecuaciones deben ser considerados con precaución y tenidos en cuenta solo como valores aproximados y/o de referencia a la masa real y no valores absolutos (Prevosti y Vizcaíno, 2006; Losey *et al.*, 2017). Por último, se discutió la pertinencia del uso de estas ecuaciones en algunos casos puntuales de interés.

Métodos de ordenación y representación gráfica

Las técnicas de ordenación sirven para la interpretación de datos en un espacio multidimensional reduciendo, sin gran pérdida de información, el número total de dimensiones, facilitando así la representación de los elementos de estudio y sus relaciones en función de las variables empleadas (Palacio *et al.*, 2020).

A tales efectos, y según la disponibilidad de datos en los materiales estudiados, se efectuaron un análisis de componentes principales (ACP) en base a su correspondiente

matriz de varianza-covarianza (en este fueron tenidos en cuenta el valor de la varianza, los gráficos de carga y, cuando sean estadísticamente significativos, el valor del Jolliffe cut-off respecto del Eigenvalue para la respectiva componente) y otro de agrupamientos de parámetros por conglomerado (cluster jerárquico, modo R) (Anexo 4A).

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 4B) o de materiales previamente publicados.

Resultados

Paleontología sistemática

Orden Carnivora Bowdich, 1821

Suborden Feliformia Kretzoi, 1945

Familia Felidae Fischer von Waldheim, 1817

Subfamilia Pantherinae Pocock, 1917

Género *Panthera* Oken, 1816

***Panthera onca* (Linnaeus, 1758)**

Material referido: AC 896 (Anexo 1: Fig. 1), mandíbula completa.

Procedencia geográfica y estratigráfica: Playa Costanera, Colonia del Sacramento (depto. de Colonia). Pleistoceno *sensu lato* (Formación Dolores?).

Descripción comparativa: material robusto y de considerables dimensiones. Su rama mandibular es relativamente alta; hacia la región de la sínfisis se forma un marcado ángulo. El borde ventral en su zona media se presenta algo convexo al punto de que, cuando se ubica sobre una superficie plana (nivelada), esta se apoya sobre dicha convexidad y el proceso angular. Esto indica una gran variación en los panterinos sobre este particular (Merriam y Stock, 1932; Christiansen y Harris, 2009). Tanto el proceso angular, como el cóndilo y el proceso coronoides de la hemimandíbula derecha están mejor preservados que en la hemimandíbula izquierda. El proceso angular no se proyecta tanto hacia atrás comparado con *Puma concolor* (Merriam y Stock, 1932), pero sí de manera algo ventral como en los panterinos (Christiansen y Harris, 2009). El cóndilo es marcadamente transverso; el proceso coronoides es ancho en sentido transversal y, si bien se encuentra algo desgastado, se infiere que en vista lateral este no se proyectaba

por detrás del cóndilo, como se observa en los grandes félidos sudamericanos actuales, y a diferencia de lo que sucede con panterinos extintos (Merriam y Stock, 1932; Christiansen y Harris, 2009). La fosa masetérica es profunda y se prolonga apenas hasta el borde posterior del m1, como se evidencia en *P. onca* y *P. concolor*, mientras que en *P. atrox* alcanza hasta la mitad de este diente (Merriam y Stock, 1932). En la margen externa de cada rama mandibular se identifican los forámenes característicos de los grandes félidos actuales (Méndez-Alzola, 1941). La dentición, aunque en líneas generales está bastante mal preservada, presenta una configuración netamente carnívor. Tanto el canino como el pm3 no se encuentran preservados, aunque en base al tamaño del alvéolo del primero de estos dientes se presume que tenía considerables dimensiones. El pm4 derecho es el mejor diente preservado. En este su cúspide principal, el protocónido, se dirige hacia arriba con una muy leve inclinación en sentido posterior. Ambos m1 tienen sus cúspides muy fracturadas; hacia la región distal del m1 izquierdo se observa el desarrollo de un pequeño talónido.

Medidas: LT hemimandíbula derecha, 172.3; Hm1 derecho, 38.1; Bm1 derecho, 18.0; LSDc-m1 derecha, 94.2; pm3AP derecho, 16.8e; pm3ML derecho, 9.8; pm4AP derecho, 23.2; pm4ML derecho, 10.7; m1AP izquierdo, 24.3; m1ML izquierdo, 11.9.

Parámetros paleobiológicos: las estimaciones de masa corporal para este ejemplar indican que su masa promedio rondaba los 122 kg (rango de 119-126 kg), con una presa típica de unos 140-200 kg y máxima estimada en alrededor de 587-600 kg (ver Anexo 3B). El perfil de fuerza mandibular indicó un Zx/Zy del canino de casi 1.1, mientras que el Zx/L a la altura del intervalo pm4-m1 es de casi 0.26. Por último, no se observó una gran variación en los valores Zx/Zy a lo largo de la mandíbula (Fig. 13; Anexo 2B).

Análisis multivariados: el ACP indica que el primer componente principal explica más del 99% de la varianza de la muestra. Cuando se grafican los primeros dos componentes, el material fósil queda ubicado muy cercano del rango de distribución de *Panthera onca*, en comparación con los otros especímenes. La variable que más influye, según los coeficientes de cargas del primer componente, es la LT de la mandíbula, con un aporte significativo de la LSDc-m1. Por último, el correspondiente análisis de cluster jerárquico agrupa el material en estudio con los de *P. onca* (Anexo 4A).

Observaciones: según el tamaño absoluto, el material aquí estudiado es mucho mayor que aquellos de *Puma concolor* y más pequeño que en *P. atrox*, encontrándose a grandes rasgos en el rango de medidas observado en ejemplares de *Panthera onca* (ver Merriam y Stock, 1932; Méndez-Alzola, 1941; Seymour, 1989; Ferrero, 2008; Morales-Mejía *et al.*, 2010; Chimento y Agnolín, 2017; Chimento y Dondas, 2017). Material referenciado en Manzuetti *et al.* (2021a).

cf. *Panthera onca*

Material referido: IC 188 (Anexo 1: Fig. 2), metacarpo II derecho.

Procedencia geográfica y estratigráfica: zona del Arroyo Pilatos (depto. de Canelones). Formación Dolores, Pleistoceno tardío-Holoceno temprano.

Descripción comparativa: metápodo de considerables dimensiones y relativamente robusto, aunque no tanto como aquellos de los esmilodontinos ni tampoco *Panthera atrox* (Merriam y Stock, 1932; Berta, 1987), y mucho más parecidos en este aspecto (a grandes rasgos) a los de los grandes félidos sudamericanos actuales (Morales-Mejía *et al.*, 2010). En vista proximal, la carilla que articula con el trapezoide tiene una forma triangular

acentuada como en panterinos y *Puma concolor*, a diferencia de los esmilodontinos (Merriam y Stock, 1932; Morales-Mejía *et al.*, 2010). Los bordes anterior y lateral en dicha carilla son más bien rectos y cortos como en *P. concolor*, mientras que el borde posterior es ancho como en *Panthera onca* (Morales-Mejía *et al.*, 2010). La diáfisis es relativamente ancha y recta como en *P. onca* mientras que en *P. concolor* es más curva y angosta (Morales-Mejía *et al.*, 2010). En vista anterior (dorsal) cerca de la región proximal de la diáfisis se observa la presencia del surco para la arteria radial, formado por dos inserciones someras las cuales no se proyectan hacia la región lateral del hueso, como en los panterinos (Morales-Mejía *et al.*, 2010). En vista lateral interna, en la región proximal, la faceta que articula con el trapezio tiene una forma relativamente ovalada y se proyecta por encima del borde proximal. En vista lateral externa de la región proximal, la carilla anterior que articula con el Mtc. III es profunda y grande como en *P. onca*, mientras que la posterior es pequeña y de posición proximal, más parecida en este caso a *P. concolor* (Morales-Mejía *et al.*, 2010). En vista lateral de la región distal, la cresta distal se dirige hacia abajo como en *P. onca* (Morales-Mejía *et al.*, 2010).

Medidas: LT, 80.1; DML-P, 16.4; DDV-P, 23.2; DML-Di, 11.7; DDV-Di, 11.1; DML-D, 14.9; DDV-D, 15.9.

Parámetros paleobiológicos: la estimación de masa corporal de este material dio un resultado de 139.5 kg, con un tamaño de presa típica de entre 177-240 kg, y de presa máxima de 683-694 kg (ver Anexo 3B).

Observaciones: las epífisis se encuentran fusionadas por lo que se infiere que era un individuo adulto.

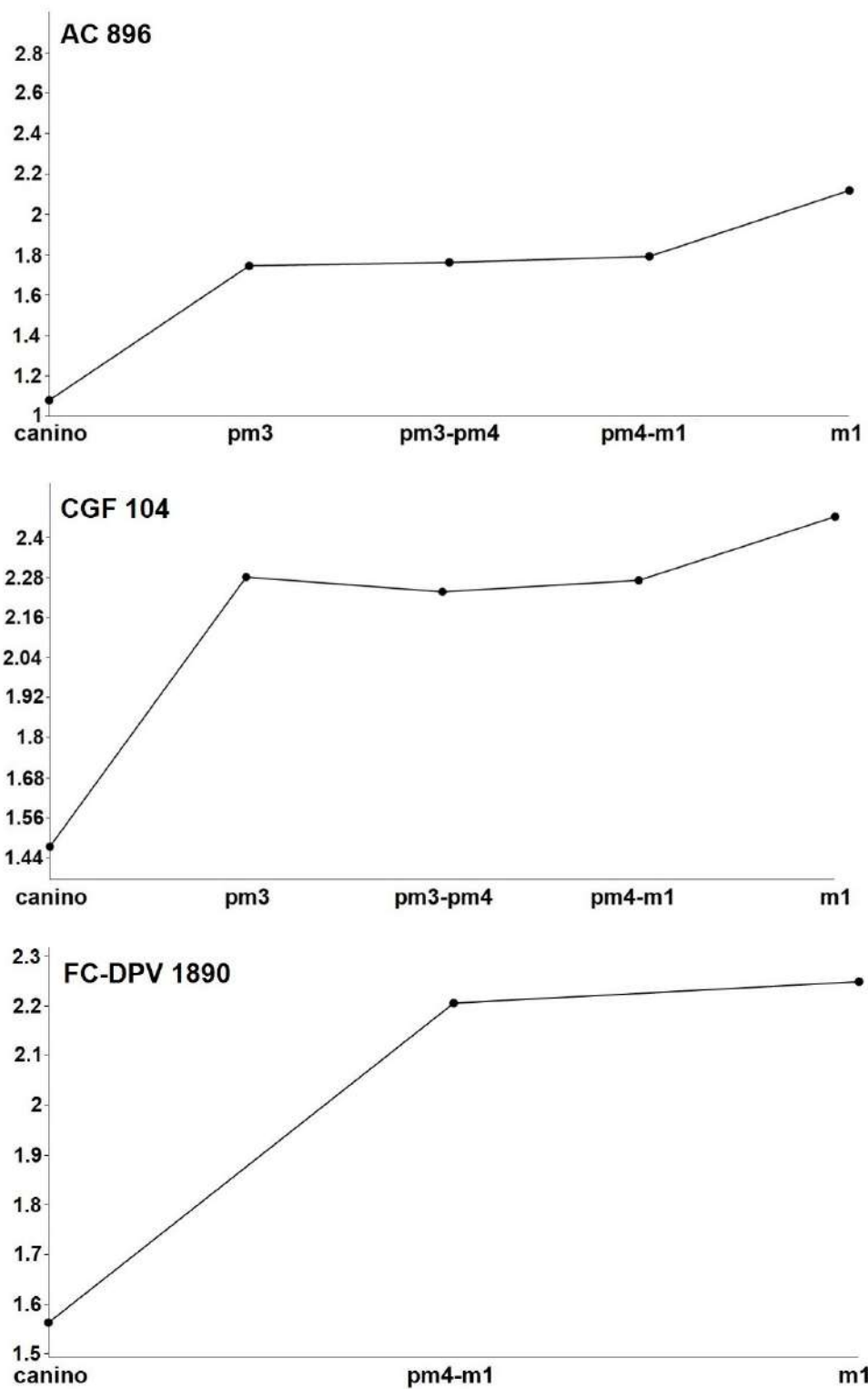


Figura 13: Perfiles de fuerza mandibular (fuerza relativa Z_x/Z_y) para los materiales asignados a *Panthera onca*.

Subfamilia Felinae Fischer von Waldheim, 1817

Género *Puma* Jardine, 1834

***Puma* cf. *P. concolor* (Linnaeus, 1771)**

Material referido: FC-DPV 3351 (Anexo 1: Fig. 3), fragmento de mandíbula con m1.

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

Descripción comparativa: fragmento de rama mandibular derecha de un félido de gran porte, mucho más grande que *Leopardus pardalis* (ver Murray y Gardner, 1997) y no tanto como *Panthera atrox* (Merriam y Stock, 1932), encontrándose en el rango de medidas tanto de *Puma concolor* como de *Panthera onca* (Merriam y Stock, 1932; Méndez-Alzola, 1941; Seymour, 1989; Chimento y Dondas, 2017). La mandíbula se presenta alta y en su cara externa se observa parte de la fosa masetérica, profunda y bien delimitada, la cual apenas llega al borde posterior del m1, como en félidos sudamericanos actuales (ver Méndez-Alzola, 1941), mientras que en *P. atrox* llega hasta la mitad del m1 (Merriam y Stock, 1932). En este diente, el único que se preserva, ambas cúspides (paracónido y protocónido) están fracturadas. A pesar de esto, su formato netamente secodonte es claramente identificable. Por último, el talónido se encuentra muy reducido.

Medidas: Hm1, 31.9; Bm1, 13.3; m1AP, 18.4; m1ML, 8.8.

Parámetros paleobiológicos: las estimaciones de masa corporal realizadas sobre el m1, según dos ecuaciones para félidos, indican que su masa promedio rondaba los 50 kg (49-51 kg), con un tamaño de presa típica de unos 25-50 kg y de presa máxima estimada de

185-245 kg (ver Anexo 3B).

Análisis multivariados: el ACP indicó la presencia de 4 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 distribución de *Puma concolor*, casi en el límite con *Panthera onca*. Los coeficientes de carga del primer componente muestran que la variable que más influye es Hm1, con menor aporte de las demás componentes. El correspondiente análisis de cluster jerárquico agrupa el material en estudio con los de *P. concolor* (Anexo 4A).

Material referido: IC 256 (Anexo 1: Fig. 4), fragmento de hemimandíbula derecha con pm3-pm4.

Procedencia geográfica y estratigráfica: zona del Arroyo Pilatos (depto. de Canelones). Formación Dolores, Pleistoceno tardío-Holoceno temprano.

Descripción comparativa: la rama mandibular es alta y robusta. En su vista externa se observa la presencia de unos pequeños forámenes. La dentición preservada (pm3 y pm4) evidencia muy poco a nulo desgaste. La misma presenta una configuración netamente carnívoras como en los grandes félidos sudamericanos actuales (ver Chimento y Dondas, 2017). La cúspide principal en cada uno de estos dientes (el protocónido) se dirige hacia arriba sin ningún tipo de inclinación aparente. Anterior a esta cúspide se distingue el paracónido y posterior a esta están las cúspides accesorias posteriores, en número de dos (ver Chimento y Dondas, 2017). En base a las medidas absolutas de la dentición, estas son bastante mayores que las de *Leopardus pardalis* (Seymour, 1999) y son

coherentes, preliminarmente, tanto con aquellas de *Puma concolor* como de *Panthera onca* (Merriam y Stock, 1932; Chimento y Dondas, 2017).

Medidas: pm3AP, 13.1; pm3ML, 8.3; pm4AP, 16.1; pm4ML, 9.5.

Análisis multivariados: el análisis de componentes principales indicó la presencia de 4 componentes, de los cuales el primero explica más del 98% de la varianza de la muestra. Al graficar los valores de estos componentes, el material fósil se agrupa en el morfoespacio de *Puma concolor*, claramente separado de los restantes materiales comparativos. Los coeficientes de carga muestran que la variable que más influye es la pm4AP, con un significativo aporte del pm3AP. El análisis de cluster jerárquico agrupa el material en estudio con los de *P. concolor* (Anexo 4A).

Observaciones: primer registro fósil de *Puma concolor* (cf. *P. concolor*) para el sur del país (Formación Dolores).

Subfamilia Machairodontinae Gill, 1872

Tribu Smilodontini Kretzoi, 1929

***Smilodon* Lund, 1842**

Material referido: **CJG SN** (Tabla 1; Anexo 1: Fig. 5), húmero izquierdo.

Procedencia geográfica y estratigráfica: cercanías de barrancas de San Pedro (depto. de Colonia). Formación Dolores, Pleistoceno tardío-Holoceno temprano.

Material referido: CRB 27 (Tabla 1; Anexo 1: Fig. 6), húmero izquierdo.

Procedencia geográfica y estratigráfica: río San Salvador (depto. de Soriano). Formación Dolores, Pleistoceno tardío-Holoceno temprano.

Material referido: CRB 28 (Tabla 1; Anexo 1: Fig. 7), húmero izquierdo.

Procedencia geográfica y estratigráfica: río San Salvador (depto. de Soriano). Formación Dolores, Pleistoceno tardío-Holoceno temprano.

Material referido: IC 651 (Tabla 1; Anexo 1: Fig. 8), húmero derecho.

Procedencia geográfica y estratigráfica: zona del Arroyo Pilatos (depto. de Canelones). Formación Dolores, Pleistoceno tardío-Holoceno temprano.

Material referido: IC 653 (Tabla 1; Anexo 1: Fig. 9), húmero derecho.

Procedencia geográfica y estratigráfica: zona del Arroyo Pilatos (depto. de Canelones), material rodado. Formación Dolores?, Pleistoceno tardío-Holoceno temprano.

Material referido: IC 656 (Tabla 1; Anexo 1: Fig. 10), húmero izquierdo.

Procedencia geográfica y estratigráfica: zona del Arroyo Pilatos (depto. de Canelones). Formación Dolores, Pleistoceno tardío-Holoceno temprano.

Material referido: IC 1064 (Tabla 1; Anexo 1: Fig. 11), húmero derecho.

Procedencia geográfica y estratigráfica: Rincón de Conde (depto. de Canelones). Formación Dolores, Pleistoceno tardío-Holoceno temprano.

Descripción comparativa: húmeros robustos y de considerables dimensiones, bastante mayores que las de *Puma concolor*, *Panthera onca* y *Smilodon gracilis* (ver Méndez-

Alzola, 1941; Berta, 1995) y comparable, en líneas generales, con aquellas de *Smilodon fatalis*, *Smilodon populator* y *Panthera atrox* (ver Merriam y Stock, 1932; Méndez-Alzola, 1941; Churcher, 1967). En su extremo proximal se destacan tanto la tuberosidad mayor como la menor, ambas bien desarrolladas (en el material IC 653, CRB 27 y CJG SN el trocánter mayor está fracturado), aunque en menor medida que en *S. populator*. La cabeza humeral se presenta relativamente convexa hacia su región posterior; el surco bicipital es somero, a excepción del material IC 653 en el cual se encuentra más excavado. La diáfisis es robusta y subtriangular en sección transversal. En esta se identifican tanto la cresta pectoral (frontal) como la deltoidea (latero-medial). En todos los casos, la primera se presenta recta y su unión con la cresta deltoidea se sitúa un poco más distalmente en la diáfisis con respecto a los panterinos (ver Merriam y Stock, 1932). El material IC 653 es el que tiene ambas crestas con un mayor desarrollo, mientras que en el material IC 1064 estas están menos desarrolladas (en general, este material es bastante menos robusto). En vista posterior, y hacia su extremo distal, la diáfisis se ensancha de manera considerable, como sucede en los esmilodontinos (aunque no tanto como en *S. populator*), a diferencia de lo que sucede en panterinos (Merriam y Stock, 1932; Berta, 1987). En vista lateral, la diáfisis no se curva tan drásticamente como en los panterinos (ver Merriam y Stock, 1932), lo que le da un contorno mucho menos marcado, más evidente en el material IC 1064. De la epífisis distal, en su vista anterior, se destaca su superficie articular (el capítulo y la tróclea). Dicha superficie se encuentra bien desarrollada, sin embargo la tróclea no se proyecta tan distalmente respecto al capítulo. El puente supracondiloideo, que delimita el foramen correspondiente, varía de más angosto (IC 656) a más ancho (IC 651, IC 1064) (en el material IC 653 está reconstruido, en CRB 27 está roto), siempre orientado de manera oblicua. El foramen supracondiloideo (epicondilar, entepicondilar) se presenta elongado, más evidente en el material IC 656. En vista posterior, la fosa olecraneana es relativamente profunda y ancha en sentido

transverso, más evidente en el material IC 651 (ver Merriam y Stock, 1932; Méndez-Alzola, 1941; Berta, 1987). En vista lateral externa se evidencia la presencia de la cresta supracondiloidea (en CJG SN, IC 1064 está levemente fracturada), la cual no está tan desarrollada como en *S. populator*. El epicóndilo interno (o cóndilo medial) es más grande que el externo (o cóndilo lateral).

	CJG SN	CRB 27	CRB 28	IC 651	IC 653	IC 656	IC 1064
LT	367.5	366	369	366.8	355	353.2	343.2
DML-P	88.28e	---	88.6	93.8	91.4	88.2	86.5
DDV-P	99.19e	103.9	106.2	121.2	108.3	114.4	108.6
DML-Di	45.33	38	44	38.3	42.8	34.3	36.5
DDV-Di	50.76	52.5	54.4	53.4	52.2	54.9	51.6
DML-D	115.54	117.4	116.6	121.4	120.4	113.9	114.7
DDV-D	62.87	63.3	67.2	72.8	68.8	68.9	64.7

Tabla 1: medidas (en mm.) de los húmeros asignados a *Smilodon* sp. Abreviaturas en Materiales y métodos.

Parámetros paleobiológicos: las estimaciones de masa corporal de estos materiales varían de 216 kg (IC 1064) hasta casi 270 kg (CRB 28). La presa típica varía como mínimo de 400-473 kg (IC 1064) hasta casi 660 kg (CRB 28), mientras que la presa máxima oscila entre 1060-1200 kg (IC 1064) hasta un máximo de 1300-1600 kg (CRB 28) (ver Anexo 3B).

Análisis multivariados: el análisis de componentes principales indicó la presencia de 3 componentes, de los cuales el primero explica casi el 98% de la varianza de la muestra. Al graficar los valores de los primeros dos componentes, los materiales fósiles se agrupan hacia la distribución de *Smilodon*, en particular de *S. fatalis* (alguno de ellos muy cercanos a *S. populator*). Los coeficientes de carga del primer componente muestran que la variable que más influye, casi en exclusividad, es la LT humeral. Por último, el análisis de cluster jerárquico agrupa los materiales bajo estudio entre ellos mismos más que con los restantes especímenes (ver Anexo 4A; ver Discusión).

Observaciones: debido a que las epífisis se encuentran fusionadas en todos los húmeros estudiados, se infiere que estos huesos eran de ejemplares adultos.

Material referido: IC 936 (Anexo 1: Fig. 12), radio y ulna.

Procedencia geográfica y estratigráfica: zona del Arroyo Pilatos (depto. de Canelones). Formación Dolores, Pleistoceno tardío-Holoceno temprano.

Descripción comparativa: material robusto y de considerables dimensiones, correspondiente a un félido de gran porte. Este es mucho mayor que los de *Puma concolor*, *Panthera onca* (ver Méndez-Alzola, 1941) y algo menores que aquellos de *Panthera atrox* (Merriam y Stock, 1932), siendo comparables, en líneas generales, solo con *Smilodon* (ver Merriam y Stock, 1932; Méndez-Alzola, 1941; Castro y Langer, 2008; Werdelin *et al.*, 2018). El radio se presenta completo, mientras que de la ulna solo se preserva el extremo distal. En ambos se observa la presencia de un trauma óseo (ver Observaciones).

Medidas: DML-P, 50.1; DDV-P, 37.4; DML-D, 67.9; DDV-D, 47.8.

Observaciones: se evidencia una fractura diafisaria completa en sentido transversal respecto al eje longitudinal de cada hueso (ver Tellez, 1998), con la formación de un callo de importantes dimensiones. Debido al grado de remodelación de dicho callo se estima que tuvo un tiempo de sobrevida, como máximo, del entorno a los 45-60 días luego del incidente que causó el traumatismo (Moller, com. pers.). Esto significa que se está en presencia de una fractura antemortem (Ríos *et al.*, 2012). Asimismo, se identifican signos

de osteomielitis posiblemente activa por la presencia de orificios (cloacas) para el drenaje de pus a ambos lados de los huesos (lo que podría haber sido la causa de muerte del animal por la diseminación de patógenos en sangre; Ferigolo, com. pers.). Por otro lado, estos huesos se encuentran en una posición no fisiológica debido a que hubo desplazamiento en sentido lateral, lo que permitió que cada parte de cada hueso se montara uno sobre el otro (más evidente en el radio). Este tipo de lesiones se conocen como fractura acabalgada o desalineada, lo que provoca un acortamiento de la longitud normal del hueso (Campillo, 1993). La formación del callo fue mejor en el radio que en la ulna, por lo que esto llevó a la pérdida del extremo proximal de este último hueso. Asimismo, debido al grosor del callo en el radio se interpreta que se descargó peso sobre dicha extremidad (Moller, com. pers.). Se evidencia además un crecimiento de tejido óseo, lo que produce la aparente fusión de ambos huesos en sentido longitudinal. Esto último les da la apariencia de estar muy deformados, afectando prácticamente a la totalidad de ambos huesos. Material referenciado en Perea *et al.* (2021a).

Material referido: CLR SN (Anexo 1: Fig. 13), radio izquierdo.

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

Descripción comparativa: radio izquierdo completo, robusto y de considerables dimensiones, mucho mayores que las de *Puma concolor*, *Panthera onca* y *Smilodon gracilis* (ver Méndez-Alzola, 1941; Berta, 1995) y bastante menores que aquellas de *Panthera atrox* (Merriam y Stock, 1932), siendo estas comparables, en líneas generales, solo con *Smilodon fatalis* y *Smilodon populator* (ver Merriam y Stock, 1932; Méndez-

Alzola, 1941; Castro y Langer, 2008; Werdelin *et al.*, 2018). El extremo proximal se presenta muy robusto, la carilla que articula con el húmero es ancha pero poco profunda (ver Merriam y Stock, 1932; Méndez-Alzola, 1941; Berta, 1995). En vista posterior, debajo de la cabeza del radio, está la tuberosidad bicipital, de forma oval pronunciada y más bien plana (ver Méndez-Alzola, 1941; ver también Merriam y Stock, 1932; Berta, 1995). La diáfisis se presenta aplanada en sentido dorso-ventral y levemente curvada en vista anterior; en esta misma vista se identifican diversas marcas de inserción de músculos; hacia su extremo distal esta se ensancha de manera notoria, a diferencia de lo que sucede con los félidos sudamericanos actuales de gran porte (*P. concolor* y *Panthera onca*) (ver Méndez-Alzola, 1941; ver también Merriam y Stock, 1932; Berta, 1995; Castro y Langer, 2008; Werdelin *et al.*, 2018). La epífisis distal, al igual que la proximal, también es robusta (Merriam y Stock, 1932). En esta se identifican, en vista dorsal, diversas cicatrices para tendones y músculos (Merriam y Stock, 1932; Berta, 1995); el proceso estiloide, aunque notorio, es ancho y corto, mientras que en los grandes félidos actuales está relativamente más desarrollado (ver Méndez-Alzola, 1941; ver también Werdelin *et al.*, 2018).

Medidas: LT, 253; DML-P, 50.5; DDV-P, 41.6; DML-Di, 30; DDV-Di, 20.5; DML-D, 67; DDV-D, 49.

Observaciones: en este material se observa un trauma de forma muy irregular hacia la región proximal del radio. Es una fractura incompleta y sin desplazamiento, debido a que el hueso no se rompe sino que se dobla y se fisura (aunque si se propaga la línea de fisura puede derivar en una fractura completa, ver Wheeler *et al.*, 2002), también con posible evidencia de osteomielitis (Ferigolo, com. pers.). Este tipo de lesiones (fractura incompleta) afecta típicamente a individuos jóvenes (Moller, com. pers., ver también

Tellez, 1998; Wheeler *et al.*, 2002; López Olmedo, 2019). Son fracturas que consolidan muy rápido (en cuestión de 1 semana ya está formado un callo fibroso con algo de calcio en los bordes, para las 2 semanas el mismo ya está firme, Moller, com. pers.), en un plazo máximo aproximado de tres semanas (Mejía Durango *et al.*, 2012). Por el hecho de que el callo no llegó a un mayor grado de desarrollo (por ejemplo, no se depositó calcio en los bordes de la fractura) se infiere que el individuo murió en el momento de la lesión o bien en los días posteriores, en un período entre 3 a 7 días (Moller, Com. pers.). En tal caso, se estaría en presencia de una fractura perimortem (Ríos *et al.*, 2012). Material referenciado en Perea *et al.* (2021a).

***Smilodon fatalis* Leidy, 1868**

Material referido: FC-DPV 3362 (Tabla 2; Anexo 1: Fig. 14), cráneo casi completo.

Procedencia geográfica y estratigráfica: río Santa Lucía, cerca a la ciudad de San Ramón (depto. de Canelones). Formación Dolores, Pleistoceno tardío-Holoceno temprano.

Descripción comparativa: norma superior: cráneo elongado y más bien angosto, con región postorbitaria alargada en comparación con su región facial, más similar a *S. populator* que a *S. fatalis* (Kurtén y Werdelin, 1990). Los nasales son amplios en su extremo anterior y al contactar con los frontales se observa la presencia de una fosa (depresión) muy marcada (ver Méndez-Alzola, 1941). El cráneo es ancho a nivel post-orbitario y la constricción post-orbitaria se encuentra muy marcada; la caja craneana es relativamente pequeña; la cresta sagital está muy desarrollada. Hacia su región posterior se observa la presencia de una marcada sutura. En norma lateral: los nasales no se

encuentran elevados de manera pronunciada como en *S. populator* y la muy prominente cresta lambdoidea configura una trayectoria rectilínea que confluye en el mismo plano que el proceso mastoideo, mientras que en *S. populator* esta cresta forma un ángulo con el plano de dicho proceso. Particularmente estas dos características, que se manifiestan de la misma forma en *S. fatalis*, lo diferencian de *S. populator* (Kurtén y Werdelin, 1990). En norma ventral: en su extremo anterior, los forámenes palatinos se presentan angostos y elongados; en su extremo posterior, se destacan los procesos mastoideos de gran tamaño; las bullas timpánicas son alargadas antero-posteriormente y comprimidas transversalmente. En general, las series dentarias están bien preservadas, sin embargo todos los incisivos (a excepción del I2 izquierdo), los caninos, el PM4 derecho y ambos M1 están fracturados. El I2 preservado es ligeramente recurvado hacia atrás y levemente procumbente, acompañando el margen alveolar de los premaxilares que se dirige hacia adelante (Méndez-Alzola, 1941). En este se evidencia un desarrollo prominente de su cúspide principal, la cual acusa una forma cónica (Merriam y Stock, 1932; Méndez-Alzola, 1941). De lo que se preserva de los caninos se puede decir que tienen un desarrollo típico de los esmilodontinos (antero-posteriormente anchos y comprimidos lateralmente) (Merriam y Stock, 1932; Méndez-Alzola, 1941) al tiempo que son groseramente más aserrados que los de *S. gracilis* (Berta, 1987). PM3 levemente oblicuos con respecto al PM4 correspondiente y tricuspidados, con una cúspide central de mayor desarrollo flanqueada por dos rudimentarias, una anterior y otra posterior (Merriam y Stock, 1932; Méndez-Alzola, 1941). En vista oclusal, la mitad distal es mucho más ancha que la mesial (Merriam y Stock, 1932). PM4 netamente secodontes con forma general también típica del género (ver Berta, 1987). Sus cúspides principales (parastilo, paracono, metacono y metastilo) están bien preservadas; también se identifica la pequeña cúspide anterior al parastilo, el ectoparastilo. Protoconos relativamente reducidos al igual que en *S. fatalis* y *S. populator* (Merriam y Stock, 1932; Méndez-Alzola, 1941) en comparación con *S.*

gracilis (Berta, 1987; Rincón *et al.*, 2011).

Medidas: LT, 358.9; LCB, 324.1; LOO, 197.1; AM, 221.8; AR, 99.8; AIO, 101.6; CPO, 63.9; BME, 139.6; BCE, 72.9; FOT, 33.6; FODV, 17.9; LSD I-PM4, 157.3/149.1; LSD PM3-PM4, 53.3/53.9; Ds, 14.9/16.5; CAP, 40.3/40.7; CML, 19.7/20.1; PM3AP, 15.1/14.1; PM3ML, 8.4/8.9; PM4AP, 39.6/39.9; PM4ML, 16.4/15.8.

Parámetros paleobiológicos: la masa promedio estimada para este material se ubica en 225.7 kg (rango de 183-268 kg), con una presa típica de unos 430-500 kg y máxima de 1100-1300 kg (ver Anexo 3B).

La fuerza de mordida absoluta estimada a la altura del canino dio un promedio de 668.3 N (máximo estimado en el canino izquierdo de casi 673 N) y para el PM4 de unos 1215.7 N (máximo sobre el PM4 derecho de 1224.8 N). El BFQ promedio del canino es de 39 (rango de 18-84), mientras que para el PM4 es de 47.2 (valores extremos de 20.8-107) (Tabla 3; ver Anexo 2A).

Análisis multivariados: el análisis de componentes principales indicó la presencia de 4 componentes, de los cuales el primero explica casi el 89% de la varianza de la muestra (los dos primeros explican alrededor del 98% de esta). Al graficar los valores de los primeros dos componentes, el material fósil se agrupa en el morfoespacio de los datos que corresponden a *Smilodon fatalis*. Los coeficientes de carga del primer componente muestran que la variable que más influye es la LCB. El análisis de cluster jerárquico es coherente con los datos anatómicos y numéricos al agrupar claramente el material en estudio con *S. fatalis* (Anexo 4A).

Observaciones: el espécimen, a juzgar por el grado de desarrollo de su dentición

(dentición definitiva) así como el leve desgaste oclusal de la misma (en especial los PM4) y la sutura observada hacia la región posterior del cráneo hace suponer que correspondería a un individuo adulto joven. Es el primer registro debidamente asignado a *S. fatalis* para la Formación Dolores (sin embargo, ver Discusión). Material referenciado en Perea *et al.* (2021b).

	<i>S. fatalis</i> (FC-DPV 3362)	<i>S. fatalis</i> (CBM 13)	<i>S. populator</i> (MNHN-P 957)	<i>A. tarijense</i> (IC 1032)	<i>A. tarijense</i> (MUARN SN)
T (izquierdo)	49.4	57.4	96.8	---	---
T (derecho)	50.8	60.3	95.2	46.4	76.3
M (izquierdo)	32.9	32.0	49.9	---	---
M (derecho)	32.2	33.2	53.6	34.6	63.6
It (izquierdo)	3.9	4.5	5.6	---	---
It (derecho)	3.6	4.3	5.7	5.5	5.2
Im (izquierdo)	2.9	3.0	3.9	---	---
Im (derecho)	3.2	3.3	4.2	3.8	5.8
lo canino (izquierdo)	15.9	15.2	18.8	---	---
lo canino (derecho)	15.9	15.5	19.1	17.1	19.0
lo PM4 (izquierdo)	8.6	8.6	10.9	---	---
lo PM4 (derecho)	8.8	8.9	10.8	14.2	15.0

Tabla 2: Áreas estimadas de la musculatura masticatoria (en cm²) y brazos de palanca (en cm) para los materiales fósiles: T, área del temporal; M, área del masetero; It, brazo de palanca del temporal; Im, brazo de palanca del masetero; lo canino, brazo de palanca del canino; lo PM4, brazo de palanca del PM4 (por detalles ver Materiales y métodos).

	<i>S. fatalis</i> (FC-DPV 3362)	<i>S. fatalis</i> (CBM 13)	<i>S. populator</i> (MNHN-P 957)	<i>A. tarijense</i> (IC 1032)	<i>A. tarijense</i> (MUARN SN)
BF Canino	668.3	876.5	1472.0	840.8	1496.6
BFQ Canino	39.0	64.7	55.0	71.9	119.1
BF PM4	1215.7	1535.4	2580.2	1014.6	1895.7
BFQ PM4	47.2	75.2	64.6	58.5	101.8
Masa corporal	225.7	165	407.8	187.3	209

Tabla 3: Valores promedio, de los materiales estudiados en esta tesis, de la masa corporal estimada (en kg) y de las estimaciones de fuerza de mordida para el canino (BF Canino) y el carniceiro superior (BF PM4), ambas en Newtons, junto con los correspondientes valores de BFQ.

cf. *Smilodon fatalis*

Material referido: IC 1444 (Anexo 1: Fig. 15), hemimandíbula izquierda con pm4 y m1.

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

Descripción comparativa: rama mandibular izquierda que, según su morfología general, solo es comparable con los integrantes del género *Smilodon* y no así con los grandes félidos actuales sudamericanos (*Puma concolor* y *Panthera onca*) o panterinos extintos (*Panthera atrox*) (Merriam y Stock, 1932; Méndez-Alzola, 1941). La misma es de considerables dimensiones, mayores que en *S. gracilis* (Berta, 1987, 1995) y en el rango esperable para *S. populator* y *S. fatalis* (Merriam y Stock, 1932; Méndez-Alzola, 1941). En su extremo anterior el flanco mandibular está poco desarrollado. Entre el alvéolo del canino y el pm4 se evidencia la presencia de un diastema, debajo del cual se ubica un gran foramen mentoniano. El borde inferior de la mandíbula es levemente cóncavo. En su extremo posterior el proceso coronoides está poco desarrollado, como es característico en esmilodontinos (en panterinos este tiene un desarrollo mucho mayor) (entre otros Merriam y Stock, 1932; Méndez-Alzola, 1941); el cóndilo mandibular se presenta netamente transversal y muy robusto. La fosa maseterica es pequeña pero profunda y bien delimitada, llegando al borde posterior del m1. En este diente, netamente carnívoro, se distinguen sus dos cúspides características (paracónido y protocónido) altamente desgastadas. Hacia su parte media se presenta una escotadura bien marcada. El talónido está extremadamente reducido.

Medidas: LT, 203.7; Hm1, 41.8; Bm1, 19.8; pm4AP, 25.7; pm4ML, 11.7; m1AP, 27.2;

m1ML, 13.1.

Parámetros paleobiológicos: la estimación promedio de su masa corporal, en base a dos ecuaciones para félidos actuales, da un resultado de 176 kg (168-183 kg). La presa típica de este ejemplar rondaba los 270-350 kg, mientras que la presa máxima era de unos 860-940 kg (ver Anexo 3B).

El perfil de fuerza mandibular dio un Zx/L, tomado posterior al m1 (ver Therrien, 2005b), de casi 0.48; asimismo, no se observó variación significativa de los valores Zx/Zy a lo largo de la mandíbula (Fig. 14; Anexo 2B).

Análisis multivariados: el análisis de componentes principales indicó la presencia de 4 componentes, de los cuales el primero explica más del 88% de la varianza de la muestra (entre los dos primeros se explica casi el 98% de esta). Al graficar los primeros dos componentes, aunque existe una marcada superposición de los morfoespacios entre las dos especies de mayor tamaño de *Smilodon*, el material fósil queda agrupado con los ejemplares de *S. fatalis*. Los coeficientes de carga del primer componente muestran que la variable que más influye es la pm4AP, con un aporte más que significativo de m1AP. Por último, el correspondiente análisis de cluster jerárquico agrupa el material en estudio con *Smilodon fatalis*, en particular con la muestra procedente de Talara (Perú) y no así con la estirpe netamente norteamericana (Anexo 4A, ver Discusión).

Observaciones: en base a su desgaste dentario, particularmente en el m1, se infiere un animal adulto.

Material referido: IC 654 (Anexo 1: Fig. 16), fémur derecho.

Procedencia geográfica y estratigráfica: zona del Arroyo Pilatos (depto. de Canelones).

Formación Dolores, Pleistoceno tardío-Holoceno temprano.

Descripción comparativa: fémur robusto y de considerables dimensiones, mucho mayores que la de los grandes félidos actuales (*Puma concolor* y *Panthera onca*) (Méndez-Alzola, 1941) y también que *Smilodon gracilis* (Berta, 1995). Aunque su longitud total llega a los valores mínimos registrados en *Panthera atrox*, es bastante más robusto que en estos individuos de similar tamaño (Merriam y Stock, 1932). Comparativamente, solo cae en el rango de tamaños y robustez esperados tanto para *S. populator* como para *S. fatalis* (Merriam y Stock, 1932; Méndez-Alzola, 1941; Churcher, 1967; Castro y Langer, 2008). En su extremo proximal se destaca la cabeza femoral, de forma semiesférica acentuada. El trocánter mayor es más curvo que en félidos actuales (Méndez-Alzola, 1941) 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 bastante recta. En su extremo distal, en vista dorsal, la articulación para la patela (rotula) es bastante cuadrangular y no tan profunda como en félidos actuales (Méndez-Alzola, 1941). En norma posterior, la fosa intercondiloidea es más angosta pero se encuentra más excavada que en félidos actuales, los cóndilos distales se presentan anchos (Merriam y Stock, 1932; Méndez-Alzola, 1941).

Medidas: LT, 391.9; DML-P, 107.2; DDV-P, 54.7; DML-Di, 38.4; DDV-Di, 35.3; DML-D, 84.3; DDV-D, 76.9.

Parámetros paleobiológicos: la masa corporal estimada de este material es de unos 240 kg (rango de masa de 173-271 kg), con una presa típica de 480-550 kg, y máxima estimada de 1170-1390 kg (ver Anexo 3B).

Análisis multivariados: el análisis de componentes principales indicó la presencia de 5 componentes, de los cuales el primero explica más del 96% de la varianza de la muestra. Al graficar estos dos componentes, el material fósil queda en el rango de los valores superiores en la distribución de *S. fatalis*, pero separado de manera clara de *Smilodon populator*. Los coeficientes de carga del primer componente muestran que la variable que más influye es Lt del fémur. El análisis de cluster jerárquico agrupa el material en estudio con *Smilodon fatalis* (Anexo 4A).

Observaciones: en base a que las epífisis se encuentran fusionadas se infiere que era un animal adulto.

aff. *Smilodon fatalis*

Material referido: IC 652 (Anexo 1: Fig. 17), tibia izquierda.

Procedencia geográfica y estratigráfica: zona del Arroyo Pilatos (depto. de Canelones). Formación Dolores, Pleistoceno tardío-Holoceno temprano.

Descripción comparativa: según su tamaño (longitud total), esta es algo mayor que aquellas de *Smilodon gracilis* (Berta, 1995) y bastante más chica que *Panthera atrox* (Merriam y Stock, 1932), encontrándose (a grandes rasgos) en el rango de tamaños esperados para *Puma concolor*, *Panthera onca*, *S. fatalis* y *S. populator*. Sin embargo, de manera proporcional y particularmente en términos de su robustez, esta es mucho más parecida a la evidenciada en los esmilodontinos que a los grandes félidos sudamericanos actuales (siendo la de estos últimos sustancialmente más gráciles) (Merriam y Stock, 1932; Méndez-Alzola, 1941). De su morfología se destaca, hacia su extremo proximal, la

cresta tibial, de gran desarrollo (mucho mayor que en *Puma concolor* y *Panthera onca*), y similar a los esmilodontinos, aunque algo menor que en *S. populator*. El cóndilo medial se encuentra más desarrollado que el cóndilo lateral. La diáfisis se presenta recta y robusta. Hacia el extremo distal, se evidencia la presencia una escotadura poco profunda (como en los esmilodontinos), a diferencia de lo que sucede con los grandes félidos actuales (Merriam y Stock, 1932; Méndez-Alzola, 1941; Berta, 1987). El maléolo medial presenta un desarrollo como en los esmilodontinos (Berta, 1987). En vista posterior del extremo distal se observan las marcas correspondientes a los tendones que llevan a cabo el movimiento del pie.

Medidas: LT, 263.8; DML-P, 83.8; DDV-P, 74.9; DML-Di, 27.6; DDV-Di, 35.4; DML-D, 59.5; DDV-D, 49.3.

Parámetros paleobiológicos: la masa corporal promedio estimada sobre este material, en base a tres ecuaciones para félidos actuales, determinó un resultado de 174.8 kg (78-314 kg). La masa de la presa típica rondaba el rango de 270-340 kg, mientras la presa máxima estaba entre 850-930 kg (ver Anexo 3B).

Análisis multivariados: el análisis de componentes principales indicó la presencia de 4 componentes, de los cuales el primero explica más del 96% de la varianza de la muestra (más del 99% con los primeros dos componentes). Al graficar los valores de estos componentes, el material fósil queda apenas por fuera de la distribución de los materiales de *Smilodon*, pero más cercano a estos que a los restantes ejemplares. Los coeficientes de carga del primer componente muestran que la variable que más influye es la LT de la tibia, casi de manera exclusiva. El análisis de cluster jerárquico agrupa el material en estudio con los de *S. fatalis* (ver Anexo 4A).

Observaciones: debido a que las epífisis se encuentran fusionadas, se infiere que era un animal adulto.

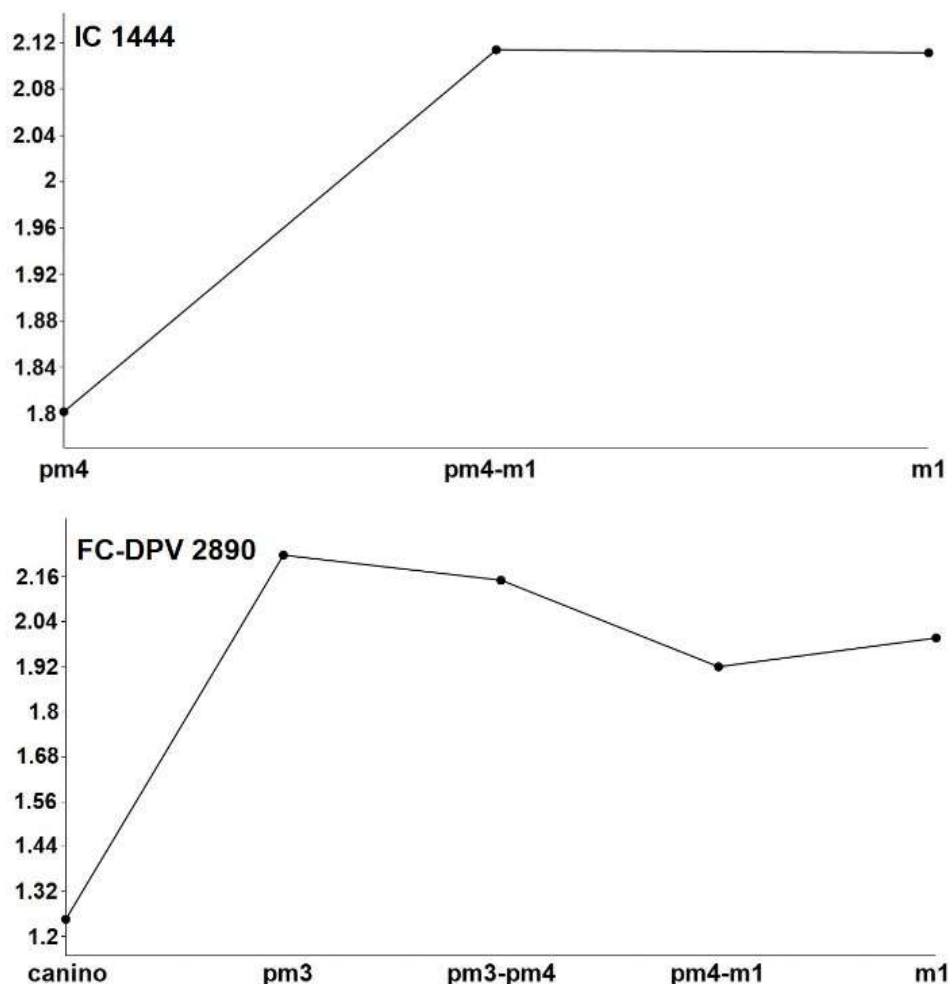


Figura 14: Perfiles de fuerza mandibular (fuerza relativa Zx/Zy) para los materiales asignados a *Smilodon* cf. *S. fatalis* (IC 1444) y *Leopardus pardalis* (FC-DPV 2890).

***Smilodon populator* Lund, 1842**

Material referido: CPG 33-2 (Anexo 1: Fig. 18), cráneo parcialmente completo y canino superior.

Procedencia geográfica y estratigráfica: río Arapey grande (depto. de Salto). Formación Sopas, Pleistoceno tardío.

Descripción comparativa: el cráneo (CPG 33-2-1) se encuentra fracturado hacia su región facial, no preservándose el maxilar derecho y los premaxilares, el maxilar izquierdo está parcialmente preservado. En norma dorsal, lo que se preserva de los nasales son amplios en su extremo anterior y al contactar con los frontales se observa la presencia de una fosa muy marcada (ver Méndez-Alzola, 1941). Los arcos cigomáticos están fracturados; la constricción post-orbitaria se encuentra marcada; la caja craneana es relativamente pequeña; la cresta sagital está muy desarrollada. En norma lateral los nasales están algo elevados (esto se observa mejor en vista lateral izquierda) y la prominente cresta lambdoidea configura un marcado ángulo respecto al plano del proceso mastoideo. Particularmente estas dos características se manifiestan de la misma forma que en *S. populator*, y ayudan a diferenciarlo de *S. fatalis* (Kurtén y Werdelin, 1990). En norma ventral, en su extremo anterior, la región del paladar no se preservó; hacia su extremo posterior se destacan los procesos mastoideos de gran tamaño; las bullas timpánicas si bien no están preservadas, se interpreta que estas eran alargadas antero-posteriormente y comprimidas en sentido transversal.

De la serie dental solo se preserva un canino superior (CPG 33-2-2), pero muy fracturado (tanto en sentido longitudinal como transversal). Sin embargo, este presenta el desarrollo típico de los esmilodontinos (antero-posteriormente anchos y comprimidos lateralmente) (Merriam y Stock, 1932; Méndez-Alzola, 1941).

Medidas: CPO, 68.9; BME, 138.8; BCE, 70.9; FOT, 30.0; FODV, 20.4.

Parámetros paleobiológicos: la masa promedio estimada para este material, en base a una ecuación general desarrollada para carnívoros actuales (ver Discusión), se ubica en casi 219 kg, con una presa típica de unos 410-480 kg y máxima de 1070-1240 kg (ver Anexo 3B).

Observaciones: teniendo en cuenta el grado de fusión de las suturas craneales se estima que este ejemplar correspondería a un adulto.

Suborden Caniformia Kretzoi, 1943

Canidae Fischer von Waldheim, 1817

Canidae indet.

Material referido: FC-DPV 3044 (Anexo 1: Fig. 19), fragmento de diáfisis y distal de húmero izquierdo.

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

Descripción comparativa: material de considerables dimensiones y muy robusto. De este se preserva parte de la diáfisis y el extremo distal del hueso. La diáfisis se presenta recta y en esta se destaca la cresta deltoidea, la cual está muy desarrollada. Al compararla con la correspondiente a un cánido silvestre viviente de gran porte como el aguará-guazú (*Chrysocyon brachyurus*), la de este último es bastante más grácil; asimismo, la distancia desde donde termina la cresta deltoidea hasta el extremo distal del hueso es mucho mayor en *Ch. brachyurus* que en el material fósil. La región distal se encuentra bien preservada, y es comparativamente similar en forma a la de *Aenocyon (Canis) dirus* (Hodnett *et al.*, 2009). De la superficie articular se destaca, en vista dorsal, la tróclea, la cual no se proyecta tan distalmente respecto del capítulo. También se evidencia el foramen supratroclear bien definido, el cual comunica a la fosa radial (anterior) y olecraneana (posterior). Este difiere en forma y tamaño tanto con el del aguará guazú, así

como también con aquel de un cánido extinto de gran porte como *Protocyon troglodytes*, en el cual dicho foramen está muy poco desarrollado (Perini *et al.*, 2009). Respecto a *Aenocyon (Canis) dirus*, este presenta una variabilidad bastante grande en relación a dicho foramen (Merriam, 1912; Hodnett *et al.*, 2009). En el extremo lateral externo se destaca la cresta supracondilar lateral y el epicóndilo lateral, este último de forma cóncava acentuada. Del extremo lateral interno se destaca el epicóndilo medial, el cual se proyecta hacia afuera y es más prominente que el epicóndilo lateral externo. En base a sus medidas, estas superan ampliamente en el rango esperable para los zorros de pequeño-mediano porte (entre otros *L. gymnocercus*, *C. thous*, *L. culpaeus*, *D. avus*) (ver de Souza Junior *et al.*, 2018), así como también de otros cánidos de mayor porte (*Protocyon troglodytes* y *Ch. Brachyurus*) (Perini *et al.*, 2009), encontrándose en el rango de tamaños observado tanto para *Aenocyon (Canis) dirus* y *Theriodictis platensis* (Merriam, 1912; Hodnett *et al.*, 2009; Prevosti, Com. pers.).

Medidas: DML-D, 42.7; DDV-D, 35.5; AT, 32.1.

Parámetros paleobiológicos: la masa corporal estimada para este material da un resultado de unos 34.2 kg promedio (rango de 32-36 kg), con una presa típica de entre 15-26 kg y máxima de 185-300 kg (ver Anexo 3B).

Observaciones: debido a que la epífisis distal se encuentra soldada, se infiere un animal adulto. Material referenciado en Manzuetti *et al.* (2018a).

***Lycalopex* Burmeister, 1854**

***Lycalopex gymnocercus* (Fischer, 1814)**

Material referido: FC-DPV 3093 (Tabla 4; Anexo 1: Fig. 20), húmero derecho.

Procedencia geográfica y estratigráfica: Balneario Santa Regina (depto. de Colonia).

Formación Dolores, Pleistoceno tardío-Holoceno temprano.

Material referido: IC 737 (Tabla 4; Anexo 1: Fig. 21), húmero izquierdo.

Procedencia geográfica y estratigráfica: zona del Arroyo Pilatos (depto. de Canelones).

Formación Dolores, Pleistoceno tardío-Holoceno temprano.

Descripción comparativa: a grandes rasgos estos materiales son bastante gráciles, como en *Lycalopex gymnocercus*, a diferencia de *Cerdocyon thous*, que es considerablemente algo más robusto (ver también de Souza Junior *et al.*, 2018). El material FC-DPV 3093 tiene su extremo proximal fracturado; en el material IC 737 se observa que en este la cabeza humeral se proyecta en sentido posterior. La diáfisis es comprimida y levemente espiralada (torneada) en ambos materiales. En esta se destaca la cresta deltoidea pero poco desarrollada, comparativamente menos que en *C. thous*. En vista interna de la diáfisis se identifica la tuberosidad del músculo redondo mayor, de escaso desarrollo y de posición proximal respecto a la cresta deltoidea de la cara opuesta, como en *L. gymnocercus* (a diferencia de lo que ocurre en *C. thous* y *Canis familiaris* en los cuales esta tuberosidad está a la misma altura de la cresta deltoidea) (ver de Souza Junior *et al.*, 2018). De la región distal se destaca, en vista dorsal, la tróclea, la cual no se proyecta tan distalmente respecto del capítulo. También se evidencia el foramen supratroclear de forma bastante circular (como en *C. thous* y *L. gymnocercus*) y bien definido, el cual comunica a la fosa radial (anterior) y olecraneana (posterior) (ver de Souza Junior *et al.*, 2018). En el

extremo lateral externo se destaca la cresta supracondilar lateral y el epicóndilo lateral, este último de forma cóncava acentuada. Del extremo lateral interno se destaca el epicóndilo medial, el cual se proyecta hacia afuera y es más prominente que el epicóndilo lateral externo (ver de Souza Junior *et al.*, 2018). En base a sus medidas, estas se encuentran en el rango esperable para *Lycalopex gymnocercus* (ver de Souza Junior *et al.*, 2018).

	LT	DML-P	DDV-P	DML-Di	DDV-Di	DML-D	DDV-D	AT
FC-DPV 3093	102.1e	---	---	8.1	9.1	20.5	15.1	15.2
IC 737	108.4	14.9e	24.8	8.5	11.2	21.2	16.8	15.9

Tabla 4: medidas (en mm.) de los húmeros asignados a *Lycalopex gymnocercus*. Abreviaturas en Materiales y métodos.

Parámetros paleobiológicos: estos ejemplares poseen una masa estimada promedio de entre 5-6 kg, con una presa típica menor a 1 kg (0.480-0.770 kg), y una presa máxima de hasta 12-15 kg (ver Anexo 3B).

Observaciones: debido a que la epífisis en estos materiales se encuentran fusionadas se infiere que corresponden a ejemplares adultos. Estos materiales configuran los primeros registros fósiles de *L. gymnocercus* para la Formación Dolores. El material FC-DPV 3093 fue publicado en Perea *et al.* (2021c; ver Anexo 5).

***Dusicyon* Hamilton Smith, 1839**

***Dusicyon avus* Burmeister, 1866**

Material referido: CPG 62-3 (Anexo 1: Fig. 22), fragmento de rama mandibular derecha con canino y serie dental pm1-pm4.

Procedencia geográfica y estratigráfica: Río Arapey grande (depto. de Salto). Formación Sopas, Pleistoceno tardío.

Descripción comparativa: la rama mandibular se presenta bastante alta y fuerte. El canino superior si bien tiene una forma generalizada como en zorros actuales, es bastante más robusto que aquellos de *Cerdocyon thous* o *Lycalopex gymnocercus* y no tanto como en *Chrysocyon brachyurus*. Los premolares, los cuales son transversalmente comprimidos, están separados entre si por espacios interdentes a manera de pequeños diastemas, condición bastante frecuente en zorros sudamericanos, tanto actuales como extintos (Prevosti *et al.*, 2009; Ramírez y Prevosti, 2014; Manzuetti *et al.*, 2020a). En líneas generales, estos están más desarrollados comparativamente que aquellos de *L. gymnocercus* o *C. thous*; por otro lado *Dusicyon australis* presenta los premolares más altos y delgados (agudos) (Prevosti *et al.*, 2009, 2011, 2015). El pm1 presenta una configuración simplificada y es unirradicado. Tanto pm2 como pm3 son similares en forma pero este último es bastante más grande en sentido antero-posterior; ninguno de estos presentan una cúspide accesorio posterior. El pm4, el más grande de estos dientes, presenta detrás de la cúspide principal el desarrollo de dos cúspides posteriores, característica diagnóstica de *D. avus* (Prevosti *et al.*, 2011, 2015), a diferencia de lo que ocurre en *L. gymnocercus*, *L. culpaeus* o *D. australis*, los cuales presentan solo una cúspide posterior en este premolar (Prevosti *et al.*, 2011, 2015; Manzuetti *et al.*, 2020a).

Medidas: LSDpm1-pm4, 40.7; Hpm2, 15.5; cAP, 10.0; cML, 5.9; pm1AP, 4.4; pm1ML, 3.3; pm2AP, 9.0; pm2ML, 4.1; pm3AP, 12.2; pm3ML, 5.2; pm4AP, 12.5; pm4ML, 5.9.

Parámetros paleobiológicos: la masa estimada de este material ronda los 15.2 kg (rango 10-20 kg), con una presa típica de 3-5 kg, y máxima de 60-66 kg (ver Anexo 3B).

Análisis multivariados: el análisis de componentes principales indicó la presencia de 8 componentes, de los cuales el primero explica más del 63% de la varianza de la muestra (más del 81% con los dos primeros componentes). En este caso, el valor del Jolliffe cut-off es de 0.44685, lo que significa que las primeras 3 componentes son significativas. Al graficar los valores de estos componentes, el material fósil se agrupa de manera clara en el morfoespacio de los datos que corresponden a *Dusicyon avus*. Los coeficientes de carga del primer componente muestran que la variable que más influye es el pm4AP, aunque con un gran aporte del pm3AP y pm2AP. El análisis de cluster jerárquico agrupa el material en estudio con *D. avus* (ver Anexo 4A).

Observaciones: según el escaso desgaste oclusal del canino y los premolares se infiere un animal adulto joven.

cf. *Dusicyon avus*

Material referido: IC 192 (Anexo 1: Fig. 23), hemimandíbula izquierda.

Procedencia geográfica y estratigráfica: zona del Arroyo Vejigas (depto. de Canelones). Formación Dolores, Pleistoceno tardío-Holoceno temprano.

Descripción comparativa: rama mandibular relativamente robusta y elongada, mucho más que en *Lycalopex gymnocercus*, *L. griseus*, *Cerdocyon thous*, pero no tanto como en *Chrysocyon brachyurus* o *Canis prehispánicos*, comparable, en líneas generales, con *L. culpaeus*, *Dusicyon australis* y *D. avus* (ver Prevosti *et al.*, 2009). En su vista lateral externa se observan dos forámenes mentonianos, uno de gran tamaño debajo del límite pm1-pm2 y otro más pequeño debajo de la raíz posterior del pm3, al igual que lo que

sucede en *D. avus* (Prevosti *et al.*, 2009; ver también Prevosti *et al.*, 2011, 2015). La fosa masetérica se presenta profunda; el proceso angular se encuentra fracturado y el proceso coronoides algo desgastado, el cóndilo mandibular, transverso, está bien preservado. De la dentición solo se conserva el canino, aunque fracturado. Los restantes dientes no se preservan, solo se conservan sus alvéolos.

Medidas: LT, 124.9; LSD canino-m3, 84.5; LSD pm1-m3, 71.7; LSD pm1-pm4, 39.4; LSD m1-m3, 33.1; Hpm2, 16.3; Bpm2-pm3, 7.6; Hm1, 19.7; Bm1, 8.0; cAP, 8.1; cML, 6.1; pm1AP, 3.9; pm1ML, 2.8; pm2AP, 9.8; pm2ML, 3.4; pm3AP, 10.3; pm3ML, 3.3; pm4AP, 11.5; pm4ML, 3.9; m1AP, 19.3; m1ML, 6.7; m2AP, 8.9; m2ML, 3.8.

Parámetros paleobiológicos: las estimaciones de masa corporal sobre este espécimen dieron un resultado promedio de 15.4 kg (rango de masa corporal de 11-22 kg). La masa de la presa típica fue calculada entre 3-5 kg, mientras que la presa máxima rondaba los 60-67 kg (ver Anexo 3B).

El perfil de fuerza mandibular indicó unos valores de Zx/Zy del canino de 0.66, de Zx/L a la altura del carnice inferior de 0.04. Por otro lado, se observa un leve pero sostenido aumento de los valores Zx/Zy, en particular luego del intervalo m1-m2 (Fig. 15; Anexo 2B).

Análisis multivariados: el análisis de componentes principales indicó la presencia de 12 componentes, de los cuales el primero explica más del 75% de la varianza de la muestra (este valor sobrepasa el 84% con el aporte de la segunda componente). El valor del Jolliffe cut-off (0.71186) indica que las primeras 3 componentes son significativas. En tal sentido, al graficar los valores de los primeros dos componentes, el material fósil queda agrupado en la distribución de *Dusicyon*. Los coeficientes de carga del primer componente muestran que la variable que más influye es la m1AP, con un aporte menor

pero parejo de las restantes variables. El análisis de cluster jerárquico agrupa el material en estudio con *Dusicyon avus* (Anexo 4A).

***Protocyon* Giebel, 1855**

***Protocyon* cf. *P. troglodytes* (Lund, 1838)**

Material referido: FC-DPV 3168 (Anexo 1: Fig. 24), fragmento de rama mandibular izquierda con pm1-m2.

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

Descripción comparativa: fragmento de hemimandíbula robusta y de grandes dimensiones. Esta se presenta alta y en su extremo inferior (debajo del m1-m2) es levemente curvada. En su vista interna, hacia su extremo anterior se observa la cicatriz correspondiente a la sínfisis mandibular, la cual se extiende hasta abarcar casi la totalidad del pm2. En vista externa, hacia su extremo anterior se observa la presencia de un gran foramen debajo de la raíz posterior del pm3, y hacia su extremo posterior se evidencia la fosa masetérica bien desarrollada y profunda, la cual llega casi al borde posterior del m2. Ni el proceso angular, el cóndilo o el proceso coronoides están bien preservados. De la dentición se conserva la serie premolar, el m1 y el m2. El pm1 está relativamente poco desarrollado, con una sola raíz y ovoidal en sección antero-posterior. Tanto el pm2 como el pm3 presentan una configuración similar entre ellos (forma simple, unicuspidados y doble raíz), solo que este último se encuentra mucho más desarrollado. Este diente se diferencia de aquellos de *Aenocyon* (*Canis*) *dirus* por que en estos el pm3 presenta dos

cúspides posteriores a la principal (ver Berta, 1988). Por otro lado, la morfología de este diente tanto en *Protocyon* como en *Theriodictis* es extremadamente variable, inclusive dentro de la misma especie (puede presentar una cúspide posterior o carecer de ella) (ver Berta, 1988; Cartelle y Langguth, 1999; Prevosti *et al.*, 2004, 2009; Rincón *et al.*, 2009; Prevosti y Schubert, 2013; Faure y Guérin, 2014). En el pm4 se destaca la cúspide principal seguida de una de menor tamaño. Todos los premolares mencionados tienen sus cúspides orientadas en sentido antero-posterior y se encuentran bastante desgastados. El m1 es grande con respecto a los demás dientes preservados y posee un formato netamente carnívor, con reducción del número de cúspides (lo que implica una marcada tendencia hacia la hipercarnivoría). En este se identifica un trigónido bien desarrollado con respecto al talónido. Del trigónido se destacan tanto el paracónido como el protocónido (ambos muy desgastados), pero sin vestigios de la presencia de metacónido, como sucede en *Protocyon* (ver Berta, 1988; Prevosti *et al.*, 2009; Rincón *et al.*, 2009; Prevosti y Schubert, 2013) y a diferencia de lo observado en los *Canis* extintos de gran tamaño que si poseen metacónido (ver Berta, 1988); en *Theriodictis* este carácter es variable pero con una tendencia hacia la reducción y/o pérdida de esta cúspide (ver Berta, 1988; ver también Prevosti y Palmqvist, 2001). El talónido es pequeño y ancho y también se presenta muy desgastado. El m2 se presenta reducido respecto al m1. Este diente tiene un trigónido ancho en sentido transversal, el talónido está relativamente reducido.

Por último, este material se encuentra en el rango mayor de tamaños esperado para *Protocyon* (*P. troglodytes*) (ver Cartelle y Langguth, 1999; Prevosti *et al.*, 2009; Prevosti y Schubert, 2013; Faure y Guérin, 2014) y no así para otros cánidos de gran porte (*Aenocyon*, *Theriodictis*) (ver Berta, 1988; Prevosti *et al.*, 2004; Hodnett *et al.*, 2009).

Medidas: LSDpm1-pm4, 49.0; Hm1, 31.9; Bm1, 15.9; pm2AP, 10.5; pm2ML, 6.1; pm3AP, 12.3; pm3ML, 5.9; pm4AP, 13.9; pm4ML, 6.7; m1AP, 27.8; m1ML, 10.1; m2AP, 11.1;

m2ML, 8.1.

Parámetros paleobiológicos: la estimación de masa corporal de este espécimen dio un resultado de 36.9 kg promedio (rango de 31-40 kg), con una presa típica de 18-30 kg, y máxima estimada de 205-350 kg (ver Anexo 3B).

Observaciones: según el desgaste oclusal observado en la dentición se infiere que era un animal adulto.

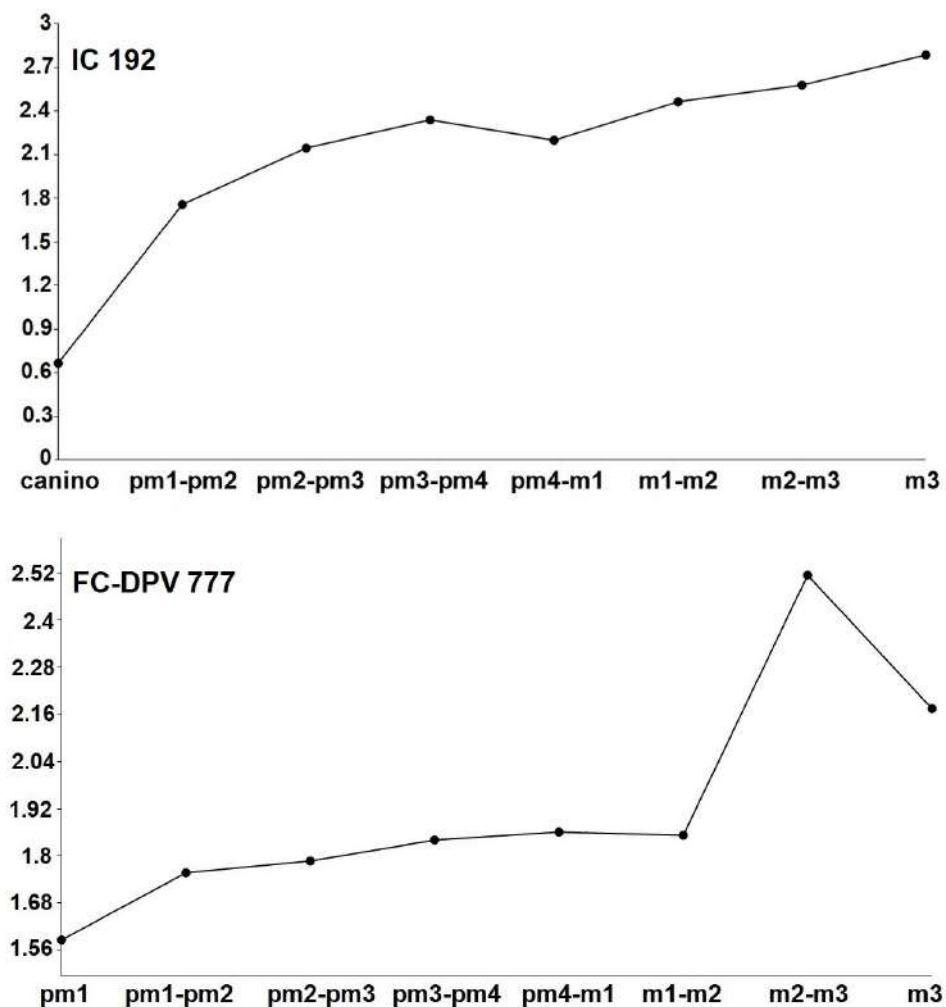


Figura 15: Perfiles de fuerza mandibular (fuerza relativa Zx/Zy) para los materiales asignados a *Dusicyon* cf. *D. avus* (IC 192) y *Lycalopex gymnocercus* (FC-DPV 777).

Familia Ursidae Gray, 1825

Subfamilia Tremarctinae Merriam y Stock, 1925

***Arctotherium* Burmeister, 1879**

Material referido: CPG 62-9 (Tabla 5; Anexo 1: Fig. 25), fémur izquierdo y derecho, fragmento de tibia derecha.

Procedencia geográfica y estratigráfica: Río Arapey grande (depto. de Salto). Formación Sopas, Pleistoceno tardío.

Descripción comparativa: ambos fémures (CPG 62-9-1 fémur izquierdo, CPG 62-9-2 fémur derecho) se encuentran completos, son de considerables dimensiones, alargados y no tan robustos comparados, por ejemplo, con félidos de similar tamaño. En estos se destaca en su extremo proximal en la región interna la cabeza femoral, de gran desarrollo y de forma marcadamente semiesférica. En esta, en su zona interna se observa la presencia de una fosa, la fóvea de la cabeza femoral, lugar de inserción de los ligamentos accesorio y redondo (Torres, 1988). Dicha cabeza se une al resto del fémur por el cuello, en sentido marcadamente oblicuo al eje longitudinal de este hueso. En esta misma región proximal, pero en la parte externa, se evidencia claramente el desarrollo del trocánter mayor, de gran robustez, el cual no supera a la cabeza femoral en altura, algo característico en Ursidae (Torres, 1988; Grandal D'Angalde, 1993). Tanto la cabeza del fémur como el trocánter mayor están separados, en vista posterior, por la fosa trocantérica. Debajo de esta, hacia la parte interna de este hueso, se ubica el trocánter menor, comparativamente mucho más desarrollado en el fémur derecho que en el izquierdo. Ya en la diáfisis, y por la parte externa, se observa una pequeña protuberancia, la cual se corresponde con el tercer trocánter, nuevamente más evidente en el fémur

derecho que en el izquierdo. La diáfisis en sí es bastante cilíndrica, aunque su cara posterior es algo más plana, con una leve depresión en su zona media. Esta aumenta levemente su grosor al acercarse a las epífisis, más evidente hacia su extremo distal. En el extremo distal, en vista anterior, se observa la tróclea femoral (zona de articulación con la patela) bien delimitada y profunda. En vista posterior los cóndilos, que articulan con la tibia, son convexos, estando el interno algo más desarrollado y de posición más distal que el externo. La fosa intercondiloidea, es algo angosta y no muy profunda. A los lados de cada cóndilo se ubican los epicóndilos, o protuberancias óseas, en las caras externa y medial del hueso.

Por otro lado, el fragmento de tibia (CPG 62-9-3) preservado se presenta robusto y voluminoso, con una epífisis proximal ancha y plana. En vista superior tiene una forma subtriangular con dos grandes áreas (los cóndilos internos y lateral), los cuales articulan con los cóndilos del fémur, separados por la espina intercondílea (Torres, 1988; Grandal D ´Angalde, 1993). El cóndilo lateral presenta una superficie para la articulación proximal de la fíbula. En vista anterior y lateral se observa la tuberosidad tibial, de grosor considerable, que en los Ursidae se posiciona bastante baja respecto al plano de la articulación femoro-tibial (ver Torres, 1988). En la misma vista, la cresta tibial, alargada y de gran desarrollo, se proyecta hacia la diáfisis. De lo que se preserva de esta última, se observa que presenta una sección levemente triangular.

	LT	DML-P	DDV-P	DML-Di	DDV-Di	DML-D	DDV-D
CPG 62-9-1	388.9	92.8	51.1	35.5	30.7	82.3	64.4
CPG 62-9-2	391.8	86.5	46.1	35.7	31.1	83.3	67.1
CPG 62-9-3	---	85.3	57.4	---	---	---	---

Tabla 5: medidas (en mm.) de los fémures y el fragmento de tibia asignados a *Arctotherium* sp. Abreviaturas en Materiales y métodos.

Parámetros paleobiológicos: las estimaciones de masa corporal promedio de estos materiales, realizadas con ecuaciones del largo total del fémur, dan un resultado de unos

210 kg (rango de 188-230 kg; ver Anexo 3B).

Observaciones: debido a que las epífisis se encuentran fusionadas, tanto en los fémures como en el fragmento de tibia, se infiere que era un animal adulto.

***Arctotherium tarijense* Ameghino, 1902**

Material referido: IC 1032 (Tabla 2; Anexo 1: Fig. 26), cráneo completo.

Procedencia geográfica y estratigráfica: zona del Arroyo Pilatos (depto. de Canelones). Formación Dolores, Pleistoceno tardío-Holoceno temprano.

Descripción comparativa: cráneo grande y robusto, de considerables dimensiones, levemente deformado en sentido lateral. En vista lateral la caja craneana es relativamente pequeña y convexa, la cresta sagital y la cresta nugal están bien desarrolladas. En vista dorsal, los arcos cigomáticos no se encuentran muy expandidos lateralmente, los nasales se presentan bastantes cortos. En vista ventral los procesos mastoideos están poco desarrollados. El cóndilo y el arco cigomático izquierdo están parcialmente reconstruidos. La dentición está bien preservada, el desgaste oclusal es leve. Los incisivos, unirradiculados, tienen un tamaño creciente desde el más interno hacia el más externo, presentando este último una forma más caniniforme que propia de un incisivo. Los caninos también tienen una sola raíz, son muy robustos y netamente cónicos. Los PM4 tienen sus cúspides identificables (paracono anterior, metacono posterior y protocono interno). El M1 es netamente cuadrangular como en *A. tarijense*, a diferencia de *A. bonariense* en el cual su borde posterior es más redondeado y el diente en general está

más expandido lateralmente (ver Soibelzon, 2004). El paracono y el metacono en este diente se encuentran algo desgastados. El M2 es triangular, con sus bordes anterior e interno rectos como en *A. tarijense*, mientras que en *A. bonariense* dichos bordes son más convexos, particularmente el interno (ver Soibelzon, 2004). El trígono está separado del talón por una cresta como en *Arctotherium angustidens*, *A. bonariense* y *A. tarijense* (Soibelzon, 2002, 2004). El paracono se presenta algo desgastado. El talón se presenta amplio.

Medidas: LT, 311.3; LCB, 293.3; LOO, 213.4; AM, 188.4; AR, 84.2; AIO, 84.6; CPO, 75.4; BME, 144.2. Serie dentaria: CAP, 27.3/25.8; CML, 21.1/20.8; PM4AP, 20.9/21.5; PM4ML, 18.4/18.7; M1AP, 27.3/28.3; M1ML, 29.2/29.6; M2AP, 37.9/37.8; M2ML, 29.3/29.2.

Parámetros paleobiológicos: la masa corporal estimada para este ejemplar, en base a ecuaciones para úrsidos actuales tanto por medidas craneales como por dentición, da un resultado promedio de unos 242.5 kg (rango de 153-310 kg; ver Anexo 3B, sin embargo ver Discusión).

La fuerza de mordida absoluta estimada sobre el canino derecho da casi unos 841 N, mientras que para el PM4 derecho es de poco más de 1014 N. El BFQ promedio del canino es de casi 72 (rango de 58-88), mientras que para el PM4 es de 58.5 (rango de 47-72) (Tabla 3; ver Anexo 2A).

Observaciones: en base al tamaño y al desgaste oclusal se infiere un animal adulto. Material referenciado en Manzuetti *et al.* (2021b).

cf. *Arctotherium tarijense*

Material referido: CRB 24 (Tabla 6; Anexo 1: Fig. 27), tres incisivos, un canino superior, fragmento de paladar izquierdo, con PM4, M1 y M2.

Procedencia geográfica y estratigráfica: Cañada Bravío (depto. de Soriano). Formación Dolores, Pleistoceno tardío-Holoceno temprano.

Material referido: CPG 66-1 (Tabla 6; Anexo 1: Fig. 28), un canino superior, un M1 y M2 izquierdos.

Procedencia geográfica y estratigráfica: Río Arapey Chico (Paso Buey Negro, depto. de Salto). Formación Sopas, Pleistoceno tardío.

Descripción comparativa: los 3 incisivos preservados en el material CRB 24 son unirradiculados; siendo dos de ellos muy similares entre sí (estos solo se diferencian por el tamaño). Se corresponden al incisivo 1 y 2 respectivamente. La raíz en estos dientes es transversalmente aplanada, estando la raíz del primer incisivo ligeramente curvada hacia atrás comparativamente con la raíz del segundo incisivo. El restante incisivo (incisivo 3), aparte de ser considerablemente más grande, acusa una forma tipo caniniforme. Su raíz es más robusta, grande y algo más cónica que la de los incisivos antes descritos (ver Torres, 1988; Grandal D'Anglade, 1993). Todos estos elementos dentarios presentan sus respectivas coronas algo desgastadas.

Los caninos de ambos materiales son robustos y grandes, acusando una forma generalizada como en osos actuales (ver Torres, 1988; Grandal D'Anglade, 1993). Su corona es marcadamente cónica y disminuye en grosor de manera progresiva desde la base hasta el ápice, el cual se encuentra roto por el desgaste; la raíz es voluminosa y de gran tamaño y transversalmente comprimida.

El PM4 del material CRB 24 es de forma algo triangular en vista oclusal. El paracono es la cúspide principal, con un desarrollo relativo bastante mayor al metacono (Soibelzon, 2004). Ambas cúspides se encuentran desgastadas.

El M1 en estos ejemplares es netamente cuadrangular, con un leve ángulo recto que se forma en su esquina mesiolingual como en *A. tarijense*, a su vez se diferencia de *A. bonariense* en el cual su borde posterior es más redondeado y el diente en general está más expandido lateralmente (ver Soibelzon, 2004). Tanto el paracono como el metacono en ambos M1 estudiados, así como el protocono en el material CPG 66-1, se encuentran algo desgastados.

Por último, los M2 son triangulares, con su borde mesial subrectilíneo, como en *A. bonariense* y *A. tarijense* (Soibelzon, 2002, 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 hacia su extremo distal) (ver Soibelzon, 2004) y diferente también de los demás integrantes del género (Soibelzon, 2002, 2004). En el material CPG 66-1 se observa que el trígono está separado del talón por una cresta como en *Arctotherium angustidens*, *A. bonariense* y *A. tarijense* (Soibelzon, 2002, 2004). El paracono se presenta desgastado. El talón se presenta amplio.

	CAP	CML	PM4AP	PM4ML	M1AP	M1ML	M2AP	M2ML
CRB 24	25.5	21.4	20.8	17.3	26.1	27.9	33.6	27.7
CPG 66-1	22.9	18.6	---	---	28.2	29.0	36.7	27.3

Tabla 6: medidas (en mm.) de materiales dentarios asignados a *Arctotherium* cf. *A. tarijense*. Abreviaturas en Materiales y métodos.

Parámetros paleobiológicos: la masa corporal estimada del material CRB 24, en base a su dentición, da un resultado promedio de 245 kg (182-312 kg), mientras el material CPG 66-1 tiene una masa estimada de 220 kg (141-290 kg) (ver Anexo 3B).

Observaciones: en base al desgaste dental observado en ambos materiales se infiere que

eran animales adultos. El material CPG 66-1 configura el primer registro de esta especie para la Formación Sopas.

Material referido: IC 182 (Anexo 1: Fig. 29), fragmento de rama mandibular izquierda.

Procedencia geográfica y estratigráfica: zona del Arroyo Pilatos (depto. de Canelones). Formación Dolores, Pleistoceno tardío-Holoceno temprano.

Descripción comparativa: mandíbula robusta y de grandes dimensiones. En base a sus medidas dentarias (m1) estas se encuentran en el rango esperado tanto para *A. tarijense* como *A. bonariense* (Soibelzon y Tarantini, 2009). Su borde inferior es levemente convexo debajo de la serie dentaria y algo cóncavo hacia la rama ascendente, como en *A. bonariense* y *A. tarijense* (Soibelzon, 2002). En su vista externa se observan la presencia de varios forámenes mentonianos. El proceso angular y el cóndilo mandibular están bien preservados, el proceso coronoides, si bien se encuentra fracturado, al parecer era alto y no muy expandido en sentido antero-posterior. La fosa masetérica es relativamente somera, característica más recurrentemente observada en *A. tarijense* y a diferencia de *A. bonariense*, en el cual suele ser bastante más profunda (Soibelzon, 2002). La cresta masetérica es rectilínea y perpendicular al eje anteroposterior de la mandíbula como en *A. bonariense* y *A. tarijense* (ver Soibelzon, 2002), mientras que la fosa premasetérica está ausente (o en su defecto es extremadamente superficial), característica esta de los integrantes del género *Arctotherium*, a diferencia de los Tremarctinae actuales (*T. ornatus*) y Ursidae fósiles (por ejemplo *Arctodus*) (Soibelzon, 2000, 2002; ver también Stucchi y Figueroa, 2013). En dicha mandíbula se preservan el m1 y el m2, con un desgaste evidente. Ambos dientes tienen una forma general observada en aquellos del género

Arctotherium (m1 con trigónido ensanchado, m2 con su característica forma arriñonada). Tanto m1 como m2 presentan un entocónido con dos cúspides. En este último caso, esto es característico de *A. tarijense*, en comparación con *A. bonariense* que tiene tres cúspides en el entocónido del m2 (ver Soibelzon, 2002, 2004).

Medidas: Hm1, 61.3; Bm1, 33.6; m1AP, 36.5; m1ML, 23.9; m2AP, 32.2; m2ML, 27.2

Parámetros paleobiológicos: la estimación realizada en base a su m1, con una ecuación formulada para úrsidos actuales, dio un resultado de 106.1 kg (Anexo 3B; pero ver Discusión).

El perfil de fuerza mandibular indicó unos valores de Zx/L a la altura del carnicero inferior (pm4-m1) de 0.58. Por otro lado, no se observa una gran variación de los valores Zx/Zy (Fig. 16; Anexo 2B).

Observaciones: en base al desgaste oclusal de la dentición se infiere una animal adulto. Material referenciado en Manzuetti *et al.* (2021b) como "*Arctotherium* sp."

***Arctotherium* cf. *A. bonariense* (Gervais, 1852)**

Material referido: CLS SN (Anexo 1: Fig. 30), fragmento de rama mandibular derecha.

Procedencia geográfica y estratigráfica: barrancas del río Olimar (depto. de Treinta y Tres). Pleistoceno *sensu lato* (Formación Dolores?).

Descripción comparativa: el material es robusto y de considerables dimensiones. El borde

inferior de la mandíbula, visto lateralmente, es levemente convexo debajo de la serie dentaria y a medida que se dirige a la rama ascendente este se hace algo cóncavo, como en *A. bonariense* y *A. tarijense* (Soibelzon, 2002). De su rama vertical, solo el cóndilo mandibular, netamente transverso y de gran dimensión, se encuentra preservado. La fosa masetérica, de superficie rugosa para la inserción muscular del masetero, es bien profunda como en *A. bonariense*, en *A. tarijense* está es más somera (Soibelzon, 2002). La cresta masetérica, bien marcada, es rectilínea y perpendicular al eje anteroposterior de la mandíbula como en *A. bonariense* y *A. tarijense* (ver Soibelzon, 2002), mientras que la fosa premasetérica está poco desarrollada, lo que es característico de los integrantes del género *Arctotherium*, a diferencia de los Tremarctinae actuales (*T. ornatus*) y Ursidae fósiles (por ejemplo *Arctodus*) (Soibelzon, 2000, 2002; ver también Stucchi y Figueroa, 2013). Debajo de la zona del pm3-pm4 y del m1 se observan una serie de forámenes mandibulares. La serie dentaria se encuentra bien preservada, faltando solamente los pm1-3. De estos solo se preservan los alvéolos, característica más frecuentemente evidenciada en los Tremarctinae en comparación con otra de las subfamilias del género, por ejemplo los Ursinae, en los cuales muchas veces estos dientes no se desarrollan (Dewey y Myers, 2005). El canino, netamente cónico y robusto, está bastante desgastado y se curva hacia arriba; el pm4, de poco desarrollo respecto a los elementos de la serie molar, presenta una configuración simple y una forma subcircular, como en *A. bonariense* (en *A. tarijense* es elipsoidal ancho, ver Soibelzon, 2004). Este diente tiene una ubicación, respecto a los molares, similar a la observada también en *A. bonariense* (sigue la dirección de los molares) y diferente a *A. tarijense* (en este último el pm4 se ubica claramente en posición oblicua a la serie molar, ver Soibelzon, 2004). Los molares son marcadamente rectangulares o, al menos, subrectangulares (siempre más largos que anchos), netamente bunosecodontes y con un claro desgaste oclusal. Estos dientes tienen una forma general observada en aquellos del género *Arctotherium* (m1 con

trigónido ensanchado, m2 con su característica forma arriñonada, m3 subcircular). En el m1, se observa que el entocónido presenta 2 cúspides, como generalmente suele suceder en este género.

Medidas: LT, 203; LSDcanino-m3, 125.2; LSDpm4-m3, 78.4; LSDm1-m3, 66.6; cAP, 24.6; cML, 18.2; pm4AP, 10.7; pm4ML, 9.0; m1AP, 28.1; m1ML, 16.0; m2AP, 24.5; m2ML, 17.6; m3AP, 17.4; m3ML, 13.2.

Parámetros paleobiológicos: la estimación realizada en base a su m1, con una ecuación formulada para osos actuales, dio un resultado de 93.3 kg (ver Anexo 3B; pero ver Discusión).

El perfil de fuerza mandibular indicó un Zx/Zy del canino de 1.1, mientras que el Zx/L a la altura del intervalo pm4-m1 es de casi 0.30. Por último, se observa un muy leve aumento de los valores Zx/Zy a lo largo de la mandíbula, luego del intervalo m1-m2 (Fig. 17; Anexo 2B).

Observaciones: en base a la morfometría del m1, esta coincide solo con las evidenciadas en *A. bonariense* (Soibelzon y Tarantini, 2009). Según el notorio desgaste oclusal evidenciado en la dentición (principalmente en los molares) se está en presencia de un animal adulto viejo. De confirmarse su procedencia estratigráfica, este material configuraría el primer registro de esta especie para la Formación Dolores.

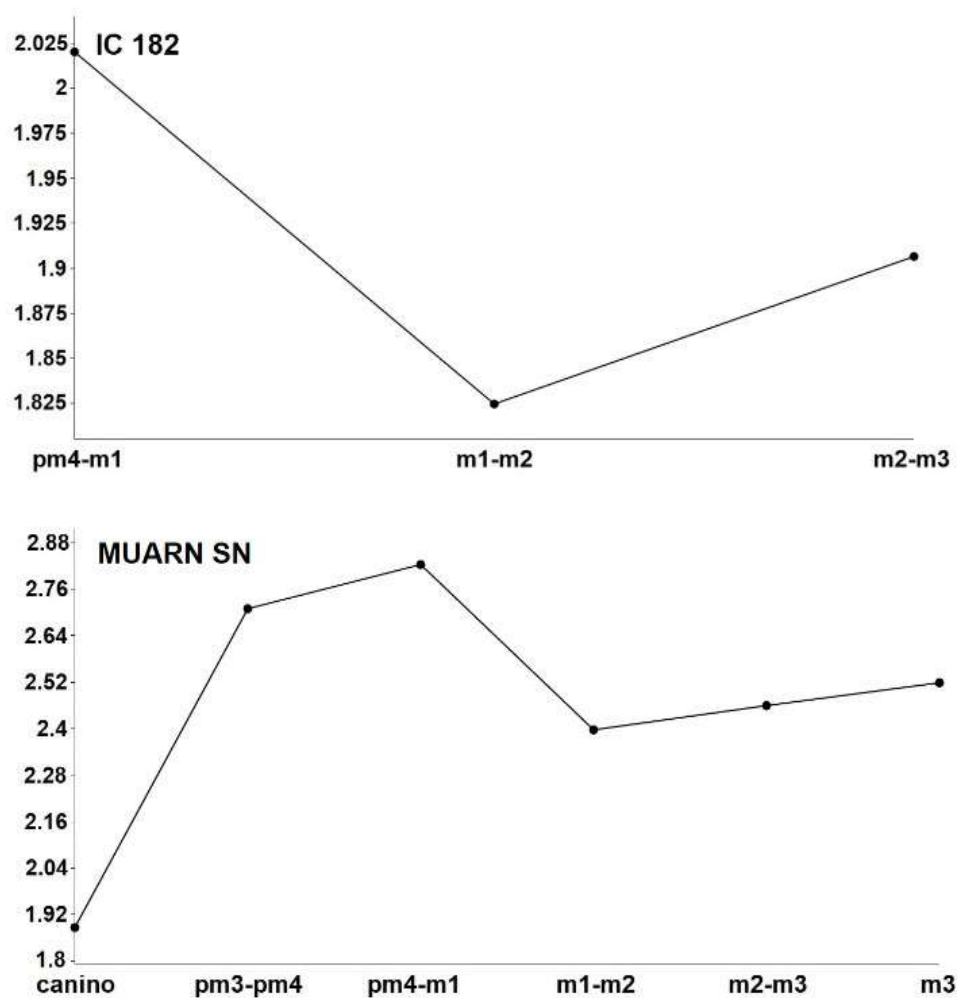


Figura 16: Perfiles de fuerza mandibular (fuerza relativa Zx/Zy) para los materiales asignados a *Arctotherium tarijense*.

Familia Mustelidae Fischer von Waldheim, 1817

Subfamilia Lutrinae Bonaparte, 1838

Lontra Gray, 1843

Material referido: IC 1482 (Anexo 1: Fig. 31), fragmento de rama mandibular izquierda.

Procedencia geográfica y estratigráfica: zona del Río Santa Lucía, entre Paso Cuello y Paso Pache (depto. de Canelones). Formación Dolores, Pleistoceno tardío-Holoceno temprano.

Descripción comparativa: fragmento de mandíbula relativamente alto y robusto, su borde inferior es bastante plano. El proceso angular y el proceso coronoides están rotos, el cóndilo mandibular se encuentra bien preservado. La fosa masetérica es profunda y alcanza, su borde anterior, hasta más de la mitad del alvéolo del m2. En norma externa, se evidencian diversos forámenes mandibulares. De la dentición se preserva solo el m1, muy desgastado, aunque con la típica forma general observada Lutrinae actuales. El mismo se presenta robusto, con una marcada tendencia carnífera. 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).

Medidas: Hm1, 16.5; Bm1, 8.6; m1AP, 14.6; m1ML, 8.2.

Parámetros paleobiológicos: la única estimación de masa realizada, con una ecuación general para carnívoros actuales, da un resultado de 15.4 kg (ver Anexo 3B, ver Discusión).

El perfil de fuerza mandibular indicó unos valores de Zx/L a la altura del carnítero inferior (intervalo pm3-m1) de 0.04. Por otro lado, no se observa un aumento de los valores Zx/Zy (Fig. 18; Anexo 2B).

Observaciones: en base al desgaste evidente en el m1 se infiere un animal adulto viejo. Material referenciado en Manzuetti *et al.* (2018a) bajo el acrónimo “MAT SN”.

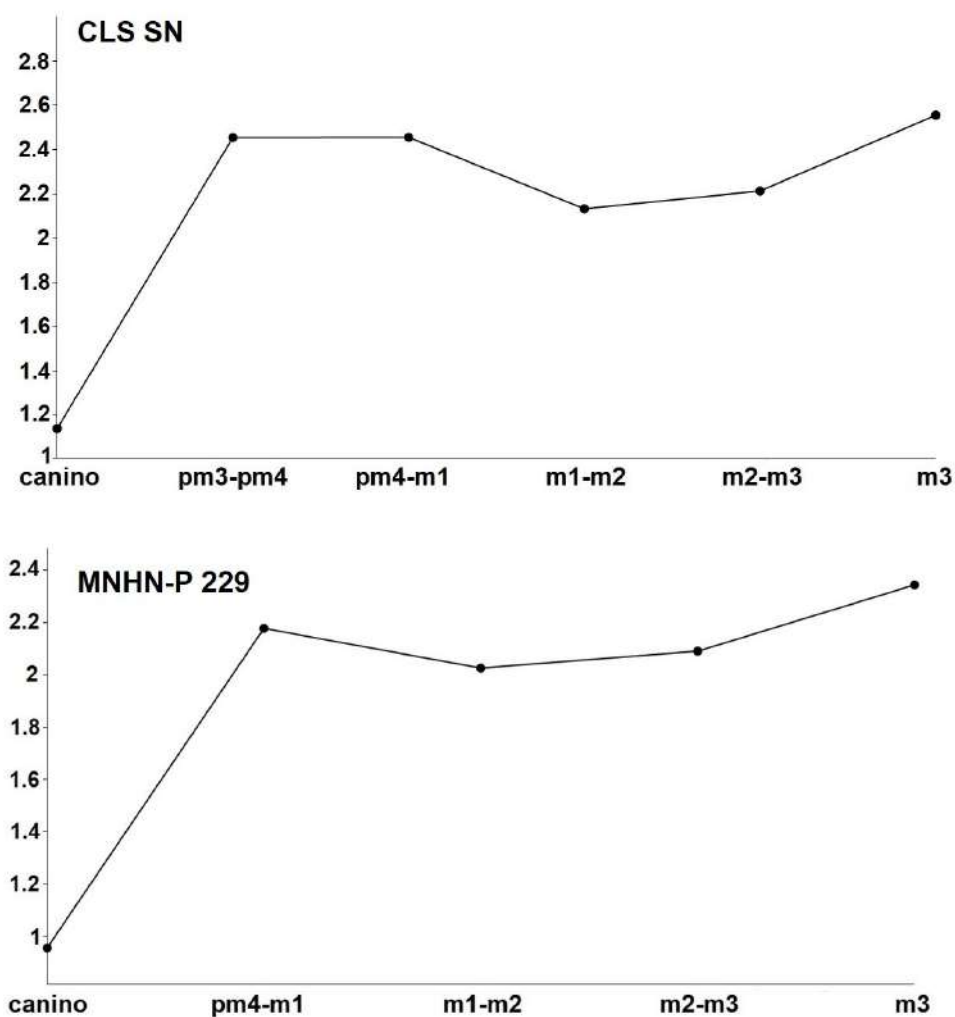


Figura 17: Perfiles de fuerza mandibular (fuerza relativa Z_x/Z_y) para los materiales asignados a *Arctotherium* cf. *A. bonariense* (CLS SN) y *Arctotherium* sp. (MNHN-P 229).

Orden Didelphimorphia Gill, 1872

Familia Didelphidae Gray, 1821

Subfamilia Didelphinae Gray, 1821

Tribu Didelphini Gray, 1821

Género *Didelphis* Linnaeus, 1758

***Didelphis* cf. *D. albiventris* Lund, 1840**

Material referido: MNHN-P 3000 (Anexo 1: Fig. 32), fragmento de mandíbula derecha.

Procedencia geográfica y estratigráfica: Arroyo Laureles (depto. de Salto). Formación Sopas, Pleistoceno tardío.

Descripción comparativa: en su vista externa, se observa la presencia de un foramen mentoniano (relleno de sedimento) debajo del pm1. Hacia su región posterior, la fosa masetérica es profunda y no se proyecta hasta el borde posterior del m4; tanto el proceso angular, el cóndilo como el proceso coronoides están fracturados, aunque de este último se puede decir que era como una delgada lámina ósea y ancha en sentido antero-posterior. El borde inferior de la rama horizontal es levemente curvo. La serie dentaria está parcialmente preservada, a la que le faltan los incisivos y el canino; de este último solo se observa parte del alvéolo. La morfología general es típica de Didelphidae. Los premolares están comprimidos mesio-labialmente. El pm1 se encuentra bastante reducido con respecto a los demás premolares y se separa de estos por un pequeño diastema. El pm2 es más grande que el pm3 como en didélfidos modernos (Goin, 2003; Cozzuol *et al.*, 2006). La serie molar aumenta en tamaño distalmente. Particularmente, la serie m2-m4 muestra un cóngulo labial anterior bien desarrollado. El m4 presenta la mejor preservación de la serie dentaria y es el que evidencia el menor desgaste de todos. Su trigónido es un poco más largo que ancho como en la mayoría de las comadrejas Didelphinae, a excepción de *Chironectes* en el cual el trigónido es tan largo como ancho (Rincón *et al.*, 2009); el talónido es corto en relación al trigónido. El metacónido se presenta bien individualizado de las demás cúspides del trigónido. Este es prácticamente del mismo alto que el paracónido como sucede en *Didelphis*, mientras que en *Lutreolina* el metacónido está muy reducido (Rincón *et al.*, 2009). El protocónido es la cúspide más alta, aunque la diferencia con respecto al paracónido es mucho menos acentuada que la evidenciada en *Lutreolina* y en didélfidos extintos (Rincón *et al.*, 2009). En el talónido, el entocónido parece ser un poco más alto que el hipocónido. El hipocónulido, si bien no se aprecia de

manera tan clara, se encuentra separado del entocónido, como sucede con *Didelphis albiventris* y *D. aurita*. En *D. marsupialis* estas cúspides tienden a fusionarse (Villa Nova *et al.*, 2015).

Medidas: LSDpm1-m4, 38.2; LSDpm1-pm3, 16.2; Di, 1.8; LSDm1-m4, 21.9; pm1AP, 4.5; pm1ML, 1.2; pm2AP, 5.4; pm2ML, 1.9; pm3AP, 4.8; pm3ML, 2.3; m1AP, 4.7; m1ML, 2.9; m2AP, 4.8; m2ML, 3.3; m3AP, 5.2; m3ML, 3.3; m4AP, 5.7; m4ML, 2.9.

Parámetros paleobiológicos: las estimaciones de masa corporal, teniendo en cuenta la serie inferior de los molares, dan un resultado en promedio de 1.1 kg (rango de 0.930-1.5 kg; Anexo 3B), lo que es coherente con el rango de masa comprendido para *Didelphis* (Anexo 6).

Análisis multivariados: el ACP indica la presencia de 6 componentes, de los cuales el primero explica más del 81% de la varianza total de la muestra. Al graficar los dos primeros componentes, MNHN-P 3000 queda comprendido dentro del morfoespacio común entre *D. albiventris* y *D. marsupialis*. Los coeficientes de carga del CP1 muestran que las variables que más influyen son m4AP, m3AP y m2AP respectivamente, con un aporte significativo del diámetro medio-lateral de cada uno. Sin embargo, el análisis de cluster jerárquico agrupa a MNHN-P 3000 en el conjunto de *Didelphis* y asociado a ejemplares de *D. albiventris* (Anexo 4A).

Observaciones: tanto las dimensiones de la serie dentaria como la morfología analizada son coherentes con aquellas especies del género *Didelphis* (Cerqueira y Lemos, 2000; Lemos y Cerqueira, 2002; Ventura *et al.*, 2002; Rincón *et al.*, 2009) y no así con las distinguidas para los restantes Didelphinae sudamericanos (Marshall, 1978; Macrini, 2004;

Rincón *et al.*, 2009). Según el grado de desarrollo oclusal de la dentición (ver Abdala *et al.*, 2001) y desgaste dentario, particularmente en los premolares y m1-m3, se infiere un ejemplar adulto. Material publicado en Manzuetti *et al.* (2020b) (ver Anexo 5).

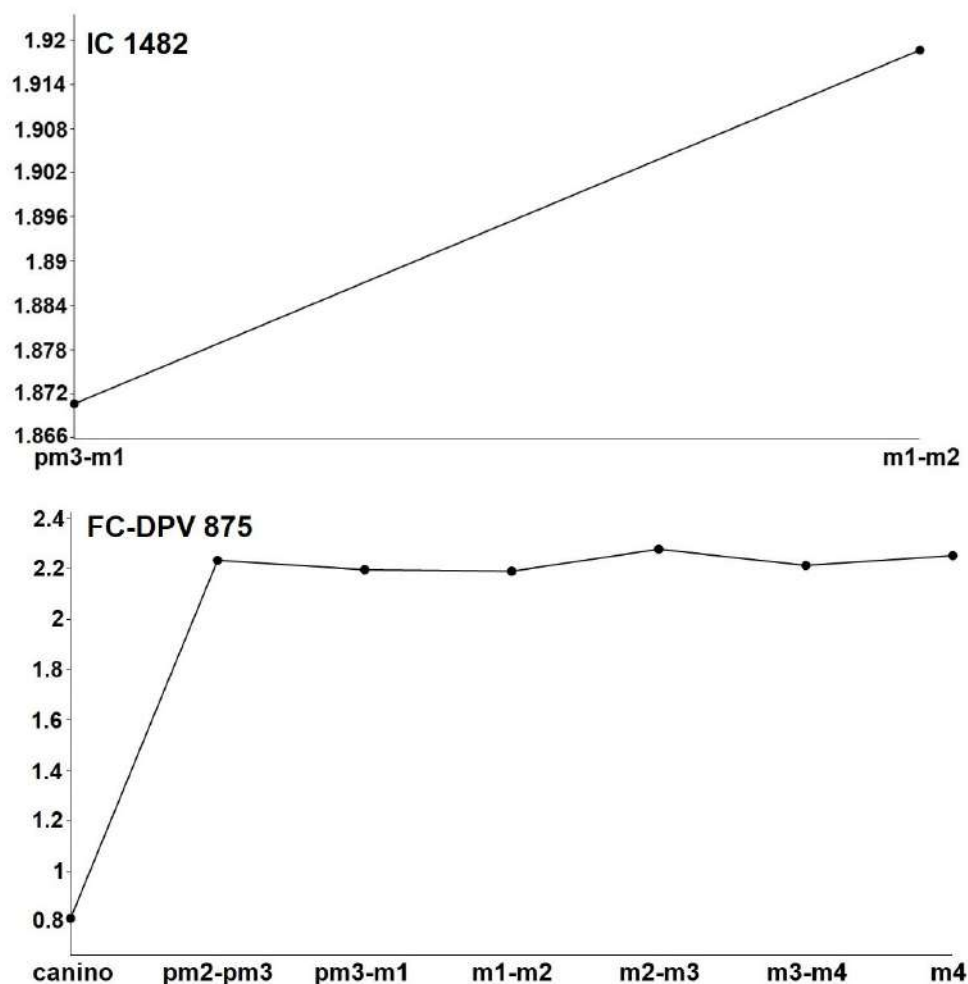


Figura 18: Perfiles de fuerza mandibular (fuerza relativa Zx/Zy) para los materiales asignados a *Lontra* sp. (IC 1482) y *Didelphis* cf. *D. albiventris* (FC-DPV 875).

Material referido: CPG 80-1, húmero izquierdo completo (CPG 80-1-2, ver Anexo 1: Fig. 33) y parte del derecho, y otros elementos postcraneanos fragmentarios (Anexo 6).

Procedencia geográfica y estratigráfica: Río Arapey Chico (depto. de Salto). Formación Sopas, Pleistoceno tardío.

Descripción comparativa: el húmero izquierdo (G 80-1-2) es robusto, dimensionalmente grande y está mucho mejor preservado que los restantes elementos referidos. La morfología de la cabeza humeral es relativamente plana en sentido lateral y se curva hacia su extremo posterior. Tanto el trocánter mayor como el trocánter menor están bien desarrollados; el primero de estos es prácticamente del mismo alto que la cabeza humeral. La diáfisis es recta y se pueden distinguir en ella diversas inserciones musculares, de las cuales se destaca la inserción *deltoideus pars spinalis*. Esta inserción se encuentra más desarrollada que en didélfidos vivientes. Contrariamente, la inserción para el *musculus teres major* muestra un desarrollo similar como en *Didelphis albiventris* (Vezzosi *et al.*, 2017). Las inserciones musculares en el húmero derecho (G 80-1-3) son bastante más notorias respecto a aquellas observadas en el izquierdo. Dorsalmente, la cresta delto-pectoral se encuentra bien desarrollada, extendiéndose hasta la región distal de la diáfisis. El surco bicipital está presente aunque no profundamente excavado. En la región distal dorsal, el foramen supracondilar es ancho, bien desarrollado y de sección oval como en didélfidos actuales (Vezzosi *et al.*, 2017). El húmero derecho muestra su foramen más expandido en sentido dorso-ventral. El puente supracondilar, recto a levemente convexo, se proyecta de manera diagonal respecto a la cresta delto-pectoral como en Didelphinae vivientes. La cresta supinadora es recta a levemente convexa/redondeada, como sucede en ejemplares de *D. aurita* (Vezzosi *et al.*, 2017). El proceso proximal de esta cresta es alto y bien redondeado, morfológicamente muy semejante a *D. albiventris* respecto de otros didélfidos actuales (ver Vezzosi *et al.*, 2017). El capítulo es más bien cilíndrico como en *Didelphis* y se conecta con la tróclea mediante un surco profundo. La superficie entepicondilar es corta y no tan desarrollada como en didélfidos actuales (ver Vezzosi *et al.*, 2017). En vista posterior, la fosa olecraneana es relativamente profunda.

Medidas: Dc, 4.9; Dhc, 68.1; Dht, 69; Def, 4.7; Dtc, 13.9; Dh0, 16.4; Dh1, 12.6; Dh2, 12.8; Dh3, 15.6; Ldc, 35.4; Lof, 9; Wap, 6.2; Wd, 22.3; Wlm, 5.9 (por detalles de como fueron tomadas estas medidas para este material en particular ver Anexo 6).

Parámetros paleobiológicos: el cálculo del índice de robustez humeral (HRI=8.551, ver Anexo 6) se aproxima en promedio a aquel de *D. albiventris* (8.283, n=23) y *D. marsupialis* (8.314, n=5). Sin embargo, el valor de este índice para el ejemplar fósil se encuentra solo en el rango esperado para *D. albiventris* (ver Anexo 6).

Análisis multivariados: el ACP muestra la presencia de 14 componentes, de los cuales el CP1 explica más del 96% de la varianza total de la muestra. Entre el CP1 y CP2, CPG 80-1-2 queda en el morfoespacio de los ejemplares dimensionalmente más grandes de *Didelphis albiventris*, diferenciándose claramente de *L. crassicaudata*, *Philander* spp., *Metachirus* y *Caluromys lanatus*. Los coeficientes de carga del CP1 indican que las variables Dht y Dhc son las que más aportan a la variabilidad. El análisis de cluster jerárquico agrupa a CPG 80-1-2 junto con *Didelphis* y en particular con especímenes de *D. albiventris* (Anexo 4A).

Observaciones: aunque leves, se pueden identificar las suturas óseas en ambas epífisis del húmero izquierdo, lo que demuestra que CPG 80-1-2 corresponde a un ejemplar adulto joven. Material publicado en Manzuetti *et al.* (2020b; ver Anexo 5).

Otros materiales

Con la finalidad de complementar el alcance de este trabajo, y debido a la importancia que presentan para la temática en cuestión, a continuación se listan una serie de materiales que fueron nuevamente estudiados, esta vez con el enfoque de las investigaciones en curso (para mayor detalle sobre las descripciones y particularidades de cada material se recomienda ver la bibliografía para cada caso específico).

A estos se les determinaron, según disponibilidad de datos, los ya mencionados parámetros paleobiológicos, en particular aquellos relacionados a su biomecánica (fuerza de mordida y perfil mandibular) (ver más abajo en esta sección, ver también Anexo 2A, B). Asimismo, las publicaciones de estos materiales, vinculadas directamente al desarrollo de esta tesis y que involucren al autor de la misma, se presentan en un apartado propio (ver Anexo 5).

CBM 13. Cráneo casi completo asignado a *Smilodon fatalis*, el cual proviene del Arroyo Tres Cruces grande (Artigas), de sedimentos de la Formación Sopas (Pleistoceno tardío). Su masa corporal fue estimada en unos 165 kg, con una presa típica de 240-310 kg, y máxima superior a 800 kg (807-860 kg) (Manzuetti *et al.*, 2018b; ver también Manzuetti, 2017; ver Anexo 5). La fuerza de mordida absoluta máxima estimada sobre el canino derecho da unos 881.6 N (promedio de 876.5 N), mientras que para el PM4 es de 1541.8 N, pero calculada sobre el carnicero izquierdo (promedio 1535.4 N). El BFQ promedio del canino es de 64.7 (rango de 31-136), mientras que para el PM4 es de 75.2 (rango de 34-166) (Tabla 3; ver también Tabla 2; Anexo 2A).

CGF 104. Rama mandibular derecha con pm3, pm4 y m1 asignada a *Panthera onca*, procedente de la zona del Río Santa Lucía medio (Canelones), de sedimentos de la Formación Dolores (Pleistoceno tardío-Holoceno temprano). Su masa promedio calculada

es de unos 170 kg, con una presa típica de 250-360 kg, y máxima superior a 800 kg (826-887 kg) (Manzuetti *et al.*, 2022a; ver también Manzuetti, 2017; Anexo 5). El perfil de fuerza mandibular indicó un Zx/Zy del canino de 1.47, mientras que el Zx/L a la altura del intervalo pm4-m1 es de casi 0.34. Por último, no se observó variación significativa de los valores Zx/Zy a lo largo de la mandíbula (Fig. 13; Anexo 2B).

FC-DPV 777. Cráneo y mandíbula de *Lycalopex gymnocercus*, de la zona del Arroyo Sopas (Salto), de rocas de la Formación Sopas (Pleistoceno tardío). Las inferencias de masa corporal sobre este material dan resultados promedios de 7.5 kg; las estimaciones de presa potencial rondan los 1-1.3 kg y de presa máxima de 17-22 kg (Manzuetti *et al.*, 2020a; ver también Manzuetti, 2017; Anexo 5). El perfil de fuerza mandibular indicó unos valores de Zx/L a la altura del carnicero inferior de 0.02. Por otro lado, se observa un marcado aumento de los valores Zx/Zy , en particular luego del intervalo m2-m3 (Fig. 15; Anexo 2B).

FC-DPV 875. Cráneo y mandíbula asignado a *Didelphis* cf. *D. albiventris*, hallado en el Arroyo Sopas (Salto), de la Formación Sopas (Pleistoceno tardío). Las estimaciones de masa corporal realizadas según ecuaciones desarrolladas para didélfidos 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) (Manzuetti *et al.*, 2020b; ver también Manzuetti, 2017; Anexo 5). El perfil de fuerza mandibular dio un valor de Zx/Zy del canino de 0.81. Asimismo, no se encontró variación significativa de los valores Zx/Zy a lo largo de la mandíbula (Fig. 18; Anexo 2B).

FC-DPV 1890. Hemimandíbula izquierda con canino y m1 de *Panthera onca*, la cual fue encontrada en la zona del Arroyo Malo (Tacuarembó), en la Formación Sopas

(Pleistoceno tardío). La masa calculada sobre este material dio un resultado de alrededor de 120 kg. Su presa típica rondaba los 130-190 kg mientras que su presa máxima superaba los 570 kg (Manzuetti *et al.*, 2022a; ver también Manzuetti, 2017; Anexo 5). El perfil de fuerza mandibular indicó un Zx/Zy calculado a la altura del canino de 1.56, el Zx/L del carniceiro inferior (pm4-m1) es de casi 0.25. Por último los valores Zx/Zy a lo largo de la mandíbula se mantuvieron constantes (Fig. 13; Anexo 2B).

FC-DPV 2890. Cráneo y mandíbula asignado a *Leopardus pardalis*, el cual fue hallado en la zona del Arroyo Malo (Tacuarembó), en rocas de la Formación Sopas (Pleistoceno tardío). El promedio de su masa corporal rondaba los 13 kg, con una presa típica del entorno a los 5 kg y máxima de 25-55 kg (Manzuetti *et al.*, 2022b; ver también Manzuetti, 2017; Anexo 5). El perfil de fuerza mandibular realizado sobre la hemimandíbula derecha indicó un valor de Zx/Zy del canino de 1.25, mientras que el Zx/L a la altura del intervalo pm4-m1 es de casi 0.08. Por último no hay variación significativa de los valores Zx/Zy a lo largo de la mandíbula (Fig. 14; Anexo 2B).

MNHN-P 229. Mandíbula con serie dentaria casi completa asignada a *Arctotherium* sp. (ver Anexo 1: Fig. 34), encontrado en la zona del Arroyo Román (Río Negro), de sedimentos asignables a la Formación Dolores (Pleistoceno tardío-Holoceno temprano). Su masa corporal fue estimada en unos 200-220 kg (Manzuetti *et al.*, 2019a; ver también Manzuetti, 2017). El perfil de fuerza mandibular indicó unos valores de Zx/Zy del canino cercanos a 1 (0.96), mientras que el Zx/L a la altura del intervalo pm4-m1 es de 0.49. Por último, se observa un muy leve aumento de los valores Zx/Zy a lo largo de la mandíbula, en particular luego del intervalo p4-m1 (Fig. 17; Anexo 2B).

MNHN-P 957. Cráneo casi completo de un *Smilodon populator* gran tamaño, encontrado en la zona del Arroyo de Las Limetas (Conchillas, Colonia), de sedimentos de la Formación Dolores (Pleistoceno tardío-Holoceno temprano). Su masa corporal promedio estimada es de unos 408 kg (máximo de 436 kg), con una presa típica superior a la tonelada (1260-1300 kg), y máxima estimada cercana a las 3 toneladas (2770 kg) (Manzuetti *et al.*, 2020c; ver también Manzuetti, 2017; ver Anexo 5). La fuerza de mordida absoluta estimada a la altura del canino dio un promedio de 1472 N (máximo en el canino derecho de casi 1493 N) y para el PM4 de unos 2580 N (máximo sobre el PM4 derecho de 2651 N). El BFQ promedio del canino es de 55 (rango de 24-124), mientras que para el P4 es de 64.6 (valores extremos de 27-155) (Tabla 3; ver también Tabla 2; Anexo 2A).

MUARN SN (Ex-GALY SN). Cráneo, mandíbula (ver Anexo 1: Fig. 35) y restos varios de *Arctotherium tarijense* hallados en el Arroyo Gutiérrez grande (Río Negro), asignados a rocas de la Formación Dolores (Pleistoceno tardío-Holoceno temprano). Su masa promedio fue estimada en unos 209 kg (Soibelzon, 2002, 2004; Soibelzon *et al.*, 2005; Soibelzon y Tarantini, 2009; ver también Perea y Ubilla, 1983). La fuerza de mordida absoluta para el cráneo de este ejemplar se ubica en unos 1497 N estimada sobre el canino derecho, mientras que para el PM4 derecho es de casi 1896 N. El BFQ promedio del canino es de 119 (rango de 96-147), mientras que para el PM4 es de casi 102 (rango de 82-126) (Tabla 3; ver también Tabla 2; Anexo 2A). El perfil de fuerza mandibular indicó un Zx/Zy del canino de casi 1.9, mientras que el Zx/L a la altura del intervalo pm4-m1 fue de 0.56. Por último, se observa un muy leve aumento de los valores Zx/Zy a lo largo de la mandíbula, luego del intervalo m1-m2 (Fig. 16; Anexo 2B).

Discusión

Los mamíferos carnívoros continentales del Cuaternario de Uruguay

Durante el Cuaternario en toda Sudamérica, más precisamente a partir del Piso/Edad Ensenadense, la diversidad de mamíferos de hábitos carnívoros aumenta de manera significativa, con especies evidenciando diferente grado de carnivoría, hecho directamente 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.*, 2013; Soibelzon y Prevosti, 2013; Forasiepi *et al.*, 2014).

En un listado taxonómico presentado anteriormente, en base a bibliografía y nuevos hallazgos, se determinó que de las unidades cuaternarias continentales, la Formación Sopas era la que albergaba mayor diversidad de mamíferos de hábitos carnívoros, seguida de la Formación Dolores, Libertad y Raigón (ver Manzuetti, 2017).

Un listado taxonómico actualizado de estos animales (ver Tabla 7) confirma el hecho de que la Formación Sopas es la que mayor diversidad de mamíferos carnívoros posee, pasando de 12 a 13 especies (con la adición de *Arctotherium tarijense*; ver más abajo el caso del material FC-DPV 3044). Esto puede deberse a varios factores, siendo algunos de ellos la mayor extensión territorial, amplitud paleoambiental, mejor determinación a nivel sedimentario y una mayor prospección de sus afloramientos (ver Manzuetti, 2017 y literatura allí citada). Por otro lado, la Formación Dolores pasó de ocho especies registradas a diez (con el agregado de *Puma concolor* y *L. gymnocercus*; ver más abajo el caso del material CLS SN), al tiempo que se confirma la presencia de *S. fatalis* en esta unidad; mientras que la Formación Raigón y la Formación Libertad no variaron en su cantidad de especies (1 y 4, respectivamente).

Asimismo, se corrobora que los mamíferos carnívoros que evidencian una mayor diversidad y abundancia en el registro fósil durante el Cuaternario continental de Uruguay siguen siendo los félidos (entre los cuales se destaca *Smilodon*, ver más abajo) y cánidos,

con seis y cinco especies en cada caso (Tabla 7), mientras que didélfidos y mustélidos (Lutrinae) son los menos comunes (Tabla 7; ver también Ubilla y Martínez, 2016; Manzuetti, 2017 entre otros).

Por otro lado, hay que tener en cuenta la relativa gran cantidad de materiales asignados a oso descritos en esta tesis, ya sea a cualquiera de las especies presentes en el registro fósil uruguayo (*A. bonariense*, *A. tarijense*) así como a nivel genérico (*Arctotherium* sp.). En tal sentido, en base a que los restos de estos animales no suelen ser muy frecuentes, se sugirió de que estas poblaciones no debieron haber sido muy abundantes (Ubilla *et al.*, 2011, ver también Manzuetti 2017). Esto claramente puede no haber sido tan así, estando dicha afirmación condicionada por el sesgo del registro fósil.

	Fm. Raigón	Fm. Libertad	Fm. Dolores	Fm. Sopas
<i>Dusicyon avus</i>			x	x
<i>Protocyon troglodytes</i>				x
<i>Lycalopex gymnocercus</i>			X	x
<i>Lycalopex culpaeus</i>			x	
<i>Cerdocyon thous</i>			x	x
<i>Xenosmilus</i> sp.	x			
<i>Smilodon populator</i>		x	x	x
<i>Smilodon fatalis</i>		x	x	x
<i>Leopardus pardalis</i>				x
<i>Panthera onca</i>		x	x	x
<i>Puma concolor</i>			X	x
<i>Arctotherium bonariense</i>		x		x
<i>Arctotherium tarijense</i>			x	X
<i>Lontra</i> sp.			x	x
<i>Didelphis albiventris</i>				x

Tabla 7: Lista actualizada de mamíferos de hábitos carnívoros para las formaciones cuaternarias continentales relevadas. **X**: taxones nuevos para cada unidad geológica según esta tesis; x: taxones ya conocidos (para mayores detalles ver Manzuetti *et al.*, 2017 y literatura allí citada).

Paleobiología

Cráneo y fuerza de mordida

Felidae

El género *Smilodon* surgió en Norteamérica hacia el Plioceno tardío y sus registros se extienden hasta el límite Pleistoceno-Holoceno, siendo encontrado para ese entonces tanto en Norteamérica como también en Sudamérica (entre otros Berta, 1985; Kurtén y Werdelin, 1990; Turner y Antón, 1997; Prevosti y Forasiepi, 2018; Manzuetti *et al.*, 2018b, 2020c). Actualmente se reconocen tres especies: *S. gracilis*, *S. fatalis* y *S. populator* (Kurtén y Werdelin, 1990; Turner y Antón, 1997).

Estimaciones de masa corporal realizadas por Christiansen y Harris (2005) (ver también Prevosti y Vizcaíno, 2006; Prevosti y Martin, 2013), en base a medidas de huesos largos, indican que *S. gracilis* presentaba el porte de un jaguar (55-100 kg). *S. fatalis* estaría en el rango de masa de entre 160-280 kg, comparable con el félido viviente más grande, el tigre siberiano (*Panthera tigris altaica*); mientras que *S. populator* ciertamente excedía la masa corporal de los félidos actuales, con una rango de 220-360 kg (aunque estos autores aclaran que algunos especímenes podrían sobrepasar los 400 kg, ver también Manzuetti *et al.*, 2020c).

El material FC-DPV 3362, asignado a *Smilodon fatalis*, tiene una masa promedio de casi 226 kg, lo que es coherente con las estimaciones para esta especie (y también para *S. populator*), con tamaños de presa potencial (típica y máxima) que coinciden en líneas generales con otras ya reportadas (entre otros Prevosti y Vizcaíno, 2006; Prevosti y Martin, 2013; ver también Manzuetti, 2017). Por otro lado, el material CPG 33-2 (fragmento de cráneo y canino superior fracturado) asignado a *Smilodon populator* tiene una masa (casi 219 kg) algo menor a la estimada para la especie (ver más arriba). Sin embargo, al haber sido esta estimación realizada con una sola ecuación general para carnívoros, es esperable un cierto sesgo en el resultado (en este caso puntual muy

posiblemente una subestimación de dicho valor), algo que ya ha sido reportado en otros carnívoros al aplicar ecuaciones generales (ver más abajo; ver también Manzuetti, 2017 y literatura allí citada).

Respecto a la fuerza de mordida, el material MNHN-P 957 (*Smilodon populator*) presenta por mucho los valores absolutos máximos reportados, para el canino y el PM4, tanto para félidos actuales como extintos (ver Christiansen, 2007a). Esto está directamente relacionado con su descomunal tamaño, mayor al de un oso en algunos casos (ver por ejemplo materiales IC 1032, MUARN SN de esta tesis), siendo uno de los más grandes ejemplares, sino el más grande, de *Smilodon populator* reportado hasta la fecha (Manzuetti *et al.*, 2020c). De los restantes materiales de *Smilodon* (*Smilodon fatalis*: CBM 13, FC-DPV 3362) si bien se encuentran en los rangos esperados para la especie, CBM 13 está algo por encima de los promedios reportados (siendo comparativamente similar a los resultados obtenidos para *Panthera onca*), mientras que FC-DPV 3362 está bastante por debajo de estos (ver Christiansen, 2007a).

Sin embargo, este panorama cambia radicalmente al incorporar el dato de la masa corporal, la cual es en general más grande que en los grandes félidos vivientes, en relación a su fuerza de mordida (el llamado BFQs), por lo que comparativamente los valores calculados de BFQ del canino y del PM4 en estos materiales quedan bastante por debajo de los félidos actuales con los cuales su fuerza de mordida absoluta era similar (ver Christiansen, 2007a).

En tal sentido, si bien el caso más extremo es el del material MNHN-P 957 por el hecho de que posee una masa corporal extremadamente elevada para *S. populator* (Manzuetti *et al.*, 2020c), tanto este material como CBM 13 siguen manteniendo unos valores de BFQs altos y bastante por encima del promedio de su especie (ver Christiansen, 2007a), mientras que FC-DPV 3362 queda apenas por fuera del rango esperado para *S. fatalis*. Asimismo CBM 13, el material más pequeño de los tres aquí analizados (ver Manzuetti *et*

al., 2018b), es el que tiene los valores de BFQs más altos. Teniendo en cuenta que el cociente entre los brazos de palanca (l_0 canino, l_0 PM4) y la LCB para estos materiales son muy similares entre sí (la diferencia se puede interpretar como muy poco significativa, ver Anexo 2A), estarían indicando que estas especies no difieren estructuralmente de manera sustancial, al menos para estas variables, lo que significa que su aporte para explicar este patrón no es determinante. Según esto, el alto valor de BFQ para el material CBM 13 puede estar vinculado principalmente a las grandes áreas calculadas de la musculatura temporal y masetera respecto a su relativo escaso tamaño (ver Tabla 2), lo que *a priori* indicaría que dicha musculatura estaría proporcionalmente más desarrollada que en los otros ejemplares. Cabe destacar que estas áreas son proporcionalmente grandes comparado con las respectivas áreas en el material MNHN-P 957, e incluso más grandes, en términos absolutos, que en FC-DPV 3362, siendo que este último es considerablemente de mayor tamaño (ver Resultados; Manzuetti *et al.*, 2018b). Esto redundaría en una considerable fuerza de mordida absoluta (ver más arriba) y mayor BFQs relativo a su masa corporal para CBM 13 en comparación con los restantes materiales de *Smilodon* estudiados en esta tesis.

Este patrón de bajos valores de BFQs respecto a félidos vivientes, conjuntamente con las diferencias anatómicas que presentan con estos (por citar solo una, la forma y tamaño de los caninos, ver más abajo), estaría indicando que su técnica de obtención y procesamiento del alimento debió haber sido diferente (Schmieder, 2000; Wroe *et al.*, 2005; Christiansen, 2007a). En tal sentido, y más allá de presentar ciertas similitudes superficiales en algún aspecto de su anatomía o ecología con otros animales no felinos (ver Simpson, 1941; Akersten, 1985; Blanco *et al.*, 2013; Chemisquy y Prevosti, 2014), no existe un análogo viviente que abarque de manera eficiente las características generales de la condición “dientes de sable” (ver Antón *et al.*, 2004; Manzuetti, 2012 y literatura allí citada), por lo que la forma en que estos animales se alimentaban permanece

especulativa y se reduce solo a un puñado de teorías.

Dejando de lado algunas ideas que proponían que *Smilodon* era exclusivamente carroñero (Weber, 1904; Marinelli, 1938; Bohlin, 1940, 1947), en la actualidad la hipótesis más aceptada es aquella que indica que eran activos cazadores (Matthew, 1901, 1910; Simpson, 1941; Akersten, 1985; ver también Turner y Antón, 1997; Antón *et al.*, 2004; Song, 2005; Turner *et al.*, 2011; Antón, 2013; Wilson *et al.*, 2013, Brown, 2014).

En relación con esta idea, dos grandes corrientes sobre como habrían usado sus “sables” para la predación se abren paso: la teoría del “apuñalamiento” y la teoría “canine shear-bite”.

Según la primera teoría, la función primordial de sus caninos habría sido la de apuñalar (Matthew, 1901, 1910; Simpson, 1941), con diferentes niveles de especialización, con el apoyo de la hipertrofiada musculatura del cuello y la propia inercia del movimiento por parte del carnívoro (para más detalles ver Simpson, 1941). En concordancia con dicha postura, además se propone que utilizaban los miembros anteriores para inmovilizar a sus presas y así facilitar la tarea (Miller, 1969; Schultz *et al.*, 1970). Sin embargo, esta teoría ha sido cuestionada por presentar varias fallas (entre otros el rol de la mandíbula, la fragilidad de los caninos contra sustrato duro, la enorme cantidad de fuerza necesaria para realizar el movimiento, ver Turner y Antón, 1997; Song, 2005 y literatura allí citada).

Más recientemente, Akersten (1985) postula la teoría denominada “canine shear-bite”, en la cual los “sables” habrían sido usados principalmente para rebanar trozos de carne de sus víctimas. En resumidas cuentas, el mecanismo de uso de los “sables” según esta teoría sería el siguiente: con una apertura bucal máxima introducen sus caninos superiores superficialmente en la presa, luego cierran la mandíbula (la cual soporta la penetración de los caninos superiores, reduciendo así la cantidad de fuerza necesaria para esta tarea) y retiran un trozo de carne usando la poderosa musculatura del cuello. Este pensamiento ha sido respaldado en varios trabajos posteriores (entre otros Bryant,

1996; Duckler, 1997; Turner y Antón, 1997; Antón y Galobart, 1999; Antón *et al.*, 2004; Brown, 2014) siendo la teoría que actualmente se considera vigente (con algunas actualizaciones, ver Song, 2005; Turner *et al.*, 2011; Brown, 2014) y con mayor aceptación para explicar la mecánica de alimentación en *Smilodon*.

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

En general, como ya fuera mencionado, los resultados aquí obtenidos indicarían que *Smilodon* habría tenido una fuerza de mordida craneal baja, respecto a su masa corporal (BFQ), comparado con félidos actuales de similar tamaño, lo que es congruente con trabajos previamente publicados (entre otros Wroe *et al.*, 2005; Christiansen, 2007a; McHenry *et al.*, 2007). Desde un punto de vista biomecánico, es lógico suponer que debido a la reducida área transversa de los caninos en félidos “dientes de sable”, estos requerirían de menor fuerza que la usada por felinos actuales de caninos cónicos del género *Panthera* (Wroe *et al.*, 2005; Prevosti *et al.*, 2010), lo que concuerda con la idea original de Akersten (1985) de que no habría sido necesaria una fuerza de mordida descomunal para introducir los caninos superiores en la presa (contrariamente a la teoría del apuñalamiento). Asimismo, esto se ve reforzado debido al rol activo que tendría la mandíbula, la cual sirve como punto de apoyo a los caninos superiores durante el

movimiento de mordida en la teoría “canine shear bite”, y por ende ayuda a reducir así la cantidad de fuerza necesaria para esta tarea; consecuentemente, la mandíbula debe ser muy robusta para resistir el desarrollo de las fuerzas originadas durante este movimiento (Akersten, 1985; ver también Therrien, 2005b; ver más abajo).

Por otro lado, según la teoría “canine shear bite”, hay que tener en cuenta que las presas habrían sido atacadas generalmente en partes blandas del cuerpo, evitando el contacto con huesos (y por ende que se fracturen los caninos superiores, los cuales vale aclarar no eran tan frágiles como se pensaba anteriormente, ver Christiansen, 2007a y literatura allí citada), facilitando así una muerte rápida debido a un mayor trauma ocasionado (Akersten, 1985; Turner y Antón, 1997; Antón, 2013; Werdelin *et al.*, 2018). En tal sentido, teniendo en cuenta la forma levemente curvada de los caninos y la potencial capacidad de defensa de la presa, la zona de la garganta habría sido su principal objetivo (Martin, 1989; Turner y Antón, 1997; Song, 2005; Turner *et al.*, 2011). Otra potencial parte del cuerpo atacada podría haber sido el abdomen (Akersten, 1985); aunque cabe destacar que otras zonas mucho menos factibles también han sido propuestas (por ejemplo, entre las costillas para generar un neumotórax, ver Wilson *et al.*, 2013). Ya sea que se vieran afectados los grandes vasos sanguíneos que irrigan la cabeza o que fueran destripadas, sus víctimas perecerían desangradas de manera prácticamente instantánea (Turner y Antón, 1997; Antón *et al.*, 2004; Christiansen, 2007a).

Finalmente, es válido aclarar que otras teorías menos convencionales, que no implican necesariamente la alimentación, han sido propuestas para explicar el uso de estos caninos hipertrofiados (para más detalles ver entre otros Marshall, 1976 y literatura allí citada; Song, 2005 y literatura allí citada). Asimismo, teniendo en cuenta que todos los ejemplares poseen caninos superiores hipertrofiados y el escaso a nulo dimorfismo evidenciado en *Smilodon* (ver más abajo), el hecho de que hayan sido usados durante la etapa de cortejo, producto de una fuerte selección sexual, con potenciales parejas de

apareamiento también parece poco probable (aunque indirectamente podrían haber sido usados en la competencia y/o combate intraespecífico, O'Brien, 2019; ver también Chimento *et al.*, 2019).

Ursidae

El registro fósil del género *Arctotherium* abarca una amplia extensión territorial, desde Venezuela hasta el sur de la Patagonia, aunque la mayoría de los hallazgos provienen de la región Pampeana argentina (más precisamente de la provincia de Buenos Aires). De hecho, hay grandes áreas en Sudamérica sin registros de osos fósiles (ver García López *et al.*, 2008 y literatura allí citada). Respecto a Uruguay, el registro de osos fósiles es escaso, fragmentario y muchas veces carece de contexto estratigráfico (ver Soibelzon *et al.*, 2005). Este género comprende cinco especies endémicas de Sudamérica: *A. angustidens* del Pleistoceno temprano-medio, *A. vetustum* del Pleistoceno medio, y las restantes especies del Pleistoceno medio-Holoceno temprano: *A. wingei*, *A. bonaeriense* y *A. tarijense* (Soibelzon, 2002, 2004; Soibelzon *et al.*, 2005; Arnaudo *et al.*, 2016; Prevosti y Forasiepi, 2018).

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

Las estimaciones de masa corporal realizadas sobre el material IC 1032 (*A. tarijense*, 242.5 kg), si bien, *a priori*, coincide con el rango mencionado previamente para la especie, puede que no sea la mejor estimación.

En tal sentido, estos autores determinaron que para el cráneo las mejores estimaciones son aquellas formuladas por Van Valkenburgh (1990), para mamíferos carnívoros en

general, que vinculan la distancia órbito-occipital. Teniendo esto en consideración, la masa corporal de este ejemplar sería algo menor, de alrededor de 187.3 kg, la cual igualmente está en el rango de la especie (ver más arriba).

Respecto a la fuerza de mordida en los materiales de *Arctotherium tarijense* bajo estudio es bastante dispar. Mientras que IC 1032 muestra una fuerza de mordida absoluta bastante baja comparada con osos actuales, estando solo por encima de los valores de *Ursus americanus*, *Tremarctos ornatus* y *Melursus ursinus*; el material MUARN SN solo se encuentra por detrás del oso viviente más carnívoro, el oso polar (*Ursus maritimus*), siendo estos valores coherentes con los de *Ursus arctos* más que con el de las restantes especies de osos (Christiansen y Wroe, 2007; ver también Christiansen, 2007b; Soibelzon *et al.*, 2014). Los BFQs siguen un patrón bastante similar a lo reportado previamente para la fuerza de mordida absoluta. En el material IC 1032 los valores son bajos, estando solo por encima de *Melursus ursinus*, mientras que MUARN SN tiene valores muy altos, solo por detrás de *Ursus malayanus* y *Ailuropoda melanoleuca*, siendo comparativamente similares de nuevo, aunque levemente mayores, a los esperados para *Ursus arctos* (Christiansen y Wroe, 2007; ver también Soibelzon *et al.*, 2014).

En tal sentido, valores tan diferentes en ejemplares de la misma especie en osos actuales ya ha sido reportado (Christiansen y Adolfssen, 2005; Christiansen, 2007b; Christiansen y Wroe, 2007) y puede deberse a varios factores. Entre estos se pueden citar las diferencias de tamaños debido a su distribución geográfica, el polimorfismo intrínseco a la especie, así como también diferencias causadas por el dimorfismo sexual (Grandal D'Anglade, 2010 y literatura allí citada). En el caso puntual de los materiales bajo estudio (y al igual que lo sucedido con los materiales craneales de *Smilodon*, ver más arriba), se descarta de lleno que el efecto del cociente entre los brazos de palanca del canino y del PM4 sobre la LCB pudiera influir debido a que estos valores son prácticamente idénticos en estos materiales (ver Anexo 2A). Por lo pronto, se puede mencionar que IC 1032 es

claramente más pequeño y está levemente deformado (ver Resultados), lo que puede resultar en una subestimación de las áreas de la musculatura involucrada y, por consiguiente, de las estimaciones de su fuerza de mordida.

Por otro lado, estudios de este tipo con osos fósiles del género *Arctotherium* fueron realizados por Soibelzon *et al.* (2014), con materiales de otra especie del género (*A. angustidens*). Sin embargo, estos autores tomaron como referencia que el valor de la fuerza isométrica máxima estimada generada por la musculatura en los mamíferos es de 30 N/cm² (o 300 kPa). En este trabajo (ver Materiales y métodos), así como otros muchos, se siguió un criterio diferente y se tomó este valor en 37 N/cm² (o 370 kPa) (para más detalles ver entre otros Christiansen y Adolfssen, 2005; Christiansen, 2007a,b; Christiansen y Wroe, 2007; Grandal-d'Anglade, 2010), por lo que estos datos lamentablemente no son comparables y deberían ser recalculados para tales fines.

Valores de fuerza de mordida craneal altos en relación a su masa corporal están generalmente vinculados a matar y procesar presas que son más grandes que el propio carnívoro, principalmente en cánidos, félidos y mustélidos que presentan dentición más carnífera (secodontia) que otros grupos (Christiansen y Wroe, 2007; ver también Wroe *et al.*, 2005; Soibelzon *et al.*, 2014). Sin embargo, este patrón (valores elevados de BF y BFQs) también se observa en animales más omnívoros (o con cierta tendencia a la herbivoría) que pueden alimentarse de materia vegetal dura y fibrosa, los cuales tendrán una dentición más molariforme (bunodontia o bunosecodontia), como es el caso de los osos, lo que puede llegar a complicar el panorama respecto a las inferencias sobre la biología de los osos fósiles (Christiansen y Wroe, 2007 y literatura allí citada; Soibelzon *et al.*, 2014 y literatura allí citada). Sin embargo, como ya fuera mencionado, MUARN SN es muy similar, tanto en sus valores de BF como de BFQs, a *Ursus arctos*, por lo que este oso podría ser un claro análogo viviente. En tal sentido, este oso omnívoro, que se alimenta de ítems de variado origen, ya sea vegetal, invertebrados, peces, pequeños

mamíferos entre otros, y que a su vez tiene la capacidad de alimentarse de carroña (principalmente de grandes mamíferos), presenta una marcada carnivoría (en particular la subespecie *U. a. horribilis*, el llamado oso grizzly, ver Dewey y Ballenger, 2002), predando a lo largo de su amplia distribución, ya sea ocasional o frecuentemente, sobre artiodáctilos de gran porte (Pasitschniak-Arts, 1993; Dewey y Ballenger, 2002; Christiansen, 2007b). Por tal motivo, un comportamiento similar se podría inferir para el oso extinto. Sin embargo, cabe aclarar que mayores estudios deberían hacerse al respecto, en particular teniendo en cuenta más cantidad de materiales de *A. tarjense* que se encuentren bien preservados, para determinar si los resultados aquí obtenidos son la norma para esta especie extinta o son datos anómalos.

Mandíbula y perfil de fuerza mandibular

Felidae

Tanto la masa corporal estimada así como las inferencias de presa potencial (típica y máxima) del material AC 896 (también de FC-DPV 1890, CGF 104, ver Manzuetti *et al.*, 2022a), asignado a *Panthera onca*, como de IC 1444, que corresponde a *Smilodon fatalis*, son congruentes con datos ya publicados para jaguares fósiles y “tigres dientes de sable”, respectivamente (Christiansen y Harris, 2005; Prevosti y Vizcaíno, 2006; Prevosti y Martin, 2013; Manzuetti *et al.*, 2018b, 2022a).

En particular, del material IC 1444 se destaca el valor de Zx/L , tomado posterior al m1 (ver Therrien, 2005b), de casi 0.48, el cual si bien es algo menor a otros ejemplares de esta especie, sigue siendo alto comparado con félidos actuales, lo que implica una mordida poderosa a la altura del carnicero (Therrien, 2005b), posiblemente vinculado a su técnica de caza (ver más arriba).

En líneas generales, todos los félidos se caracterizan por tener una sínfisis mandibular

fuerte, casi tanto o más fuerte que la rama mandibular a la altura del carnicero, lo que se traduce en una fuerza de mordida poderosa (Therrien, 2005a,b; Therrien *et al.*, 2016).

Sin embargo, la variación de los valores de Zx/Zy del canino pueden reflejar sutiles diferencias en su técnica de caza (Therrien, 2005b), inclusive dentro de la misma especie. Tal es el caso de las mandíbulas asignadas a *Panthera onca*. En el material CGF 104 (Zx/Zy canino 1.47) este valor no varía significativamente respecto a ejemplares actuales (Zx/Zy canino 1.43) (Therrien, 2005a), mientras que en FC-DPV 1890 este valor es aún mayor (Zx/Zy canino 1.56) (Fig. 13; Anexo 2B). Estos valores altos de Zx/Zy del canino estarían indicando que la mandíbula está mejor adaptada para soportar tensiones en sentido dorsoventral (con una fuerza de mordida poderosa en el canino) pero no tanto en sentido mediolateral (por ejemplo, las fuerzas generadas por una presa que se resista a la predación). Esto hace necesario que el carnívoro tenga que ser eficiente en su capacidad de restringir los movimientos violentos de la presa y evitar posibles lesiones, para así poder aplicar su poderosa mordida (Therrien, 2005a). Sin embargo, en el material AC 896 el valor de Zx/Zy al canino es de 1.08, lo que significa que la sínfisis mandibular está casi igualmente adaptada para soportar las cargas que se generan tanto en sentido dorsoventral como labiolingual. Esto es más similar a lo observado en otros panterinos (por ejemplo *P. leo*, *P. tigris*, *P. pardus*) que en los propios jaguares actuales (ver Therrien, 2005a). Por lo pronto, esto haría que en un hipotético escenario de cacería, si AC 896 fallara al inmovilizar de manera eficiente a la presa (y esta estuviera menos o poco restringida), su mandíbula podría soportar las tensiones que se originan debido a una presa que pelea. Esto le brindaría la posibilidad de poder mantenerla retenida con sus fauces para luego intentar inmovilizarla nuevamente, pero de manera más segura y definitiva. Esta particularidad no solo le otorga una significativa ventaja respecto de otros jaguares (ver por ejemplo FC-DPV 1890; CGF 104) sino que podría determinar la diferencia entre una cacería exitosa y un estómago vacío.

Asimismo, estas divergencias de los valores de Zx/Zy del canino en los diferentes félidos trae consigo aparejada otra diferencia, que implica la zona en la cual cada uno de ellos ataca durante la cacería. Mientras que, por ejemplo, *P. leo* mata a sus presas, generalmente tan o más grandes que el propio carnívoro, básicamente por asfixia (ya sea mordiendo en la zona de la tráquea o el hocico), *P. onca* lo hace generalmente mordiendo a través del cráneo (en la región de la nuca) o de las vértebras cervicales, a presas más pequeñas o similares a su talla (aunque de manera muy infrecuente puede matar por asfixia a presas más grandes), a veces con protección dura en esa zona (armadillos, tortugas, caimanes; Seymour, 1989; Therrien, 2005a; Del Moral-Sachetti *et al.*, 2011). Como fue mencionado, el valor del Zx/Zy del canino del material AC 896 no es coherente con aquellos de *P. onca*, ya sea actuales u otros fósiles reportados en esta tesis (por lo cual es poco probable que haya podido morder a través de hueso de manera eficaz), pero sí con otros panterinos actuales. Por lo pronto, se infiere tentativamente que este individuo podría haber desplegado una estrategia de caza más similar a la de estos últimos (o sea, matar por asfixia), en particular como *P. tigris* o *P. pardus* que son solitarios por contra a *P. leo* que es gregario, y no de la manera más comúnmente esperada para un jaguar.

Con respecto al material FC-DPV 2890 (*Leopardus pardalis*, ver Manzuetti *et al.*, 2022b), y comparado con ocelotes actuales, si bien se evidencian algunas diferencias en el valor de Zx/Zy del canino, lo más notorio puede ser un máximo en el intervalo pm3-pm4 en ocelotes actuales (un patrón de similares características, pero menos marcado, se evidencia también en *L. geoffroyi*) pero ausente en el material fósil (ver Fig. 14, ver Anexo 2B,C,D). Por otro lado, al compararlo con las especies de linceos norteamericanos actuales (de similar tamaño que el ocelote), el patrón observado puede ser interpretado, a grandes rasgos, como más semejante a lo constatado en *Lynx canadensis* (más que con *Lynx rufus*). Sin embargo, teniendo en cuenta lo escaso del material comparativo actual (tanto para el ocelote como para las dos especies de linceos el tamaño muestral es de un

ejemplar), no puede descartarse el hecho de que también se trate de un artificio de los datos, viéndose atenuada la variabilidad presente en estas especies. Por lo antes mencionado, mayores estudios deberían hacerse al respecto, en particular se debería aumentar el tamaño de la muestra comparativa para poder determinar la coherencia de los resultados aquí reportados, o si se está en presencia de un caso anómalo.

Por último, la variación de Zx/Zy a lo largo de la rama mandibular se mantiene relativamente constante en todas las mandíbulas de félidos estudiadas, como sucede en félidos actuales, coincidiendo con un claro patrón de que estos dientes se usaban exclusivamente para cortar la carne (Therrien, 2005a,b; Therrien *et al.*, 2016; ver también Anexo 2D,E).

Canidae

Con respecto a la mandíbula IC 192, asignada a *Dusicyon* cf. *D. avus*, las estimaciones de masa corporal así como de su presa típica (3-5 kg) y máxima (60 kg) son coherentes con resultados previos, lo que indicaría que este zorro habría consumido preferentemente mamíferos de pequeña a mediana talla (Prevosti y Vizcaíno, 2006; Prevosti *et al.*, 2009, 2011, 2015; Manzuetti, 2017; Prevosti y Forasiepi, 2018). Sin embargo, poco es lo que se sabe acerca de la estrategia de caza así como de la capacidad de procesar el alimento de este cánido, de amplia distribución a fines del Pleistoceno en Sudamérica (Argentina, Brasil, Chile y Uruguay, ver Prevosti *et al.*, 2009; 2011, 2015; Sillero-Zubiri, 2015a; Manzuetti *et al.*, 2018c; Prevosti y Forasiepi, 2018; Silva Rochefort y Root-Bernstein, 2021), pero extinto en épocas recientes (400-500 años atrás) posiblemente por una combinación de factores ambientales y humanos (Prevosti *et al.*, 2015; Prevosti y Forasiepi, 2018). Lamentablemente, su pariente más cercano, *D. australis*, el zorro endémico de las Islas Malvinas fue cazado hasta su extinción a fines del siglo XIX (Austin *et al.*, 2013; Sillero-Zubiri, 2015b; Prevosti *et al.*, 2015; Meloro *et al.*,

2017; Silva Rochefort y Root-Bernstein, 2021), por lo que no tiene parientes vivos. Sin embargo, información ecológica de este zorro insular indica que cazaba aves y se alimentaba también de mamíferos marinos (Meloro *et al.*, 2017; Prevosti y Forasiepi, 2018; ver también Austin *et al.*, 2013).

El perfil de fuerza mandibular realizado sobre el material IC 192 presenta un patrón bastante generalizado comparado con el de cánidos actuales de mediano-gran porte, entre ellos *Canis latrans*, *C. rufus*, *C. lupus*, *Lycaon pictus* y *Chrysocyon brachyurus* (Therrien, 2005a; Anexo 2B,C,D,E). Los cánidos se caracterizan en que la región de la sínfisis mandibular es comparativamente más débil que la rama mandibular a la altura del carnicero (Therrien, 2005a). Esto coincide en que IC 192 presenta un valor de Zx/L del canino menor respecto del Zx/L del carnicero, de lo cual se deduce que tenía una fuerza de mordida baja en el canino (en sentido dorsoventral), condición típicamente observada en mamíferos carnívoros que cazan en manada, los que dan una serie de mordidas superficiales a la presa para así poder debilitarla de manera paulatina (Therrien, 2005a; Therrien *et al.*, 2016). A su vez, los valores de Zx/Zy llegan a un valor mínimo en el canino (0.66), similar a *C. latrans* y *Ch. brachyurus*, en contraposición a los otros cánidos mencionados. Como este valor es significativamente menor a 1, implica que el Zy del canino es bastante mayor al Zx del canino (Anexo 2B), de lo cual se infiere que la mandíbula, en la región de la sínfisis, estaba mejor adaptada para soportar fuerzas en sentido labiolingual que dorsoventral, en particular aquellas derivadas de una presa capturada con su mandíbula, la cual pelearía por su vida. Asimismo, estos valores de Zx/Zy del canino son observados más frecuentemente en cánidos que se alimentan de presas de menor tamaño que él mismo (Therrien, 2005a). En la rama mandibular, el perfil Zx/Zy es bastante constante en los premolares, lo que coincide con dientes mejor adaptados para cortar carne, pero se evidencia un leve aumento de estos valores por detrás del intervalo pm4-m1, lo que estaría indicando algún tipo de capacidad de

procesar, hasta cierto nivel, alimento duro. Dicha variación no es tan extrema como en *C. rufus* o *C. lupus* y es mayor que en *L. pictus* o *Ch. brachyurus*, de manera similar a lo observado en *C. latrans* (Therrien, 2005a; Therrien *et al.*, 2016; ver Anexo 2B,C,D,E).

Por lo antes expuesto se puede inferir que, a falta de un pariente cercano de este zorro y teniendo en cuenta las restricciones propias de cada grupo, en base a los datos disponibles derivados de este estudio, *C. latrans* podría ser considerado, de manera preliminar, como un buen análogo viviente para intentar inferir dieta y actividad trófica del zorro extinto *D. avus*.

De similar talla y masa corporal que lo estimado para *D. avus* (Bekoff, 1977; Prevosti y Vizcaíno, 2006; Prevosti y Martin, 2013), el coyote es un predador oportunista (ya sea cazando solo, en pares o en grupos más grandes, pero mostrando menor capacidad de interacción social que otros cánidos; ver Bekoff, 1977; Fleming *et al.*, 2017). Este presenta una dieta muy variada que incluye ciervos, conejos, roedores entre otros (alrededor del 90% de su dieta son mamíferos), aves, anfibios, lagartijas, peces, crustáceos, insectos, así como variados elementos de origen vegetal y carroña de grandes mamíferos (Bekoff, 1977 y literatura allí citada). Esto es similar, en alguna manera, a los tipos y/o tamaños de presa inferidos para *D. avus* (ver más arriba; ver también Prevosti y Vizcaíno, 2006; Prevosti *et al.*, 2009; Prevosti y Martin, 2013; Prevosti y Forasiepi, 2018), por lo que estos cánidos podrían haber tenido una función equivalente en el ecosistema (principalmente en terrenos abiertos; ver Silva Rochefort y Root-Bernstein, 2021 y literatura allí citada), uno todavía vigente y el otro hasta su extinción en épocas recientes.

Por otro lado, cabe destacar que *C. latrans* ha ampliado su distribución significativamente en los últimos tiempos, expandiéndose por toda Norteamérica, e invadiendo más regiones de América Central, incluido ya el sur de Panamá (Bekoff, 1977; Hidalgo-Mihart *et al.*, 2004; Ramírez-Albores y León-Paniagua, 2015; Hody y Kays, 2018; Monroy-Vilchis *et al.*, 2020). Dicha expansión se ha visto favorecida por el cambio de ambiente debido a

actividades antrópicas (deforestación para dar paso a áreas abiertas para la agricultura, ganadería y caminería, lo que ha funcionado a manera de “corredor artificial” para su dispersión) y la declinación y/o remoción en algunas áreas de los predadores como el lobo, el puma o el jaguar (Ramírez-Albores y León-Paniagua, 2015; Hody y Kays, 2018; Monroy-Vilchis *et al.*, 2020). Actualmente, su única barrera natural para la entrada a Sudamérica es la selva del Darién (sur de Panamá y norte de Colombia) y la presencia del jaguar en este ambiente (Hody *et al.*, 2019; Monroy-Vilchis *et al.*, 2020). Sin embargo, solo parece cuestión de tiempo para que este ingrese a Sudamérica (ver Hody y Kays, 2018 y literatura allí citada) y que haya nuevamente un ecomorfo similar a *D. avus* (esta vez con el nombre de *Canis latrans*) en esta parte de América, con los consecuentes impactos sobre la ecología y las relaciones tróficas (por ejemplo sobre las poblaciones de roedores y pequeños herbívoros, así como también de diferentes zorros, entre otros), a una escala no vista en 500 años de ausencia de este formato de carnívoro en esta parte del subcontinente.

Finalmente, y al igual que lo sucedido con el cráneo MUARN SN (ver más arriba), mayores estudios deberían hacerse al respecto, en este caso teniendo en cuenta más cantidad de materiales de *D. avus* (o incluso *D. australis*). Asimismo, otros taxones silvestres de relativa similar talla pueden ser utilizados con fines comparativos y para ampliar el alcance de este estudio, como las diferentes especies de chacales (*Lupulella adustus*, *L. mesomelas*, *Canis aureus*), los zorros del género *Vulpes*, o el zorro sudamericano *Lycalopex culpaeus*, por citar alguna de ellas.

El perfil mandibular realizado sobre el material FC-DPV 777, asignado a *Lycalopex gymnocercus* (ver Manzuetti *et al.*, 2020a), si bien no difiere en gran medida de aquel de *L. gymnocercus* actuales y tampoco de *Cerdocyon thous* (ver Anexo 2C,D), se pueden hacer algunas puntualizaciones. Los valores de Zx/Zy en los premolares se mantienen bastante constantes en el material fósil, lo que indicaría que estos dientes estarían bien

adaptados para cortar carne (ver Therrien, 2005a). Lo mismo sucede, a grandes rasgos, en ejemplares actuales de estas especies, aunque estos muestran mayores oscilaciones en dichos valores, lo que puede estar vinculado a variaciones intraespecíficas más que a cambios en la capacidad de procesar el alimento. Por otro lado, los valores de Zx/Zy se incrementan abruptamente luego del intervalo m1-m2 en el ejemplar fósil. Si bien ese incremento (0.7 en el material fósil) se da en un rango similar a lo observado en *C. thous* (0.6 a 1, n=5) y no tanto como en *L. gymnocercus* actuales (0.3 a 0.5, n=5), esos valores no llegan a ser tan extremos como en *C. thous*, y si coinciden a grandes rasgos con aquellos de *L. gymnocercus* actuales (Anexo 2C). Dicho incremento implica algún tipo de capacidad de procesar alimento duro, como sucede en muchos cánidos, tanto vivientes como extintos (ver Therrien, 2005a). De lo antes expuesto se tiene que debido a que el perfil mandibular de *L. gymnocercus*, tanto actuales como fósiles, se solapa, en cierto modo, con el de *C. thous* (ver más arriba), se infiere una similar forma de procesar el alimento, propiciando así una mayor competencia entre estos zorros desde el Pleistoceno tardío hacia el presente. Por eso, cuando se encuentran en simpatría, se observa un cambio en el comportamiento en *L. gymnocercus* para prevenir la confrontación, y por consiguiente la competencia, con *C. thous* (Di Bitetti *et al.*, 2009; Moura Bubadué *et al.*, 2016). Por lo tanto se tiene un patrón de segregación espacio-temporal, siendo que *L. gymnocercus* es más abundante en terrenos abiertos en horarios diurnos, mientras que *C. thous* es más nocturno habitando a su vez en zonas más vegetadas (Lucherini y Luengos Vidal, 2008; Di Bitetti *et al.*, 2009; Porto y Rui, 2019).

Ursidae

Las estimaciones de masa corporal promedio para los ejemplares utilizados en esta tesis (IC 182 asignado a cf. *A. tarijense*, masa corporal 106 kg; CLS SN asignado a cf. *A. bonariense*, masa corporal 93 kg) no coinciden con los rangos estimados para las

dos especies de osos de rostro corto registradas en Uruguay (ver más arriba). Sin embargo, de manera similar que lo reportado para el cráneo, 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. Teniendo esto en cuenta, entonces la masa de estos individuos sería de 219 kg para el material IC 182 y de casi 190 kg para el material CLS SN (ver Anexo 3B), las cuales son compatibles con la masa inferida para estas especies.

Respecto al perfil mandibular realizado sobre CLS SN (IC 182 fue descartado porque la preservación del material no permitió realizar un análisis más exhaustivo, aunque vale aclarar que a grandes rasgos coincide con MUARN SN para esos intervalos, ver Fig. 16; ver más abajo) y sobre otros ya publicados (MNHN-P 229, *Arctotherium* sp.; MUARN SN, *A. tarijense*) se obtuvo que el Zx/Zy del canino es similar a 1 en CLS SN (1.1) y MNHN-P 229 (0.96), lo que indica una sínfisis mandibular bien adaptada para soportar cargas en ambos sentidos (dorsoventral y labiolingual). Esto ya ha sido evidenciado en osos fósiles del mismo género (*A. angustidens*, ver Soibelzon *et al.*, 2014; ver también Anexo 2E). Sin embargo, en el material MUARN SN este valor es extremadamente alto (1.9), mucho mayor que en osos actuales (a excepción de *Melursus ursinus*, aunque este es un caso particular, véase Christiansen, 2007b, Anexo 2E) y extintos (Soibelzon *et al.*, 2014) y también que en félidos actuales, aunque similar a lo observado por ejemplo en *Panthera atrox* (1.84, ver Therrien, 2005a). Respecto a este félido, esto podría estar indicando que debió de haber sujetado a la presa de algún modo, posiblemente con sus patas delanteras, debido a que la sínfisis mandibular era muy resistente a fuerzas dorsoventrales pero no tanto en sentido lateral (Therrien, 2005a). Asimismo, en base a estos valores de Zx/Zy para *P. atrox*, se propone que podría haber desplegado algún tipo de estrategia de caza cooperativa, formando grupos de dos o tres individuos (Therrien,

2005a). Sin embargo, debido al grado de encefalización del referido félido (Therrien, 2005a y literatura allí citada) y por las restricciones propias de cada linaje, la extrapolación de esta idea aplicada a los osos extintos debe ser tomada con precaución.

Otro patrón interesante a destacar es lo que sucede en la zona de los premolares. En el material MUARN SN hay un máximo marcado del valor del Zx/Zy en el intervalo pm3-pm4 y pm4-m1, como en osos actuales *Ursus arctos* y *U. thibetanus* (y en menor medida en *U. americanus*), y extintos como *A. angustidens* (ver Christiansen, 2007b; Soibelzon *et al.*, 2014; ver Fig. 16 y Anexo 2E), lo cual se interpreta como que tenía la capacidad para romper huesos (o alimentarse de ítems duros, ver Soibelzon *et al.*, 2014). Por otro lado, en CLS SN se observa una meseta en los valores de Zx/Zy en el intervalo pm3-pm4 y pm4-m1 (Fig. 17). Este patrón, en animales carnívoros, se evidencia por ejemplo en los hiénidos *Hyaena hyaena* y *Parahyaena brunnea* (y en diverso grado también en los osos *Tremarctos ornatus* y *Ailuropoda melanoleuca*, ver Christiansen, 2007b, Anexo 2E) con marcadas tendencias carroñeras (ver Therrien, 2005a). En MNHN-P 229, lamentablemente, no hay datos suficientes para determinar si en ese intervalo había una meseta o un pico.

Finalmente, en todos los ejemplares fósiles se observa que los valores de Zx/Zy de la rama mandibular aumentan levemente después de m1-m2, con un máximo posterior al m3, al igual que en *A. angustidens* (ver Soibelzon *et al.*, 2014), lo que sugiere un cierto grado de capacidad para romper huesos, o alimento duro, en esos locus.

Por lo antes expuesto, se puede inferir de manera preliminar que el material MUARN SN (asignado a *A. tarijense*), en base al perfil mandibular aquí analizado (y teniendo en cuenta también la correlación existente con los datos obtenidos para la fuerza de mordida del cráneo para este mismo espécimen, ver más arriba), podría haber evidenciado algún tipo de tendencia más cazadora que el ejemplar CLS SN (cf. *A. bonariense*), el cual podría haber sido algo más carroñero.

En tal sentido, algo parecido ocurre en la actualidad entre los dos taxones de osos norteamericanos: *Ursus arctos* y *U. americanus*. Cuando estas especies son simpátricas (hacia el noroeste de Norteamérica) la competencia entre ellas se ve limitada debido a varios factores, siendo uno de ellos las diferencias observadas en su dieta (Lariviere, 2001), y por ende en la forma en que esta es procesada. En tal sentido, en algunas regiones de su distribución (por ejemplo la zona suroeste del Yukón, sur y centroeste de Alaska) *U. arctos* es un predador activo (Pasitschniak-Arts, 1993; ver también Dewey y Ballenger, 2002; Christiansen, 2007b; ver más arriba), mientras que *U. americanus* presenta un consumo de alimento de origen animal bastante menor y, cuando lo hace, es principalmente en forma de carroña (Dewey y Kronk, 2007).

Un escenario de similares características respecto a las diferentes estrategias desplegadas para la obtención del alimento evidenciadas en estos osos actuales puede ser claramente extrapolable, siempre teniendo en cuenta las restricciones propias de cada linaje, para los osos extintos aquí estudiados, situación que posiblemente podría haber propiciado la potencial coexistencia de estas dos especies de *Arctotherium*, de similar porte, durante el Pleistoceno tardío en la región.

Otros grupos

Más allá de sutiles variaciones que no configuran un patrón evidente, posiblemente producto de simples variaciones intraespecíficas, el perfil de fuerza de la mandíbula de la comadreja fósil (FC-DPV 875, ver Manzuetti *et al.*, 2020b) es similar, en líneas generales, a lo observado en ejemplares actuales de *Didelphis* (en particular con *D. albiventris* más que con *D. marsupialis*, ver Anexo 2C,D). En tal sentido, hay que tener en cuenta que las distintas especies de *Didelphis* se diferencian principalmente por los caracteres externos, ya sea por su coloración, tipo de pelaje o tamaño corporal entre otros (McManus, 1974; Flores y Abdala, 2001; Lemos y Cerqueira, 2002; Ventura *et al.*, 2002; Rocha y Rumiz,

2010; Dias *et al.*, 2018). Sin embargo, a pesar de las diferencias existentes en tamaño y secundariamente en la forma para el cráneo y mandíbula (Astúa, 2015 y literatura allí citada; ver también Cerqueira y Lemos, 2000; Lemos y Cerqueira, 2002; Ventura *et al.*, 2002), así como también a nivel genético (Cervantes *et al.*, 2010), el plan corporal de los didélfidos de América es muy conservativo en sentido anatómico (Medellín, 1991; Cerqueira y Lemos, 2000; Astúa *et al.*, 2000; Flores y Abdala, 2001; Astúa, 2015; Amador y Giannini, 2016). Esta falta de especialización se refleja, entre otros, en su anatomía craneal y morfología dentaria (por ejemplo el formato de molariforme de los didélfidos es solo una pequeña modificación de un patrón más ancestral ya encontrado en metaterios cretácicos; ver Amador y Giannini, 2016 y literatura allí citada), y puede estar influenciada por varios factores como el tipo de alimentación (Chemisquy y Martin, 2016 y literatura allí citada) y el tiempo de divergencia que poseen las especies presentes en América del Sur (Dias y Perini, 2018).

Por último, la mandíbula asignada a *Lontra* sp. (IC 1482) tampoco difiere en gran medida, ya sea en su estimación de masa corporal (Lariviere, 1999) o perfil de fuerza mandibular (ver Anexo 2C,D), de ejemplares actuales. Sin embargo, sobre el primer punto (la masa corporal), está puede estar algo sobreestimada, algo ya reportado en este grupo al usar ecuaciones generales para carnívoros (Manzuetti, 2017). Más allá de esto, teniendo en cuenta lo fragmentario del material fósil, no se pueden hacer mayores inferencias al respecto.

Otros materiales importantes

Puma concolor y *Panthera onca*

Tanto el puma como el jaguar son los mayores mamíferos de dieta carnívora en la actualidad en el continente (Currier, 1983; Seymour, 1989). Mientras que *Panthera onca* se distribuye en todas las unidades geológicas que corresponden netamente al Cuaternario continental en Uruguay (Formación Sopas, Dolores y Libertad), hasta el momento *Puma concolor* presenta una distribución más acotada, habiéndose registrado solo al norte del país, en la Formación Sopas (Ubilla, 1985; Ubilla y Martínez, 2016; Manzuetti, 2017; Manzuetti *et al.*, 2022a,c). En tal sentido, la importancia del material IC 256 (asignado a cf. *P. concolor*), aunque fragmentario, radica en que este aumenta la distribución fósil de este felino aproximadamente unos 400 km hacia el sur del país (cuenca del Río Santa Lucía, Formación Dolores).

Por otro lado, el material IC 188 (ver también AC 896, así como CGF 104 y FC-DPV 1890; ver Manzuetti *et al.*, 2022a), asignado a *Panthera onca* (cf. *Panthera onca*, masa corporal 140 kg), tiene un tamaño mayor a lo frecuentemente registrado en jaguares actuales (80-100 kg, Seymour, 1989; Juliá *et al.*, 2000). 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; Diaz, 2010; Morales-Mejía *et al.*, 2010), lo que posiblemente esté sugiriendo o vinculado a un cambio en su dieta, de consumir presas grandes a más pequeñas (Hayward *et al.*, 2016 y literatura allí citada; ver también Manzuetti *et al.*, 2022a). Estos materiales corroboran la idea de que los jaguares finipleistocénicos tenderían a ser, promedialmente, más grandes que los ejemplares vivientes.

La presencia de pumas y jaguares en el Pleistoceno tardío habría sido determinante a la hora de controlar los niveles poblacionales de las diferentes presas, particularmente de mediano porte, para así contribuir al mantenimiento de la estructura trófica, tal como lo

hacen en la actualidad (entre otros Currier, 1983; Seymour, 1989).

Smilodon

El género *Smilodon*, exclusivo de las Américas, se encontraba representado en el continente para el Pleistoceno tardío por dos de sus tres especies: *S. fatalis* en Norteamérica y también en el 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 *A. dirus*) sobre la costa pacífica durante el Lujanense (Kurtén y Werdelin, 1990; Soibelzon y Prevosti, 2007, 2013). Por otro lado, *S. populator*, endémico de América del Sur, es el más frecuentemente hallado en el continente, 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, 2013; Shockey *et al.*, 2009; Prieto *et al.*, 2010; Chahud, 2020; Manzuetti *et al.*, 2020c). Esto ha llevado a interpretarse como una distribución de tipo alopátrida entre estos félidos, con la Cordillera de los Andes actuando como una barrera de dispersión (Kurtén y Werdelin, 1990; Turner y Antón, 1997; Soibelzon y Prevosti, 2007, 2013; Castro y Langer, 2008; Prieto *et al.*, 2010). Sin embargo, recientemente fue publicado un cráneo perteneciente a *S. fatalis* para el norte de Uruguay (CBM 13, Formación Sopas), lo que no solo desacredita esta idea sino que también amplía su distribución fósil en unos 5000 km hacia el sureste (ver Manzuetti *et al.*, 2018b). En tal sentido, los nuevos hallazgos aquí reportados, en particular el material FC-DPV 3362, corroboran la potencial coexistencia entre estos taxones durante el Pleistoceno tardío en esta parte del continente.

Sobre este punto, es imperioso hacer hincapié en las diferencias anatómicas, la mayoría de estas a nivel craneal, que existen entre *S. populator* y *S. fatalis*. 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 (en *S. fatalis* la cresta lambdoidea configura una trayectoria rectilínea que confluye en el mismo plano que el proceso mastoideo). Esto trae aparejado una serie de cambios, como una reubicación de la musculatura de la región occipital y un posicionamiento diferente de la cabeza en estas especies, más elevada en *S. fatalis* y más baja en *S. populator* (ver Kurtén y Werdelin, 1990).

En base a estas dos últimas características, el material FC-DPV 3362 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* (al igual que lo sucedido con el material CBM 13, ver Manzuetti *et al.*, 2018b). En este sentido, esta misma variación craneal ya ha sido constatada en otros ejemplares de *S. fatalis*, particularmente entre los registrados en Talara (Perú), lo que supone una diferenciación entre estas poblaciones y las norteamericanas de *S. fatalis* (Kurtén y Werdelin, 1990). Por lo antes expuesto, las variantes craneales aquí reportadas (FC-DPV 3362, CBM 13; ver también ACP de IC 1444) presentan características más consistentes con aquellas observadas en la subpoblación de *S. fatalis* registrada en Talara (Perú) que con el linaje netamente norteamericano. En tal sentido, esto puede llegar a interpretarse como diferencias a nivel intraespecífico entre estas poblaciones de *S. fatalis* o, como fuera mencionado vagamente por Kurtén y Werdelin (1990), como mucho, diferencias a nivel subespecífico. Teniendo en cuenta el lapso temporal que abarcan las localidades y/o unidades donde fueron hallados estos materiales (13-14 ka para Talara, Perú; 60-25 ka para la Formación Sopas; 30-7 ka para la cuenca del Río Santa Lucía, Formación Dolores, ver Churcher, 1966; Ubilla *et al.*, 2016, 2018; Manzuetti *et al.*, 2018b) y el amplio rango de distribución geográfico observado (por más de 5000 km a lo largo de

Sudamérica), no se puede descartar, y se debería considerar seriamente la posibilidad de que se pudiera estar en presencia de dos subespecies de *S. fatalis*, una variante de origen puramente norteamericana y, a partir de esta, otra que habría comenzado a diferenciarse en Sudamérica.

Si bien previamente fueron reportados de manera tentativa otros materiales asignados a *S. fatalis* para la Formación Dolores (MLR 360, quinto metacarpiano derecho, ver Manzuetti, 2017), este configura el primer registro debidamente documentado de esta especie en esta unidad. Asimismo, amplía su paleodistribución en unos 400 km más hacia en sur en el continente. Finalmente, teniendo en cuenta estos hallazgos, no se puede descartar que algunos materiales previamente asignados a *S. populator* en la región extra Andina en Sudamérica puedan no pertenecer a este taxón sino a *S. fatalis*, por lo que una revisión de los materiales de este género es necesaria (Manzuetti *et al.*, 2018b).

Protocyon troglodytes

El material FC-DPV 3168, asignado a cf. *P. troglodytes*, corresponde a un individuo de gran porte (en particular sus molares), muy cerca de los valores máximos reportados para la especie (Cartelle y Langguth, 1999; Prevosti *et al.*, 2009; Prevosti y Schubert, 2013; Faure y Guérin, 2014). En tal sentido, la masa máxima estimada para este ejemplar fue de 40 kg (con un promedio de casi 37 kg), bastante mayor al rango conocido para la especie (15-30 kg) (Prevosti *et al.*, 2009; Prevosti y Forasiepi, 2018 y literatura allí citada), y su presa máxima estimada fue de casi 350 kg (ver Resultados; Anexo 3B).

Este cánido hipercarnívoro, de gran distribución durante el Pleistoceno tardío en Sudamérica (Argentina, Uruguay- hasta el momento solo en la Formación Sopas-, Bolivia, Brasil, Ecuador y Venezuela) (Cartelle y Langguth, 1999; Prevosti *et al.*, 2005, 2009; Prevosti y Schubert, 2013; Prevosti y Forasiepi, 2018 y literatura allí citada), tenía un potencial para cazar mamíferos de mediano porte (Oliveira *et al.*, 2005; Perini *et al.*, 2009;

Prevosti *et al.*, 2009), habiendo competido hacia fines del Pleistoceno con otro cánido de gran porte como lo fue *Aenocyon (Canis) dirus* y potencialmente con *S. populator* (ver más abajo; Bocherens *et al.*, 2016; Dantas *et al.*, 2021).

Lycalopex gymnocercus

El zorro de campo *L. gymnocercus* es una de dos especies de zorros de pequeño porte (la otra es *Cerdocyon thous*, el zorro de monte o zorro cangrejero) que habita actualmente en Uruguay, coexistencia que también sucedió durante el Pleistoceno tardío en nuestro territorio (ver Manzuetti *et al.*, 2018c, 2020a; Perea *et al.*, 2021c). Al igual que lo sucedido con el puma y *S. fatalis* (ver más arriba), la distribución fósil de *L. gymnocercus* se restringía a la Formación Sopas, norte de Uruguay (Ubilla y Martínez, 2016; Manzuetti *et al.*, 2020a). Si bien previamente se discutió la potencial presencia de este cánido en rocas finipleistocénicas del sur de Uruguay (ver Manzuetti, 2017), estos materiales (FC-DPV 3093, IC 737) son sus primeros indicios fehacientes fuera de la Formación Sopas y extienden dicha distribución en unos 400 km hacia el sur y sur-oeste en el país (ambos en la Formación Dolores).

Estos nuevos registros de *L. gymnocercus*, cuyo hábitat varía desde preferentemente áreas abiertas a eventualmente zonas forestadas (Lucherini y Luengos Vidal, 2008), ayudan a caracterizar aún más el paleoambiente de las unidades cuaternarias continentales de Uruguay, al tiempo que constatan la relativa gran abundancia de estos cánidos durante el Pleistoceno tardío del país (ver Manzuetti *et al.*, 2016, 2019b, 2020a).

Arctotherium

Como fuera mencionado previamente, el género *Arctotherium* comprende cinco especies de las cuales dos de ellas están registradas en Uruguay. En particular, *A. tarijense* está registrado solo en la Formación Dolores (Soibelzon, 2002, 2004; Soibelzon

et al., 2005; Ubilla y Martínez, 2016; Manzuetti, 2017), mientras que *A. bonariense* en la Formación Libertad y la Formación Sopas (Corona *et al.*, 2012; Ubilla y Martínez, 2016). En tal sentido, el material CPG 66-1 (cf. *A. tarijense*), no solo es el primer registro de este oso en la Formación Sopas, sino que también corrobora la coexistencia de ambas especies en la misma unidad geológica. Por otro lado, el material CLS SN (cf. *A. bonariense*), en caso de confirmarse su procedencia estratigráfica (preliminarmente asignado a rocas de la Formación Dolores), comprobaría la presencia de este oso en todo el Cuaternario continental en Uruguay.

Estos osos de rostro corto, según varios estudios de tipo morfológicos, biomecánicos (ver más arriba), de patologías dentarias e isótopos estables, entre otros, habrían sido los animales menos carnívoros en el conjunto de mamíferos carnívoros fósiles registrados en el país, aunque mayoritariamente habrían podido consumir materia de origen animal (ver más arriba), por lo que se sugiere que fue un tipo de animal 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 porte, no solo podría haber cazado a sus presas, 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 (cleptoparasitismo) o inclusive podría haber consumido carroña (ver más arriba; 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).

Didelphis albiventris

Respecto a su esqueleto poscraneal, y al igual que sucede con cráneo y dentición (ver más arriba), en líneas generales, también presenta un plan bastante generalizado (Cozzuol *et al.*, 2006 y literatura allí citada). Debido a esto, las especies del género

Didelphis son capaces de presentar una amplia variedad de patrones de locomoción, ya sea de tipo arborícola, terrestre, acuático o una combinación de estos (Szalay, 1994; Argot, 2001; de Muizon y Argot, 2003; Cozzuol *et al.*, 2006; Flores, 2009), aunque también se han evidenciado ciertas preferencias en dichos hábitos locomotores (ver Anexo 6).

A grandes rasgos, el material CPG 80-1-2 presenta una morfología (por ejemplo el puente supracondilar bastante recto, fosa olecraneana relativamente profunda, morfología del capítulo) de locomoción generalizada para comadreas terrestres con hábitos trepadores de tipo escansorial (Argot, 2001; Flores, 2009; Vezzosi *et al.*, 2017). Esto se ve reflejado claramente en los índices obtenidos a partir de los elementos óseos analizados (Anexo 6). Por tal motivo, y al igual que sucede con las especies de *Didelphis* actuales, se infiere para este ejemplar un hábito de locomoción claramente terrestre con habilidades escansoriales.

Huesos largos varios

Como se vio anteriormente, dependiendo de su estado de preservación, una de las pocas maneras concretas para poder determinar taxonómicamente restos de mamíferos, tanto actuales y más aún fósiles, es a través del cráneo y dentición asociada. Otras veces, esto puede suceder a partir de elementos del poscráneo, si es que estos poseen características diagnósticas (forma general del hueso, de la diáfisis, inserciones musculares, entre otros) que permitan su identificación (Morales-Mejía *et al.*, 2010; Morales-Mejía y Arroyo-Cabral, 2012) (por ejemplo ver Resultados: FC-DPV 3093, IC 737, CPG 80-1-2).

Sin embargo, hay que tener en cuenta que en algunos casos la morfología de estos elementos, los huesos largos, pueden no presentar diferencias marcadas, haciendo muy difícil su asignación taxonómica a una determinada especie. Esto se observa con mayor frecuencia en animales con similar hábito locomotor o estrategia de vida (más aún si

pertenecen a linajes cercanamente emparentados), presentando, por así decirlo, un patrón más bien generalizado de su esqueleto apendicular.

Esto se ve claramente reflejado en los huesos largos de *Smilodon*, en particular los húmeros (7 en total) lo que *a priori*, en base a la abundancia relativa de estos elementos y otros estudiados en esta tesis, hace pensar que *Smilodon* fue un animal bastante frecuente durante el Pleistoceno tardío en el país.

Smilodon populator se distingue de *Smilodon fatalis*, aparte de por el mayor desarrollo corporal (220-360 kg contra 160-280 kg, ver Christiansen y Harris, 2005), por algunas características craneales (ver más arriba). Respecto al poscráneo, más allá de algunas diferencias identificadas en la forma y proporciones de sus metacarpos (Kurtén y Werdelin, 1990), comparten, a grandes rasgos, un plan corporal bastante generalizado (ver Manzuetti, 2017; Manzuetti *et al.*, 2018b).

En líneas generales, más allá de sutiles diferencias en tamaño (todos se encuentran entre los 34-36 cm de largo), los húmeros tenidos en cuenta en esta tesis son prácticamente iguales entre sí, no pudiendo asignarse a ninguna de las dos especies registradas en Uruguay. Estos presentan un desarrollo bastante considerable al ser comparados con félidos actuales como *Puma concolor* o *Panthera onca*, y también con otros extintos como *P. atrox* o inclusive *S. gracilis*, más que nada en términos de robustez (ver Resultados; ver también Merriam y Stock, 1932; Méndez-Alzola, 1941; Meachen-Samuels y Van Valkenburgh, 2010). Esto se debe a que se infiere que estos huesos tenían un rol activo durante la caza, tumbando, sujetando y restringiendo la movilidad de la presa, para luego despacharla con sus caninos (Akersten, 1985; ver más arriba).

Respecto a los ACP realizados sobre estos elementos, si bien indicarían una cierta afinidad con *S. fatalis* (ver Resultados; Anexo 4A), en este caso estos análisis deben ser tomados con mucha cautela. Esto se debe principalmente al bajo tamaño muestral, en base a datos publicados, de *S. populator* (n=4) respecto a *S. fatalis* (n=10) (problemática

que ya ha condicionado otros estudios a lo largo de los años, ver Kurtén y Werdelin, 1990), y a la poca cantidad de variables involucradas en el estadístico (solo se comparan 3 variables para este estudio, nuevamente debido a los pocos datos disponibles en la bibliografía). Por otro lado, existe una clara superposición de los morfoespacios en estas especies para estos elementos esqueléticos y algunos de estos materiales (CJG SN, CRB 27, CRB 28) están cerca del límite de dichos morfoespacios (ver Anexo 4A).

Esto hace suponer que al mejorar la matriz de datos (teniendo en cuenta más ejemplares de *S. populator* y más variables para comparar) el resultado obtenido podría ciertamente verse modificado. Asimismo, el análisis de cluster tampoco ofrece resultados concluyentes, agrupando a los elementos bajo estudio entre ellos mismos, más que con *S. fatalis* o *S. populator*. En este sentido, además de mejorar la matriz de datos utilizados, no se descarta que la utilización de otros estadísticos (por ejemplo un análisis discriminante), muy posiblemente puedan brindar mayor información y/o determinar resultados con mejor grado de certeza que los aquí presentados para estos materiales puntuales.

Por otro lado, si bien las estimaciones de masa corporal no determinan en ningún caso la asignación taxonómica de una especie, si aportan elementos para la discusión. En tal sentido, al estimar la masa corporal de los individuos a partir de estos húmeros, solo uno (IC 1064, 216 kg) queda en el rango de masa esperado solo para *S. fatalis* (pero cercano al valor mínimo del rango de *S. populator*), estando el resto de los materiales en el rango de masa compartido por ambas especies (ver Anexo 3B).

Diferente es el caso del fémur IC 654 (masa estimada 238.8 kg), al igual que la mandíbula IC 1444 (176 kg), y en menor medida el de la tibia IC 652 (masa 174.8 kg) asignados todos estos materiales a *Smilodon fatalis* (ver Resultados). Si bien tampoco hay características anatómicas que permitan una clasificación fehaciente, los análisis multivariados (más robustos que en el caso de los húmeros por involucrar mayor cantidad

de materiales comparativos y variables estudiadas, ver Anexo 4A) permiten, con diferente grado de certeza, asociarlos de alguna manera a dicha especie de félido, básicamente por tamaño (en particular por la robustez de los mismos). Asimismo la masa corporal estimada, en dos de estos materiales, cae en el rango conocido solo para *S. fatalis*.

No obstante, bajo un panorama de similares características, Manzuetti (2017) discutió la posibilidad de que ante la presencia de este tipo de materiales de asignación dudosa, en lugar de ser asignados a *S. fatalis* pudieran ser considerados como ejemplares hembra de *S. populator*.

Muchas veces a falta de características morfológicamente diagnósticas, y dependiendo del grupo de estudio, el tamaño de los huesos, puede ser un factor válido para asignar específicamente los restos, en este caso teniendo como referencia exclusivamente variables métricas (Labarca *et al.*, 2008; ver también Manzuetti, 2017). Esto se aplica siempre y cuando se trate de animales adultos con poco dimorfismo sexual.

Los félidos actuales presentan un gran dimorfismo entre sexos, particularmente para la masa corporal, debido a múltiples factores (Martínez *et al.*, 2014). Esto se aplica también a algunos félidos extintos, por ejemplo *P. atrox* (Meachen-Samuels y Binder, 2010). Sin embargo, diversos estudios del tema han determinado que *Smilodon* presentaba cierto grado de dimorfismo sexual pero a un nivel mucho menor que el de los félidos actuales (Kurtén y Werdelin, 1990; Meachen-Samuels y Binder, 2010; Christiansen y Harris, 2012), por lo que puede ser considerado como marginal a efectos prácticos.

Por tal motivo, se propone que 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* (ver también Manzuetti, 2017 y literatura allí citada).

Sin embargo, lo anteriormente expuesto no puede tomarse como regla general, al menos no en todos los grupos de estudio. Tal es el caso de los materiales de huesos largos asignados a *Arctotherium* sp. (CPG 62-9). Los Ursidae son animales que presentan un

marcado dimorfismo sexual por tamaño, siendo el macho de la especie considerablemente más grande que la hembra (a veces más del doble de tamaño; ver Pasitschniak-Arts, 1993; Dewey y Myers 2005). Esto se aplica tanto en ejemplares actuales como extintos, al tiempo que se hace más notorio cuanto más grande es la especie involucrada (Torres, 1989; Grandal d'Anglade, 1993; Soibelzon, 2002; Stucchi y Figueroa, 2013; García Vázquez, 2015 entre otros). Esto claramente complica los estudios de diversa índole llevados a cabo sobre estos animales, como por ejemplo sistemáticos, anatómicos, entre otros (ver Soibelzon, 2002 y literatura allí citada).

La asignación a nivel de especie en el género *Arctotherium* se basa principalmente en caracteres de cráneo y dentición (ver Soibelzon, 2002, 2004). Hasta el momento, pocos son los materiales referidos en publicaciones donde se presenten datos de cráneo con poscráneo asociado, entre ellos el fémur (ver Soibelzon y Tarantini, 2009; Trevisan, 2021). En ese sentido, según datos de Soibelzon y Tarantini (2009) este material es más grande que el rango de medidas presentado para *Tremarctos ornatus* pero bastante más pequeño que *Arctotherium angustidens*, *A. bonariense* y *A. tarijense*. Según Trevisan (2021) es más grande que *A. wingei* y más pequeño que *Arctodus simus* y *A. pristinus*, estando en el rango de medidas de *Tremarctos floridanus*. Sin embargo, cabe aclarar que el tamaño muestral de algunas especies, en particular *A. bonariense* y *A. tarijense* es de un solo individuo, lo que sumado al dimorfismo sexual ya mencionado, hace que una identificación más precisa que a nivel genérico de estos materiales sea compleja.

Por último, el material FC-DPV 3044 corresponde a un distal de húmero de un cánido de gran porte. Si bien no se pudo determinar de manera certera su taxonomía, resulta interesante discutir la implicancia de este hallazgo en el contexto de los grandes mamíferos carnívoros del Pleistoceno tardío en el territorio uruguayo.

Este material difiere tanto en tamaño como en anatomía (ver Resultados; ver también Cartelle y Langguth, 1999; Perini *et al.*, 2009) con lo observado para un cánido silvestre

como *Chrysocyon brachyurus* (el cual de momento no tiene registro fósil en Uruguay) y con *Protocyon troglodytes*, un cánido extinto de fines del Pleistoceno de Sudamérica, registrado en el país (Formación Sopas, norte de Uruguay) (Prevosti *et al.*, 2009).

Como ya fuera mencionado oportunamente (ver Resultados), este material es comparativamente similar, aunque de un tamaño levemente más pequeño, con aquellos de *Aenocyon (Canis) dirus* (ver Hodnett *et al.*, 2009), aunque también se encuentra en el rango de tamaños de *Theriodictis* sp. (Prevosti, Com. pers.).

Con relación a *A. (C.) dirus*, este cánido hipercarnívoro de unos 51 kg promedio (rango de masa corporal de 30-70 kg), tuvo una larga historia evolutiva y amplia distribución geográfica en Norteamérica durante el Pleistoceno (Maldonado-Koerdell, 1953; Dundas, 1999; Prevosti y Rincón, 2007; Tedford *et al.*, 2009; Prevosti y Forasiepi, 2018; Ruiz-Ramoni y Montellano-Ballesteros, 2019). Ya para fines del Pleistoceno tardío es encontrado en Sudamérica, en algunos yacimientos de Bolivia, Perú y Venezuela, pero con una significativa menor frecuencia (Dundas, 1999; Prevosti y Rincón, 2007 y literatura allí citada; Prevosti y Forasiepi, 2018). Sin embargo, es importante mencionar que, junto con este cánido, también habitó en Sudamérica, más precisamente en la región pampeana argentina, una forma algo más pequeña (30-38 kg), morfológicamente similar y cercanamente emparentada (a tal punto que es considerada como la misma especie, ver Berta, 1988; Prevosti, 2006), denominada *Canis nehringi*, la cual solo es conocida por su holotipo (el cual consta de cráneo, mandíbula y tibia; ver Dundas, 1999; Pasquali y Tonni, 2004; Prevosti y Rincón, 2007; Prevosti y Forasiepi, 2018).

Por otro lado, *Theriodictis platensis* (36 kg promedio, rango de 30-50 kg) fue otro de los grandes cánidos hipercarnívoros que habitó Sudamérica, en este caso durante el Ensenadense en la región pampeana (Prevosti y Palmqvist, 2001; Prevosti *et al.*, 2004; Soibelzon y Prevosti, 2007; Prevosti y Forasiepi, 2018). Otros materiales (M1 aislado) del Pleistoceno de Brasil (Río Grande del Sur) fueron asignados tentativamente a esta

especie, aunque carecen de contexto estratigráfico preciso (Hadler *et al.*, 2004).

En particular, más allá del buen registro fósil de *A. (C.) dirus* es relativamente poco lo publicado acerca del esqueleto poscraneal de este animal, en referencia a lo descriptivo (ver Hodnett *et al.*, 2009). Merriam (1912) presenta lo que tal vez sea el trabajo más extenso sobre este cánido, de materiales procedentes de Rancho La Brea (California, Estados Unidos; Pleistoceno tardío), pero brinda muy pocos detalles acerca de la anatomía de este hueso, haciendo hincapié solo en resaltar la similitud con aquel del lobo actual, *Canis lupus*, aunque de contextura más masiva y robusta que este último (ver Hodnett *et al.*, 2009).

Asimismo, no hay ninguna descripción de materiales que incluyan poscráneo de *Theriodictis* siendo las únicas, y pocas, disponibles referidas a cráneo y algo de dentición (ver Prevosti y Palmqvist, 2001; Prevosti *et al.*, 2004). En tal sentido, en Prevosti y Palmqvist (2001; ver también Prevosti y Forasiepi, 2018) se menciona que el poscráneo de *Theriodictis* tiene características de animales corredores que cazan en manada, como *Canis lupus* o *Lycaon pictus*, entre otros (estrategia potencialmente compartida también por *A. (C.) dirus*, ver Prevosti y Vizcaino, 2006 y literatura allí citada).

De manera meramente especulativa, si este material perteneciera a *A. (C.) dirus*, implicaría ampliar su paleodistribución de manera significativa hacia el sur-este (unos 1700 km desde los yacimientos ubicados en Tarija, obviando los registros pampeanos de *C. nehringi*), al tiempo que si perteneciera a *Theriodictis*, aparte de la extensión de su distribución fósil (en este caso por fuera de la región pampeana), su biocrón se vería significativamente ampliado, llegando hasta el Pleistoceno tardío. Sin embargo, a falta de datos fehacientes y acceso a materiales comparativos para mejorar la asignación taxonómica aquí presentada, lo más parsimonioso es considerar a este material como indeterminado, pero haciendo énfasis en la aparente similitud preliminar con *A. (C.) dirus*. Sin embargo, sin importar su afinidad taxonómica (ya sea *A. (C.) dirus* o *Theriodictis*), se

trataría de un tipo de cánido no registrado previamente en el territorio uruguayo, lo que agrega una forma hasta ahora no descrita y desconocida de mamífero carnívoro para el Pleistoceno tardío del país.

Este ejemplar tenía una masa corporal estimada en unos 34 kg, con la capacidad de cazar sobre presas de alrededor de 15-30 kg como mínimo hasta los 300 kg como máximo (muy similar a las inferencias realizadas por Prevosti y Vizcaíno (2006) para *C. nehringi*). Las principales presas de este cánido, registradas en la Formación Sopas, habrían sido *Morenelaphus* spp., *Lama (Vicugna)* sp., y *Ozotoceros*, entre otros. Sin embargo, asumiendo de que el ejemplar FC-DPV 3044 podría haber desplegado una estrategia de cazador en manada en terrenos abiertos, tal como se infiere para *C. nehringi* (Prevosti y Vizcaíno, 2006 y literatura allí citada), no se puede descartar que hayan podido predar sobre presas de mayor porte (tal como sucede en cánidos salvajes actuales, ver Radloff y DuToit, 2004) como por ejemplo *Equus neogeus* o *Hippidion principale*, también de terrenos abiertos (y encontradas en la Formación Sopas) (Ubilla y Martínez, 2016). Todo esto lo hace un directo competidor con *Procyon troglodytes*, otro cánido de gran porte registrado en Uruguay (ver más arriba). Por otro lado, este comportamiento social, al igual que lo que se infiere para *P. troglodytes* (ver Bocherens *et al.*, 2016), si es que el número de la manada es el indicado, les habría facilitado defenderse de otros carnívoros de mayor tamaño que podrían haberlos atacado, ya sea para arrebatárselos su comida o potencialmente para predar sobre ellos (por ejemplo *Smilodon* o *Arctotherium*) (Prevosti y Vizcaíno, 2006 y literatura allí citada).

Un caso particular de estudio: patologías en el registro fósil

Un temática interesante de abordar es el de los materiales de *Smilodon* con signos de paleopatologías (IC 936, CLR SN). Huesos con rastros de patologías o traumas óseos en el registro fósil, al margen de que no son tan comunes (ver Antón, 2013), son muy

útiles e informativos, más precisamente a la hora de determinar la condición sanitaria de un individuo e incluso poblaciones enteras, según el contexto (Llorens, 2000; de Souza Barbosa *et al.*, 2017).

Sin embargo, cabe destacar que el estudio de las paleopatologías es un tema cuyo análisis e interpretación debe ser realizado con mucho cuidado debido a que algunas veces se hace difícil poder diferenciar entre estas y alteraciones de diverso origen (por ejemplo tafonómico), lo que puede llevar a la confusión (de Souza Barbosa *et al.*, 2019).

Respecto a mamíferos carnívoros extintos existe una buena cantidad de literatura referida al tema, principalmente en cánidos, úrsidos y félidos (ver por ejemplo Shermis, 1983; Etxebarria y Pinto, 2001; Salesa *et al.*, 2014; Soibelzon *et al.*, 2014; Brown *et al.*, 2017; ver también Campillo, 1993; Antón, 2013; Werdelin *et al.*, 2018).

En este caso puntual, ambos materiales muestran claros indicios de presentar fracturas óseas causadas por traumas físicos. En tal sentido, Brown *et al.* (2017) estudiaron la distribución de los traumas físicos en *Smilodon fatalis* de Rancho La Brea y concluyeron que las zonas más afectadas en este carnívoro eran principalmente la columna vertebral y la cintura pectoral. Otros huesos con marcada prevalencia de traumatismos son el húmero y el esternón (ver Antón, 2013 y literatura allí citada).

Sin embargo, la frecuencia de traumas observados en el radio es bastante baja (Brown *et al.*, 2017), al tiempo que el tipo de lesión es diferente. En este se destaca principalmente un tipo de lesión llamado exostosis (Werdelin *et al.*, 2018), que resulta en una calcificación de una herida (desgarro) a nivel muscular o de los tendones, con la consecuente inflamación y posiblemente renguera (Salesa *et al.*, 2014). Este tipo de lesiones está principalmente relacionado a un alto grado de tensión y/o estrés mecánico al que está sometido el hueso (ver Salesa *et al.*, 2014), pudiendo, en líneas generales, originarse a partir de esfuerzos repentinos o muy continuados en el tiempo (Campillo, 1993).

El tipo de traumas (fracturas) aquí reportados podrían haberse originado de manera

accidental o haber sido provocados por otro animal (ver Werdelin *et al.*, 2018 y literatura allí citada). En la actualidad, la hipótesis más aceptada es aquella que indica que *Smilodon* era un activo cazador por sobre las que lo posicionaban como un animal estrictamente carroñero (ver más arriba; ver también Antón, 2013 y bibliografía allí citada para una revisión más detallada sobre el tema).

En referencia a esto, las lesiones aquí reportadas podrían haberse originado durante la cacería de la presa, particularmente en la instancia cuando esta se defendiera del ataque de *Smilodon*. Sus potenciales presas serían los grandes herbívoros como por ejemplo camélidos y équidos, armadillos gigantes y pequeños gliptodontes, así como megamamíferos (perezosos terrestres, toxodontes) (ver Prevosti y Vizcaíno, 2006; Prevosti y Martin, 2013; Bocherens *et al.*, 2016; ver también Prevosti y Forasiepi, 2018; Manzuetti *et al.*, 2020c).

Eventualmente, no se puede tampoco descartar la competencia con otros carnívoros (incluida la competencia intraespecífica) (ver Antón, 2013; Chimento *et al.*, 2019; Manzuetti *et al.*, 2020c). En tal sentido, hacia el Pleistoceno tardío en Sudamérica, *Smilodon* coexistió con otros predadores de gran porte como los félidos *Panthera atrox* y *P. onca*, y también con el oso de rostro corto *Arctotherium* y el cánido *Procyon troglodytes*, el cual potencialmente habría formado manadas (Prevosti y Vizcaíno, 2006; Prevosti y Martin, 2013; Bocherens *et al.*, 2016; Chimento y Agnolin, 2017; Manzuetti *et al.*, 2020c; ver este trabajo).

En cualquiera de los dos casos de estudio la funcionalidad del miembro respecto a otras articulaciones se debe de haber visto limitada, provocando de esta manera una sobrecarga sobre dicha extremidad, al tiempo que afectaría su movilidad. Esto es más evidente en el material IC 936 el cual, por el tipo de fractura sufrida (ver Resultados; ver Campillo, 1993), presenta, como ya fuera mencionado, un acortamiento del mismo (de casi 7 cm), provocándole al individuo una renguera considerable. Por el contrario, por el

tipo de fractura observada en el material CLR SN no implica una deformación visible o acortamiento de la extremidad. Sin embargo, el animal pudo haber padecido una claudicación aguda y con dolor local por encima del lugar de la fractura (Wheeler *et al.*, 2002 y literatura allí citada). Adicionalmente, en ambos materiales también parecería haber indicios de osteomielitis (patología infecciosa que implica la inflamación del hueso y su médula; ver Díaz y Durall, 1995 y literatura allí citada). Esta pudo haber sido de origen bacteriano (o menos frecuentemente causada por agentes fúngicos), muy posiblemente facilitada a partir de dicha fractura (aunque no se puede descartar la vía hematológica, ver Díaz y Durall, 1995 y literatura allí citada), lo que complica aún más el panorama.

Bajo estas condiciones sanitarias, la capacidad para conseguir su alimento mediante la caza se verían muy disminuidas, lo que podría afectar sus posibilidades de supervivencia. En tal sentido, y para mitigar las consecuencias de esto último, se ha postulado que *Smilodon* podría haber desarrollado algún tipo de comportamiento social (aunque diferente a lo observado en *Panthera leo*, ver Van Valkenburgh y Sacco, 2002; Meachen-Samuels y Binder, 2010; Christiansen y Harris, 2012), lo cual se basa principalmente en que se asume que algunos de los especímenes de *Smilodon fatalis* encontrados en Rancho La Brea que presentan algún tipo de traumatismo óseo cicatrizado no podrían haber sobrevivido sin asistencia externa (Merriam y Stock, 1932; Gonyea, 1976; Shermis, 1983; Akersten, 1985; Carbone *et al.*, 2009; Van Valkenburgh *et al.*, 2009 entre otros). A su vez, esta estrategia de vida le serviría para maximizar otros aspectos de su biología, más aún estando en una condición sanitaria no óptima.

Sin embargo, no existe consenso al respecto, siendo que otros autores sugieren que estas patologías curadas no serían un indicativo de comportamiento social (ver entre otros McCall *et al.*, 2003; Kiffner, 2009). Es más, por ejemplo su anatomía endocraneal estaría indicando que poseía un cerebro relativamente pequeño, congruente en tamaño con el de félidos de hábitos solitarios más que sociales (McCall *et al.*, 2003 y literatura allí citada;

Prevosti y Vizcaíno, 2006 y literatura allí citada). En la actualidad, a excepción de *Panthera leo* que es gregario, hay que tener en cuenta de que todos los grandes félidos (si bien pueden formar pequeños grupos durante períodos de tiempo particulares) son típicamente cazadores solitarios (Schmieder, 2000; Kiffner, 2009; Van Valkenburgh *et al.*, 2009; Hirt *et al.*, 2020). En todo caso, si *Smilodon* no presentaba un comportamiento social, bajo condiciones sanitarias poco favorables, podría haber optado por carroñear presas o, en base a su tamaño corporal, también podría haberse adueñado de estas desplazando a carnívoros de menor porte (ver McCall *et al.*, 2003).

Como un aporte a esta discusión sobre el comportamiento en *Smilodon* se pueden hacer algunas consideraciones, en particular sobre el material IC 936, el cual se interpreta que presenta un mayor grado de sobrevida (45-60 días) luego del traumatismo.

Cualquier animal herido, ya sea doméstico o silvestre, debería permanecer lo más inmóvil posible el tiempo necesario para recuperarse de mejor manera de un trauma (ver Tellez, 1998 y literatura allí citada), más aún con una lesión de tal magnitud como la evidenciada en este espécimen. En este sentido, si *Smilodon* hubiera sido social implicaría que el resto del grupo procuraría el alimento para el animal lastimado, y por ende este habría visto reducido sus movimientos a los mínimos indispensables en un contexto de relativa seguridad brindada por la manada (por ejemplo, solo se desplazaría para acercarse al cadáver de una presa cazada por sus compañeros o a fuentes de agua), y con esto potencialmente se evitaría (o reduciría) la deformación en la zona de la fractura.

Empero, como fuera mencionado previamente, debido al grosor del callo en el radio IC 936 se interpreta que se descargó peso sobre el mismo (ver Resultados), lo que sugiere que el hueso estuvo sometido a un esfuerzo muy fuerte o muy temprano luego del traumatismo. Esto implica que el animal tuvo que haberse movilizado en algún sentido, de manera constante y/o sostenida en el tiempo, por alguna razón (ya sea para conseguir agua o alimento sólido). Otra razón para movilizarse podría haber sido escapar de la

predación (por encontrarse en una condición sanitaria subóptima), pero debido al tamaño de *Smilodon*, y más allá de otros carnívoros finipleistocénicos con los cuales coexistió (ver más arriba), este no hubiera tenido predadores naturales.

Por lo antes mencionado, y de manera muy especulativa, a partir del grado de deformidad evidenciado en el material IC 936 se podría inferir que este ejemplar habría tenido que valerse más por sus propios medios para conseguir su alimento y no tanto de una manada que lo asista en tales efectos.

Consideraciones finales y perspectivas

El registro fósil de mamíferos carnívoros continentales en Uruguay es bastante escaso, y muchas veces fragmentario, pero pese a ello muy informativo. Durante el Cuaternario en el país se observa que su diversidad aumenta de manera significativa, al igual que en el resto de Sudamérica.

Se actualizó la lista taxonómica de mamíferos carnívoros para las principales unidades cuaternarias continentales. De estas, la Formación Sopas continúa siendo la más diversa pasando de 12 a 13 especies, seguida de la Formación Dolores de 8 a 10 especies; la Formación Raigón y la Formación Libertad no se vieron modificadas en su cantidad de especies (1 y 4, respectivamente).

En tal sentido, se registran las primeras evidencias de *Arctotherium tarijense* (cf. *A. tarijense*) en la Formación Sopas, y de *Puma concolor* (cf. *Puma concolor*) y *Lycalopex gymnocercus* en la Formación Dolores, a su vez se confirma la presencia de *S. fatalis* para esta última unidad geológica mencionada. La presencia de un nuevo Canidae indet. de gran porte en la Formación Sopas, así como del oso *A. bonariense* (cf. *A. bonariense*) en la Formación Dolores quedan condicionados a la realización de mayores estudios (anatómicos para el primer caso y estratigráficos para el segundo) con la finalidad de corroborar estas inferencias.

Asimismo, se dan a conocer las primeras evidencias de patologías óseas en mamíferos carnívoros (en huesos largos asignados a *Smilodon* sp.) en el registro fósil uruguayo, a partir de las cuales se discuten aspectos de carácter comportamental sobre este particular felido extinto.

Por otro lado, se reportan los primeros estudios sobre la fuerza de mordida a partir del cráneo, por el método de cráneo seco ("dry skull"), para el oso *Arctotherium tarijense*, el cual determinó resultados similares obtenidos para el oso actual *Ursus arctos*. Se obtuvieron nuevos datos que ayudan a corroborar la relativa baja fuerza de mordida para

Smilodon fatalis y *S. populator*, lo que estaría vinculado a su peculiar modo de alimentación.

Se realizaron los primeros perfiles de fuerza mandibular para ejemplares extintos tales como el zorro *Dusicyon avus*, y los osos *Arctotherium tarijense* y *A. bonariense*; se obtuvieron nuevos datos para el perfil mandibular de *Smilodon fatalis*. Respecto al perfil de *D. avus* este sería similar, de manera preliminar, al del coyote *Canis latrans*; mientras que para *A. tarijense*, en base a dicho estudio, se infiere una tendencia algo más cazadora que para *A. bonariense*, que podría haber sido algo más carroñero.

Se reportan también los primeros perfiles mandibulares completos para materiales fósiles de animales vivientes tales como el jaguar *Panthera onca*, el ocelote *Leopardus pardalis*, el zorro de campo *Lycalopex gymnocercus*, la comadreja *Didelphis albiventris* y, de manera parcial, para el lobito de río *Lontra* sp. De estos se destacan los perfiles realizados sobre los materiales de jaguares, a partir de los cuales se identifican sutiles diferencias en las propiedades de su mandíbula que podrían incidir al momento de cazar.

Estos nuevos hallazgos y datos tienden a complementar la información ya conocida sobre la comunidad de animales carnívoros para las unidades referidas a este lapso temporal.

Si bien mucho se ha hecho en los últimos años, mucho resta por hacer. En tal sentido, el esfuerzo de muestreo en campo así como una revisión de materiales alojados en museos y colecciones resulta fundamental, sin embargo eso debería ser solo el punto de partida.

La utilización de diferentes enfoques y técnicas respecto al estudio de materiales fósiles, en este caso particular de mamíferos carnívoros continentales, si es que la preservación de estos es la adecuada, permite la generación y posterior integración de información obtenida no solo a partir de los clásicos estudios morfológicos, sino también de estudios de tipo paleobiológicos, biomecánicos o de otra índole (por ejemplo el uso de otros estadísticos, ver más arriba). Esto permite la posibilidad, *a priori*, de poder entender de mejor manera como estos animales vivieron y, por consiguiente, su relación con el

contexto, por lo que los esfuerzos a futuro deberían apuntar en dicha dirección, todo esto con la finalidad de intentar comprender mejor los ecosistemas del pasado de nuestro país. Sin embargo, estos estudios no deberían quedarse restringidos solo al territorio uruguayo, en el entendido de que se debería intentar extrapolar o cruzar información con hallazgos de otras partes del continente, para así tener un panorama mucho más amplio, a nivel regional, de como fueron ocupados los diferentes nichos tróficos por los mamíferos carnívoros y sus diferentes interacciones.

Según esto, se enumeran solo algunas interrogantes las cuales quedan a la espera de mayores esfuerzos de investigación para intentar comprenderlas de mejor manera.

Tal es el caso de como habría sido la coexistencia de dos morfotipos (especies) aparentemente similares de *Smilodon* en esta parte del continente, por lo que más estudios, tanto craneales como de post-cráneo, deberían realizarse para determinar mejor, entre otros, los tipos de presa y sus propiedades de masticación.

Por otro lado, un caso puntual son los traumas observados en los antebrazos de *Smilodon*, que nos dan pistas acerca de su comportamiento y modo de vida. Por tal motivo, en un futuro se deberían estudiar desde otro punto de vista, como por ejemplo mediante radiografías, tomografías (para determinar de manera fehaciente como es que fueron ocasionados dichos traumas) y también tener en cuenta el llamado factor de seguridad (ver Alexander, 1981) de estos huesos, y compararlos con los mismos elementos esqueléticos en ejemplares conocidos de cada una de estas especies, para así poder caracterizar las adaptaciones y su funcionalidad durante la cacería.

Otro caso interesante son las diferencias observadas en los perfiles mandibulares de *Panthera onca* fósiles (ver más arriba), lo que podría estar indicando diferencias en su estrategia de caza en el pasado. Estos datos deberían compararse con estudios de mandíbulas de jaguares fósiles de otras partes del continente, para determinar algún tipo de patrón subyacente o incongruencias en estos análisis.

En el mismo sentido que lo anterior, los promisorios y novedosos resultados obtenidos sobre la fuerza de mordida craneal de *Arctotherium tarijense* y el perfil de fuerza mandibular de *Dusicyon avus*, hacen necesaria una comparación a nivel regional para corroborar estos estudios, más que nada atendiendo a que ninguno de estos formatos de carnívoros (ni tampoco sus tentativos análogos vivientes, *U. arctos* y *C. latrans* respectivamente) están presentes actualmente en esta parte del subcontinente, con las claras consecuencias que esto trae aparejado en el entramado trófico.

En suma, poder conocer como ha sido la composición y la distribución a través del tiempo de un grupo de animales con capacidad reguladora tan determinante como este puede ser una contribución muy importante para ayudar a comprender los patrones actuales de biodiversidad (por ejemplo, lo antes mencionado acerca de los nichos tróficos). Según esto, el potencial aporte de estas investigaciones reviste de importancia no sólo para la paleontología en cuestión sino también para otras disciplinas (zoología y otras especialidades), particularmente aquellas que se focalicen en procesos evolutivos y ecológicos a nivel de comunidades.

Referencias bibliográficas

- Abdala, F., Flores, D., Giannini, N. 2001. Postweaning ontogeny of the skull of *Didelphis albiventris*. *Journal of Mammalogy*. 82(1): 190–200.
- Abramoff, M. D., Magelhaes, P. J., Ram, S. J. 2004. Image processing with ImageJ. *Biophotonics International*. 11(7): 36-42.
- Akersten, W. A. 1985. Canine function in *Smilodon* (Mammalia; Felidae; Machairodontinae). *Contributions in Science Natural History Museum, Los Angeles County*. 356: 1 – 22.
- Alexander, R. M. 1981. Factors of safety in the structure of animals. *Science Progress*. 67: 109-130.
- Amador, L., Giannini, N. 2016. Phylogeny and evolution of body mass in didelphid marsupials (Marsupialia: Didelphimorphia: Didelphidae). *Organisms, Diversity & Evolution*. 16(3): 641-657.
- Andrade-Ponce, G.P., Jiménez-Ramírez, J.S., Montaña-Salazar, S.M., Riveros-Loaiza, L.M. (2015). Generalidades del orden Carnivora. En Suárez-Castro, A.F. & Ramírez-Chaves (editores). *Los carnívoros terrestres y semiacuáticos continentales de Colombia. Guía de campo* (p. 23-25). Bogotá: Editorial Universidad Nacional de Colombia.
- Antón, M. 2013. *Sabertooth: Life of the past*. Indiana University Press. Bloomington, Indiana, USA. James O. Farlow (Ed.). 269 pp.
- Antón, M., Galobart, Á. 1999. Neck Function and Predatory Behavior in the Scimitar Toothed Cat *Homotherium latidens* (Owen). *Journal of Vertebrate Paleontology*. 19(4): 771-784.
- Antón, M., Salesa, M. J., Pastor, J. F., Sánchez, I. M., Fraile, S., Morales, J. 2004. Implications of the mastoid anatomy for larger extant felids for the evolution and predatory behaviour of sabretoothed cats (Mammalia, Carnivora, Felidae). *Zoological Journal of the Linnean Society*. 140: 207-221.
- Anyonge, W. 1993. Body mass in large extant and extinct carnivores. *Journal of Zoology (London)*. 231: 339-350.
- Argot, C. 2001. Functional-adaptive anatomy of the forelimb in the didelphidae, and the paleobiology of the Paleocene Marsupials *Mayulestes ferox* and *Pucadelphys andinus*. *J Morphol*. 247:51–7.
- 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.

- Astúa, D., Hingst-Zaher, E., Marcus, L., Cerqueira, R. 2000. A geometric morphometric analysis of cranial and mandibular shape variation of didelphid marsupials. *Hystrix*. 10(2): 115-130.
- 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.
- Astúa, D. 2015. Morphometrics of the largest New World marsupials, opossums of the genus *Didelphis* (Didelphimorphia, Didelphidae). *Oecologia Australis*. 19(1): 117-142.
- Austin, J.J., Soubrier, J., Prevosti, F. J., Prates, L., Trejo, V., Mena, F., Cooper, A. 2013. The origins of the enigmatic Falkland Islands wolf. *Nature Communications*. 4:1552. DOI 10.1038/ncomms2570
- Bekoff, M. 1977. *Canis latrans*. *Mammalian Species*. 79: 1-9.
- Benton, M. J. 2006. The Mammals. Capítulo 10 (Pp. 288-362) en *Vertebrate Paleontology*. Blackwell Publishing, U. K. 455 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.
- Blanco, R.E., Jones, W., Milne, N. 2013. Is the extant southern short-tailed opossum a pigmy sabretooth predator? *Journal of Zoology*. 291:100-110.
- 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.

- Bohlin, B. 1940. Food habits of the machaerodonts, with special regard to *Smilodon*. Bulletin of the Geological Institute, Upsala. 27: 156- 174.
- Bohlin, B. 1947. The saber-toothed tigers once more. Bulletin of the Geological Institutions of the University of Uppsala 32:11–20.
- Boitani, L., Powell, R. 2012. Carnivore Ecology and Conservation: A Handbook of Techniques. Oxford University Press Inc., New York. 490 pp.
- Bossi, J., Ortiz, A., Perea, D. 2009. Pliocene to middle Pleistocene in Uruguay: A model of climate evolution. Quaternary International. 210: 37–43.
- Brassey, C. 2017. Body-mass estimation in Paleontology: a review of volumetric techniques. The Paleontological Society Papers. 22: 133-156.
- Brown, J. G. 2014. Jaw function in *Smilodon fatalis*: a reevaluation of the canine shear-bite and a proposal for a new forelimb-powered Class 1 lever model. PLoS One 9:e107456.
- 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
- Bryant, H. N. 1996. Force generation by the jaw adductor musculature at different gapes in the Pleistocene saber-toothed felid *Smilodon*. In K.M. Steward and K.L. Seymour (eds.), Paleoecology and Paleoenvironments of Late Cenozoic Mammals. University of Toronto Press, Toronto, pp.283-299.
- Campillo, D. 1993. Paleopatología: los primeros vestigios de la enfermedad. Primera parte. Colección Histórica de Ciencias de la Salud. Fundación Uriach 1838. Barcelona, España. 167 pp.
- 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., Langguth, A. 1999. *Protocyon troglodytes* (Lund): um canídeo intertropical extinto. Anais da Academia Brasileira do Ciencias. 71 (3): 371–384.
- 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.
- Cerqueira, R., Lemos, B. 2000. Morphometric differentiation between Neotropical black-eared opossums, *Didelphis marsupialis* and *D. aurita* (Didelphimorphia, Didelphidae). Mammalia. 64(3): 319-327.
- Cervantes, F., Arcangeli, J., Hortelano-Moncada, Y., Borisenko, A. 2010. DNA barcodes effectively identify the morphologically similar Common Opossum (*Didelphis marsupialis*) and Virginia Opossum (*Didelphis virginiana*) from areas of sympatry in Mexico.

Mitochondrial DNA. 21(1): 44-50.

Chahud, Artur. 2020. Occurrence of the sabretooth cat *Smilodon populator* (Felidae, Machairodontinae) in the Cuvieri cave, eastern Brazil. *Palaeontologia Electronica*. DOI 10.26879/1056

Chávez, M. 2016. El origen de la fauna Sudamericana moderna: de Gondwana al Gran Intercambio Americano. Capítulo 3 (47-74 pp.) en Pino M. (ed.), *El Sitio Pilauco Osorno, Patagonia Noroccidental de Chile*. Universidad Austral de Chile.

Chemisquy, M., Prevosti, F. 2014. It takes more than large canines to be a sabretooth predator. *Mastozoología Neotropical*. 21(1):27-36.

Chemisquy, M., Martin, G. 2016. Dental anomalies in *Didelphis albiventris* (Mammalia, Marsupialia, Didelphidae) from Argentina, Brazil and Uruguay. *Iheringa, Série Zoologia*. DOI 10.1590/1678-4766e2016023

Chimento, N., Agnolín, F. 2017. The fossil American lion (*Panthera atrox*) in South America: Palaeobiogeographical implications. *Comptes Rendus Palevol*. DOI 10.1016/j.crpv.2017.06.009

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., Agnolín, F., Soibelzon, L., Ochoa, J., Buide, V. 2019. Evidence of intraspecific agonistic interactions in *Smilodon populator* (Carnivora, Felidae). *Comptes Rendus Palevol*. DOI 10.1016/j.crpv.2019.02.006

Christiansen, P. 2007a. Comparative bite forces and canine bending strength in feline and sabretooth felids: implications for predatory ecology. *Zoological Journal of the Linnean Society*. 151: 423–437.

Christiansen, P. 2007b. Evolutionary implications of bite mechanics and feeding ecology in bears. *Journal of Zoology*. 272: 423-443.

Christiansen, P., Adolfssen, J. S. 2005. Bite forces, canine strength and skull allometry in carnivores (Mammalia, Carnivora). *Journal of Zoology*. 266: 133-151.

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

Christiansen, P., Wroe, S. 2007. Bite forces and evolutionary adaptations to feeding ecology in carnivores. *Ecology*. 88 (2): 347-358.

- Christiansen, P., Harris, J. 2009. Craniomandibular morphology and phylogenetic affinities of *Panthera atrox*: implications for the evolution and paleobiology of the lion lineage. *Journal of Vertebrate Paleontology*. 29(3): 934–945.
- Churcher, C. 1966. The insect fauna from the Talara tar-seeps, Peru. *Canadian Journal of Zoology*. 44 (6): 985-993.
- 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., Gasparini, G., Soibelzon, E., Soibelzon, L., Tonni, E. 2015. The Great American Biotic Interchange: A South American Perspective. *SpringerBriefs in Earth System Sciences*. Switzerland. 97 pp.
- 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.
- 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.
- Currier, M. 1983. *Felis concolor*. *Mammalian Species*. 200: 7 pp.
- Dantas, M., Bernardes, C., Asevedo, L., Pansani, T., De Melo França, L., Santos De Aragão, W., Da Silva Santos, F., Cravo, E., Ximenes, C. 2021. Isotopic palaeoecology ($\delta^{13}\text{C}$) of three faunivores from Late Pleistocene of the Brazilian intertropical region. *Historical Biology*. DOI 10.1080/08912963.2021.1933468
- Dewey, T., Ballenger, L. 2002. "*Ursus arctos*" (On-line), Animal Diversity Web. Accessed June 28, 2022 at https://animaldiversity.org/accounts/Ursus_arctos/. Museum of Zoology, University of Michigan, U.S.A.
- Dewey, T., Myers, P. 2005. "Ursidae" (On-line), Animal Diversity Web. Accessed February 06, 2022 at <https://animaldiversity.org/accounts/Ursidae/>. Museum of Zoology, University of Michigan, U.S.A.
- Dewey, T., Kronk, C. 2007. "*Ursus americanus*" (On-line), Animal Diversity Web. Accessed June 28, 2022 at https://animaldiversity.org/accounts/Ursus_americanus/. Museum of Zoology, University of Michigan, U.S.A.

de Muizon, C., Argot, C. 2003. Comparative anatomy of the Tiupampa didelphimorphs: an approach to locomotory habits of early marsupials. Chapter 4 (43-62) en Jones, M., Dickman, C., Archer, M. (eds.) *Predators with pouches: the biology of carnivorous marsupials*. CSIRO Publishing. Canberra, Australia. 486 pp.

Del Moral Sachetti, J. F., Lameda Camacaro, F. I., Vázquez, J. S., Zenteno Cárdenas, R. 2011. Fuerza de mordedura y estrés mandibular en el jaguar (*Panthera onca*) durante la depredación de pecaríes (Artiodactyla: Tayassuidae) mediante la fractura de sus cráneos. *Acta Zoológica Mexicana*. 27(3): 757-776.

de Souza Barbosa, F.H., Porpino, K., Bergqvist, L., Rothschild, B. 2017. Elucidating bone diseases in Brazilian Pleistocene sloths (Xenarthra, Pilosa, Folivora): first cases reported for the Nothrotheriidae and Megalonychidae families. *Ameghiniana*. 54: 331–340.

de Souza Barbosa, F.H., da Silva, L.H.M., de Araújo-Júnior, H.I. 2019. Differentiating taphonomic and paleopathological features in Vertebrate Paleontology: a study case with Quaternary mammals. *PalZ*. DOI 10.1007/s12542-019-00495-6

Dias, C., Perini, F. 2018. Biogeography and early emergence of the genus *Didelphis* (Didelphimorphia, Mammalia). *Zoologica Scripta*. DOI 10.1111/zsc.12306

Dias, C., Garbino, G., Perini, F. 2018. On the identity of *Didelphis marsupialis* Linnaeus 1758. *Mammalia*. 82 (6): 626-631.

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

Díaz, M., Durall, I. 1995. Las osteomielitis en el perro: revisión de 36 casos clínicos. *Clínica Veterinaria de Pequeños Animales (Avepa)*. 15 (1): 7-20.

Di Bitetti, M., Di Blanco, Y., Pereira, J., Paviolo, A., Jiménez Pérez, I. 2009. Time partitioning favors the coexistence of sympatric crab-eating foxes (*Cerdocyon thous*) and pampas foxes (*Lycalopex gymnocercus*). *Journal of Mammalogy*. 90(2): 479–490.

Domínguez-Rodrigo, M., Egeland, C.P., Cobo-Sánchez, L., Baquedano, E., Hulbert, R.C. Jr. 2022. Sabertooth carcass consumption behavior and the dynamics of Pleistocene large carnivoran guilds. *Scientific Reports*. 12(1): 6045. DOI 10.1038/s41598-022-09480-7

Duckler, G. L. 1997. Parietal depressions in skulls of the extinct saber-toothed felid *Smilodon fatalis*: evidence of mechanical strain. *Journal of Vertebrate Paleontology*. 17: 600-609.

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.

Engelman, R. K. 2022. Occipital condyle width (OCW) is a highly accurate predictor of body mass in therian mammals. *BMC Biology*. 20(1). DOI 10.1186/s12915-021-01224-9

Etxebarría, F., Pinto-Llona, Ana. 2001. Patologías óseas en un esqueleto de oso pardo macho adulto de la Cordillera Cantábrica (reserva nacional de caza de Riaño, León). *Cadernos do Laboratorio Xeolóxico de Laxe: Revista de xeoloxía galega e do hercínico peninsular*. 26:465-478.

Faure, M., Guérin, C. 2014. *Smilodon populator* et *Procyon troglodytes*, deux superprédateurs du Pléistocène supérieur de la Serra da Capivara (Piauí) au Nordeste du Brésil. *Annales de Paléontologie*. DOI 10.1016/j.annpal.2014.01.004

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.

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

Fleming, P., Nolan, H., Jackson, S., Ballard, G., Bengsen, A., Brown, W., Meek, P., Mifsud, G., Pal, S., Sparkes, J. 2017. Roles for the Canidae in food webs reviewed: Where do they fit?. *Food Webs*. 12:14-34.

Flores, D. A. 2009. Phylogenetic analyses of postcranial skeletal morphology in didelphid Marsupials. *Bull Amer Mus Nat Hist*. 320:1–81.

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 3° Encuentro Científico del ICES*. 33-40.

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

García López, D., Ortiz, P., Madozzo Jaén, M., Moyano, M. 2008. First record of *Arctotherium* (Ursidae, Tremarctinae) in northwestern Argentina and its paleobiogeographic significance. *Journal of Vertebrate Paleontology*. 28(4):1232-1237.

- García Vázquez, A. 2015. Caracterización del oso pardo (*Ursus arctos* L.) fósil en el NW de la Península Ibérica: datos morfométricos y moleculares. Tesis doctoral. Instituto Universitario de Xeoloxía, Universidade da Coruña. 425 pp.
- 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.
- Goin, F. 2003. Early marsupial radiations in South America. In: Jones, M., Dickman, C., Archer, M. (Eds.), *Predators with Pouches: the Biology of Carnivorous Marsupials*. CSIRO Publishing, Canberra, Australia, pp. 30–42.
- 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.
- Gonyea, W. J. 1976. Behavioral implications of saber-toothed felid morphology. *Paleobiology*. 2: 332-342.
- Gordon, C. L. 2003. A first look at estimating body size in dentally conservative marsupials. *Journal of Mammalian Evolution*. 10: 1-21.
- Goswami, A., Friscia, A. 2010. *Carnivoran Evolution: New Views on Phylogeny, Form and Function* (Cambridge Studies in Morphology and Molecules: New Paradigms in Evolutionary Bio). Cambridge University Press, New York. 524 pp.
- Goswami, A., Milne, N., Wroe, S. 2011. Biting through constraints: cranial morphology, disparity and convergence across living and fossil carnivorous mammals. *Proceeding of the Royal Society B*. 278: 1831-1839.
- 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.
- Grandal d'Anglade, A. 2010. Bite force of the extinct Pleistocene Cave bear *Ursus spelaeus* Rosenmüller from Europe. *Comptes Rendus Palevol*. 9: 31-37.
- Hadler Rodríguez, P., Prevosti, F. J., 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: 77–86
- 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.
- Hayward, M. W., Kamler, J. F., Montgomery, R. A., Newlove, A., Rostro-García, S., Sales, L.P., Van Valkenburgh, B. 2016. Prey Preferences of the Jaguar *Panthera onca* Reflect the Post-Pleistocene Demise of Large Prey. *Frontiers in Ecology and Evolution*. 3: 148. DOI 10.3389/fevo.2015.00148
- 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.
- Hidalgo-Mihart, M., Cantú-Salazar, L., González-Romero, A., López-González, C. 2004. Historical and present distribution of coyote (*Canis latrans*) in Mexico and Central America. *Journal of Biogeography*. 31: 2025–2038.
- Hirt, M., Tucker, M., Müller, T., Rosenbaum, B., Brose, U. 2020. Rethinking trophic niches: Speed and body mass colimit prey space of mammalian predators. *Ecology and Evolution*. 10:7094–7105.
- Hodnett, J., Mead, J., Baez, A. 2009. Dire wolf, *Canis dirus* (Mammalia; Carnivora; Canidae), from the Late Pleistocene (Rancholabrean) of East-Central Sonora, Mexico. *The Southwestern Naturalist*. 54(1): 74–81.
- Hody, J.W., Kays, R. 2018. Mapping the expansion of coyotes (*Canis latrans*) across North and Central America. *ZooKeys*. 759: 81–97.
- Hody, A.W., Moreno, R., Meyer, N.F., Pacifici, K., Kays, R. 2019. Canid collision-expanding populations of coyotes (*Canis latrans*) and crab-eating foxes (*Cerdocyon thous*) meet up in Panama. *Journal of Mammalogy*. 100(6): 1819-1830.
- 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.
- Juliá, J. P., Richard, E., Pereira, J., Fracassi, N. 2000. Introducción a la biología, uso y estatus de los felinos de Argentina. REHM, Serie Apuntes no 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.
- Kitchener, A., Van Valkenburgh, B., Yamaguchi, N. 2010. Felid form and function. In Macdonald, D. W.; Loveridge, A. J. *Biology and Conservation of Wild Felids*. Oxford, UK: Oxford University Press. pp. 83-106.

- 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.
- Lariviere, S. 1999. *Lontra longicaudis*. *Mammalian Species*. 609: 5 pp.
- Lariviere, S. 2001. *Ursus americanus*. *Mammalian Species*. 647: 1-11.
- Lemos, B., Cerqueira, R. 2002. Morphological differentiation in the white-eared opossum group (Didelphidae: *Didelphis*). *Journal of Mammalogy*. 83 (2): 354-369.
- López Olmedo, J. 2019. Fracturas infantiles más frecuentes: esguinces y epifisiolisis. *Pediatría Integral*. 23 (4): 1-14.
- 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
- Losey, R., McLachlin, K., Nomokonova, T., Latham, K., Harrington, L. 2017. Body mass estimates in dogs and North American gray wolves using limb element dimensions. *International Journal of Osteoarchaeology*. DOI 10.1002/oa.2528
- Lucherini, M., Luengos Vidal, E. 2008. *Lycalopex gymnocercus* (Carnivora: Canidae). *Mammalian Species*. 820: 1–9.
- Llorens, A. 2000. Paleopatología del pie. *Revista de Medicina y Cirugía del Pie*. 14 (2): 41-49.
- Macrini, T. 2004. *Monodelphis domestica*. *Mammalian Species* 760: 8 pp.
- Maldonado-Koerdell, M. 1953. Sobre un cráneo de *Aenocyon dirus* (Leidy) del Pleistoceno superior de Tequixquiac, México. *Anales del Instituto Nacional de Antropología e Historia*. 36(7): 51-62.
- Manzuetti, A. 2012. Análisis morfológico-comparativo entre el marsupial *Thylacosmilus atrox* y el placentario *Smilodon populator*: revisión de la condición “dientes de sable”. Tesis de Licenciatura- Facultad de Ciencias (UdelaR). 44 pp.
- Manzuetti, A. 2017. Actualización del conocimiento de los mamíferos carnívoros terrestres fósiles del Cenozoico de Uruguay. Tesis de Maestría- Facultad de Ciencias (UdelaR). 237 pp.

Manzuetti, A., Ubilla, M., Rinderknecht, A., Perea, D. 2016. Nuevos registros de *Lycalopex gymnocercus* (Mammalia, Carnivora, Canidae) para la Formación Sopas (Pleistoceno tardío) de Uruguay. Libro de resúmenes IV Congreso Uruguayo de Zoología. 1: 128.

Manzuetti, A., Perea, D., Ubilla, M., Montenegro, F., Rinderknecht, A., Toriño, P., Morosi, E. 2018a. Nuevos registros de mamíferos carnívoros (Mammalia, Carnivora) para el Pleistoceno tardío- Holoceno temprano de Uruguay. Libro de resúmenes V Congreso Uruguayo de Zoología. 1: 194.

Manzuetti, A., Perea, D., Ubilla, M., Rinderknecht, A. 2018b. First record of *Smilodon fatalis* Leidy, 1868 (Felidae, Machairodontinae) in the extra-Andean region of South America (late Pleistocene, Sopas Formation), Uruguay: Taxonomic and paleobiogeographic implications. Quaternary Science Reviews. 180: 57-62.

Manzuetti, A., Perea, D., Rinderknecht, A., Ubilla, M. 2018c. New Canid Remains from Dolores Formation, late Pleistocene-early Holocene, Uruguay. Journal of Mammalian Evolution. DOI 10.1007/s10914-017-9387-8

Manzuetti, A., Perea, D., Jones, W., Ubilla, M., Rinderknecht, A., Mesa, V. 2019a. Nuevos registros de *Arctotherium* Burmeister, 1879 (Ursidae, Tremarctinae) para el Cuaternario de Uruguay. Libro de resúmenes XXXIII Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados. 1: 55.

Manzuetti, A., Perea, D., Jones, W., Ubilla, M., Rinderknecht, A., Badín, A., Morosi, E. 2019b. Nuevos registros de *Lycalopex gymnocercus* Fischer, 1814 (Carnivora, Canidae) para el Pleistoceno tardío de Uruguay. Libro de resúmenes XXXIII Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados. 1: 55-56.

Manzuetti, A., Ubilla, M., Rinderknecht, A., Perea, D. 2020a. The Pampas fox *Lycalopex gymnocercus* (Carnivora, Canidae) in the late Pleistocene of Northern Uruguay. Ameghiniana. 57(6): 582–590.

Manzuetti, A., Ubilla, M., Perea, D., Vezzosi, R.I., Rinderknecht, A., Ghizzoni, M., Jones, W. 2020b. The large American opossum *Didelphis* (Didelphimorphia, Didelphidae) in the Late Pleistocene of Uruguay, and paleoecological remarks. Journal of South American Earth Sciences. 98(102437). DOI 10.1016/j.jsames.2019.102437

Manzuetti, A., Perea, D., Jones, W., Ubilla, M., Rinderknecht, A. 2020c. An extremely large saber-tooth cat skull from Uruguay (late Pleistocene–early Holocene, Dolores Formation): body size and paleobiological implications. Alcheringa: An Australasian Journal of Palaeontology. 44(2): 332-339.

Manzuetti, A., Perea, D., Jones, W., Ubilla, M., Rinderknecht, A., Corona, A., Morosi, E. 2021a. Descripción de nuevos restos de *Panthera onca* (Linnaeus, 1758) (Carnivora, Felidae) para el Cuaternario de Uruguay. Libro de resúmenes VI Congreso Uruguayo de Zoología. 1: 132.

Manzuetti, A., Perea, D., Jones, W., Montenegro, F. 2021b. Los osos de rostro corto del género *Arctotherium* Burmeister, 1879 (Ursidae, Tremarctinae) en la Formación Dolores (Pleistoceno tardío-Holoceno temprano) de la cuenca del río Santa Lucía de Uruguay. Libro de resúmenes VI Congreso Uruguayo de Zoología. 1: 133.

Manzuetti, A., Jones, W., Perea, D., Ubilla, M., Rinderknecht, A., Toriño, P. 2022a. The state of knowledge of the jaguar *Panthera onca* (Linnaeus, 1758) (Carnivora, Felidae) during the Quaternary in Uruguay. *Comptes Rendus Palevol.* 21 (31): 707-720.

Manzuetti, A., Ubilla, M., Jones, W., Perea, D., Prevosti, F. J. 2022b. The ocelot *Leopardus pardalis* (Linnaeus, 1758) (Carnivora, Felidae) in the late Pleistocene of Uruguay. *Historical Biology*. DOI 10.1080/08912963.2021.2023140

Manzuetti, A., Jones, W., Ubilla, M., Perea, D. 2022c. Nuevo registro de *Puma concolor* Linnaeus, 1771 (Carnivora, Felidae) para el Pleistoceno tardío de Uruguay y su importancia paleoecológica. *Andean Geology.* 49 (3): 445-462.

Marinelli, W. 1938. Der Schadel von *Smilodon*, nach der funktion des Kieferapparates analysiert. *Palaeobiol.* 6:246-272.

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

Marshall, L. G. 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. 1989. Fossil history of the terrestrial Carnivora. In: Gittleman JL, ed. *Carnivore behaviour, ecology and evolution*. London: Chapman & Hall, 382–409.

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 DI.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.

Matthew, W. D. 1901. Fossil mammals of the Tertiary of northeastern Colorado. *Memoirs of the American Museum of Natural History* 1:355–447.

Matthew, W. D. 1910. The phylogeny of the Felidae. *Bulletin of American Museum of Natural History.* 28: 289–316.

- Mazák, V. 1981. *Panthera tigris*. Mammalian Species. 152: 1-8.
- McCall, S., Naples, V., Martin, L. 2003. Assessing behavior in extinct animals: was *Smilodon* social?. Brain, Behavior and Evolution. 61: 159-164.
- McHenry, C. R., Wroe, S., Clausen, P. D., Moreno, K., Cunningham, E. 2007. Supermodeled sabercat, predatory behavior in *Smilodon fatalis* revealed by high-resolution 3D computer simulation. PNAS. 104 (41):16010-16015.
- 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.
- Meachen-Samuels, J.A., Van Valkenburgh, B. 2010. Radiographs Reveal Exceptional Forelimb Strength in the Sabertooth Cat, *Smilodon fatalis*. PloS ONE 5(7): e11412. DOI 10.1371/journal.pone.0011412
- 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.
- Mejía Durango, M., Parra Cardozo, Y., Polania Avila, S. 2012. Corrección quirúrgica de una luxa-fractura congénita de carpo con un fijador biplanar-bilateral con banda de tensión ligamentaria. REDVET (Revista Electrónica de Veterinaria). 13 (2): 1-16.
- Meloro, C., Hunter, J., Tomsett, L., Portela Miguez, R., Prevosti, F. J., Brown, R. P. 2017. Evolutionary ecomorphology of the Falkland Islands wolf *Dusicyon australis*. Mammal Review. 47: 159-163.
- 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. 1912. The fauna of Rancho La Brea, Part II. Canidae. Memoirs of the University of California. 1:217-273.
- Merriam, J. C., Stock, C. 1932. The Felidae of Rancho La Brea. Carnegie Institution of Washington Publications. 422: 1-231.
- Miller, G. J. 1969. A new hypothesis to explain the method of food ingestion used by *Smilodon californicus* Bravard. Tebiwa. 12 (1): 9-19.
- Molina, M. A. 2009. Mamíferos prehistóricos de El Salvador. Ocelotlán. 6 (1): 3-7.
- Monroy-Vilchis, O., González-Maya, J., Balbuena-Serrano, Á., Elvir, F., Zarco-González, M., Rodríguez-Soto, C. 2020. Coyote (*Canis latrans*) in South America: potential routes of

colonization. *Integrative Zoology*. 15(6): 471-481.

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.

Moura Bubadué, J., Cáceres, N., Santos Carvalho, R., Meloro, C. 2016. Ecogeographical Variation in Skull Shape of South-American Canids: Abiotic or Biotic Processes? *Evolutionary Biology*. 43: 145–159.

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

O'Brien, D. 2019. Static scaling and the evolution of extreme canine size in a saber-toothed cat (*Smilodon fatalis*). *Integrative and Comparative Biology*. DOI 10.1093/icb/icz054

Oliveira, É. V., Prevosti, F. J., Pereira, J. C. 2005. *Protocyon 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.

Palacio, F., Apodaca, M. J., Crisci, J. 2020. Análisis multivariado para datos biológicos: teoría y su aplicación utilizando el lenguaje R. 1a de. Ciudad Autónoma de Buenos Aires: Fundación de Historia Natural Félix de Azara. 268 pp.

Pasitschniak-Arts, M. *Ursus arctos*. *Mammalian Species*. 439: 1-10.

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

Perea, D. 1996. Osteología comparada de los Mamíferos, Parte I: Esqueleto cefálico. Edición DI.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 DI.R.A.C. (Facultad de Ciencias, Universidad de la República), Montevideo, Uruguay. 88 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., 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 DI.R.A.C. Universidad de la República-Facultad de Ciencias. Montevideo, Uruguay. 448 pp.

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 DI.R.A.C- Facultad de Ciencias. Montevideo, Uruguay. 346 pp.

Perea, D., Rinderknecht, A., Ubilla, M., Bostelman, E., Martínez, S. 2013. Mamíferos y estratigrafía del Neógeno en Uruguay. En: D. Brandoni y J.I. Noriega (Eds.). El Neógeno de la Mesopotamia argentina. Asociación Paleontológica Argentina, Publicación Especial, 14: 186-200.

Perea, D., Manzuetti, A., Moller, R., Montenegro, F., Ubilla, M. 2021a. Estudio preliminar de paleopatologías en el tigre dientes de sable *Smilodon* (Felidae, Machairodontinae) del Pleistoceno tardío de Uruguay. Libro de resúmenes XXXIV Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados. 1: 74.

Perea, D., Manzuetti, A., Rinderknecht, A., Jones, W. 2021b. Primer registro de *Smilodon fatalis* (Felidae, Machairodontinae) para la Formación Dolores (Pleistoceno tardío-Holoceno temprano) del sur de Uruguay. Libro de resúmenes XXXIV Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados. 1: 73- 74.

Perea, D., Badín, A., Manzuetti, A., Montenegro, F., Silva, E., Cocorel, E., Batista, A., Corona, A., Verde, M., Ubilla, M. 2021c. Una fauna local Lujanense (Pleistoceno Tardío-Holoceno Temprano) del sur de Uruguay: Santa Regina, Departamento de Colonia. Revista Brasileira de Paleontologia. 24(4):392–403.

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.

Porto, L., Rui, A. 2019. Diet and habitat use by two sympatric canids in the Pampas of South America. Neotropical Biology and Conservation. 14(1): 1–12.

Prevosti, F. J. 2006. Grandes cánidos (Carnivora, Canidae) del cuaternario de la Republica Argentina: Sistemática, Filogenia, Bioestratigrafía y Paleoecología. PhD Thesis, Universidad Nacional de La Plata, La Plata, Argentina.

Prevosti, F., Palmqvist, P. 2001. Análisis ecomorfológico del cánido hipercarnívoro *Theriodictis platensis* Mercerat (Mammalia, Carnivora), basado en un nuevo ejemplar del

Pleistoceno de Argentina. *Ameghiniana*. 38(4): 375-384.

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. J., Rincón, A. D. 2007. A new fossil canid assemblage from the Late Pleistocene of northern South America: the canids of the Inciarte Asphalt Pit (Zulia, Venezuela), fossil record and biogeography. *Journal of Paleontology*. 81:1053–1065.

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., Soibelzon, L. 2012. Evolution of the South American carnivores (Mammalia, Carnivora): a paleontological perspective. Chicago, Illinois. University of Chicago Press. 20 pp.

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.J., Schubert, B.W. 2013. First taxon date and stable isotopes (^{13}C , ^{15}N) for the large hypercarnivorous South American canid *Protocyon troglodytes* (Canidae, Carnivora). *Quaternary International*. 305: 67–73.

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., Forasiepi, A. 2018. Evolution of South American Mammalian Predators During the Cenozoic: Paleobiogeographic and Paleoenvironmental Contingencies. Springer Geology. Switzerland. 196 pp.

Prevosti, F., Dondas, A., Isla, F. 2004. Revisión del registro de *Theriodictis* Mercerat, 1891 (Carnivora, Canidae) y descripción de un nuevo ejemplar de *Theriodictis platensis* Mercerat, 1891 del Pleistoceno de la provincia de Buenos Aires (Argentina). *Ameghiniana*. 41 (2): 245-250.

Prevosti, F., Zurita, A., Carlini, A. 2005. Biostratigraphy, systematics, and paleoecology of *Protocyon* Giebel, 1855 (Carnivora, Canidae) in South America. *Journal of South American Earth Sciences*. 20: 5–12.

Prevosti, F., Ubilla, M., Perea, D. 2009. Large extinct canids from the Pleistocene of Uruguay: systematic, biogeographic and paleoecological remarks. *Historical Biology*. 21 (1): 79-89.

- Prevosti, F. J., Turazzini, G. F., Chemisquy, M. A. 2010. Morfología craneana en tigres dientes de sable: alometría, función y filogenia. *Ameghiniana* 47 (2): 239-256.
- 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. 2013. The Evolution of the Cenozoic Terrestrial Mammalian Predator Guild in South America: Competition or Replacement?. *Journal of Mammalian Evolution*. 20: 3-21.
- Prevosti, F., Ramírez, M., Schiaffini, M., Martin, 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.
- Radloff, F., Du Toit, J. 2004. Large predators and their prey in a southern African savanna: a predator's size determines its prey size range. *Journal of Animal Ecology*. 73:410–423.
- Ramirez, M., Prevosti, F. 2014. Systematic revision of “*Canis*” *ensenadensis* Ameghino, 1888 (Carnivora, Canidae) and the description of a new specimen from the Pleistocene of Argentina. *Ameghiniana*. 51(1): 37–51.
- Ramírez-Albores, J., León-Paniagua, L. 2015. Distribución del coyote (*Canis latrans*) en el continente americano. *Biocenosis*. 29(1-2): 67-73.
- 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 Orocuá 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.
- Rinderknecht, A. 2006. Vertebrados fósiles de la costa uruguaya. En: R. Menafrá, L. Rodríguez-Gallego, F. Scarabino & D. Conde (eds.). *Bases para la conservación y el*

manejo de la costa uruguaya: pp. 343-349. Vida Silvestre Uruguay. Montevideo.

Ríos, L., García, A., Martínez, B., Herrasti, L., Etxeberría, F. 2012. ¿Trauma ante mortem peri mortem? Criterios paleopatológicos y médico legales. Libro de Resúmenes IV Jornadas Científicas Asociación Española de Antropología y Odontología Forense. 1: 17.

Rocha, N., Rumiz, D. 2010. Didelphidae. Capítulo 6 (Pp. 131-172) en Distribución, ecología y conservación de los mamíferos medianos y grandes de Bolivia. Wallace, R. (ed.). Centro de Ecología Difusión, Fundación Simón I. Patiño. Santa Cruz de la Sierra, Bolivia. 884 pp.

Ruiz-Ramoni, D., Montellano-Ballesteros, M. 2019. Taxonomía y biogeografía del extinto lobo gigante, *Canis dirus* Leidy, 1858, en México. Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana. 71 (1): 121 – 137.

Rumiz, D. 2010. Roles ecológicos de los mamíferos medianos y grandes. In: Wallace, R. (Ed.), Distribución, ecología y conservación de los mamíferos medianos y grandes de Bolivia. Centro de Ecología Difusión, Fundación Simón I. Patiño. Santa Cruz de la Sierra, Bolivia. 53-73 pp.

Salesa, M., Antón, M., Siliceo, G., Pesquero, M., Alcalá, L. 2014. First Evidence of Pathology in the Forelimb of the Late Miocene Saber-Toothed Felid *Promegantereon ogygia* (Machairodontinae, Smilodontini). The Anatomical Record. 297: 1090-1095.

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.

Schultz, C. B., Martin, L. D. 1970. Machairodont Cats from the Early Pleistocene. Bulletin of the University of Nebraska State Museum. 9 (2): 33-38.

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.

Shermis, S. 1983. Healed massive pelvic fracture in a Smilodon from Rancho La Brea, California. PaleoBios. 1:121–126.

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. 2015a. *Dusicyon avus*. The IUCN Red List of Threatened Species 2015. DOI 10.2305/IUCN.UK.2015-4.RLTS.T82337482A82337485.en
- Sillero-Zubiri, C. 2015b. *Dusicyon australis*. The IUCN Red List of Threatened Species 2015. DOI 10.2305/IUCN.UK.2015-4.RLTS.T6923A82310440.en
- Silva Rochefort, B., Root-Bernstein, M. 2021. History of canids in Chile and impacts on prey adaptations. *Ecology and Evolution*. 11(15): 9892-9903.
- Simpson, G. G. 1941. The function of saber-like canines in carnivorous mammals. *American Museum of Natural History Novitates*. 1130:1-12.
- 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. J. 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., 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. 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., Tonni, E., Bond, M. 2005. The fossil record of South American short-faced bears (Ursidae, Tremarctinae). *Journal of South American Earth Sciences*. 20: 105–113.
- 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.
- Song, J. 2005. Functional analysis of the long saber teeth. *J. Paleont. Soc. Korea*. 21(1): 1-22.
- Souza Junior, P., Santos, L., Souza, E., Souza, W., Carvalho, N., Anjos, B., Ferreira, C., Santos, A. 2018. Osteologia do membro torácico de *Lycalopex gymnocercus* Fischer, 1814 (Carnivora, Mammalia): abordagens comparada, radiográfica e osteométrica.

Pesquisa Veterinária Brasileira. 38(1):195-221.

Stucchi, M., Figueroa, J. 2013. Morfología cráneo-mandibular del oso andino *Tremarctos ornatus* (Carnivora: Ursidae). *Therya*. 4(3): 485-509.

Szalay, F. 1994. Evolutionary history of the marsupials and an analysis of osteological characters. Cambridge University Press. New York, US. 493 pp.

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.

Tellez, E. 1998. Reducción de fracturas en animales silvestres e indómitos. *Ciencia Veterinaria*. 8: 153-185.

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

Therrien, F. 2005a. Mandibular force profiles of extant carnivorans and implications for the feeding behaviour of extinct predators. *Journal of Zoology (London)*. 267: 249-270.

Therrien, F. 2005b. Feeding behaviour and bite force of sabretoothed predators. *Zoological Journal of the Linnean Society*. 145: 393-426.

Therrien, F., Quinney, A., Tanaka, K., Zelenitsky, D. 2016. Accuracy of mandibular force profiles for bite force estimation and feeding behavior reconstruction in extant and extinct carnivorans. *Journal of Experimental Biology*. 219: 3738-3749.

Thomason, J. J. 1991. Cranial strength in relation to estimated biting forces in some mammals. *Canadian Journal of Zoology*. 69: 2326-2333.

Torres, T. 1988. Osos (Mammalia, Carnívora, Ursidae) del Pleistoceno de la Península Ibérica. *Publicaciones especiales del Boletín Geológico y Minero de España*. 316 pp.

Trevisan, A. 2021. Ursidae (Mammalia, Carnivora) do Pleistoceno do Rio Grande do Sul, Brasil. Trabalho de Conclusão do Curso de Graduação em Geologia. Centro de Filosofia e Ciências Humanas da Universidade Federal de Santa Catarina. 57 pp.

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.

Turner, A., Antón, M., Salesa, M., Morales, J. 2011. Changing ideas about the evolution and functional morphology of Machairodontine felids. *Estudios Geológicos*. 67(2): 255-276.

- Ubilla, M. 1985. Mamíferos fósiles, geocronología y paleoecología de la Fm. Sopas (Pleistoceno Sup.) del Uruguay. *Ameghiniana* 22: 185-196.
- Ubilla, M., Martínez, S. 2016. *Geology and Paleontology of the Quaternary of Uruguay*. SpringerBriefs in Earth System Sciences. Switzerland. 82 pp.
- Ubilla, M., Perea, D., Lorenzo, N., Gutiérrez, 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. 2016. Marine isotope Stage 3 (MIS 3) and continental beds of northern Uruguay (Sopas Formation): paleontology, chronology and climate. In: Gasparini, G., Rabassa, J., Deschamps, C., Tonni, E. (Eds.), *Marine Isotope Stage 3 in Southern South America, 60 Ka B.P.-30 Ka B.P.* Springer International Publishing, Basel, pp. 183–205.
- Ubilla, M., Rinderknecht, A., Corona, A., Perea, D. 2018. 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*. 25: 291–300.
- 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., Koepfli, K. P. 1993. Cranial and dental adaptation to predation in canids. *Symposia of the Zoological Society of London*. 65: 15–37.
- Van Valkenburgh, B., Hertel, F. 1998. The decline of North American predators during the late Pleistocene. *Illinois State Museum Scientific Papers*. 27: 357–374.
- Van Valkenburgh, B., Sacco, T. 2002. Sexual dimorphism, social behavior, and intrasexual competition in large Pleistocene carnivorans. *Journal of Vertebrate Paleontology*. 22:164–169.
- 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.

- Vezzosi, R., Brunetto, E., Flores, D. 2017. An intertropical opossum (Mammalia, Marsupialia, Didelphidae) from the late Middle–Late Pleistocene of austral South America. *Historical Biology*. DOI 10.1080/08912963.2017.1354181
- Villa Nova, P., Avilla, L., Oliveira, E. 2015. Didelphidae marsupials (Mammalia, Didelphimorphia) from the late Pleistocene deposit of the gruta dos moura cave, northern Brazil. *Anais da Academia Brasileira do Ciencias*. 87(1): 193–208.
- Viranta, S. 1994. Limb bone proportions and body mass of cave bear (*Ursus spelaeus*). *Historical Biology*. 7: 293-250.
- von den Driesch, A. 1976. A guide to the measurement of animal bones from archaeological sites. Harvard University Press: Cambridge, MA. 136 pp.
- Weber, M. 1904. *Die Saugetiere*. Jena. 898 pp.
- Werdelin, L., McDonald, H., Shaw, C. 2018. *Smilodon: The Iconic Sabertooth*. Johns Hopkins University Press, Baltimore, 241 pp.
- Wheeler, J., Adagio, L., D'Amico, G., Hierro, J., Hagge, M., Lattanzi, D., Schieda, F., Sanfilippo, S. 2002. Fracturas de los huesos largos en caninos inmaduros. *Ciencias Veterinaria*. 4(1): 57-67.
- Wilson, T., Wilson, D., Zimanske, J. 2013. Pneumothorax as a predatory goal for the sabertooth cat (*Smilodon fatalis*). *Open Journal of Animal Sciences*. 3(1): 42-45.
- Woodburne, M. O. 2010. The Great American Biotic Interchange: Dispersals, Tectonics, Climate, Sea Level and Holding Pens. *Journal of Mammal Evolution*. 17: 245-264.
- Woodburne, M. O., Cione, A. L., Tonni, E. P. 2006. Central American provincialism and the Great American Biotic Interchange, en 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 y Centro de Geociencias, Publicación Especial 4: 73–101.
- Wroe, S., McHenry, C., Thomason, J. 2005. Bite club: comparative bite force in big biting mammals and the prediction of predatory behavior in fossil taxa. *Proceedings of the Royal Society B*. 272: 619-625.

ANEXO 1

Materiales

Anexo 1: Materiales estudiados en esta tesis

Felidae



Figura 1: AC 896, mandíbula completa asignada a *Panthera onca*, en vista A) oclusal, B) lateral derecha. Escala 10 cm.



Figura 2: IC 188, metacarpo II derecho asignado a cf. *Panthera onca*, en vista A) frontal, B) externa, C) posterior, D) interna. Escala 5 cm.

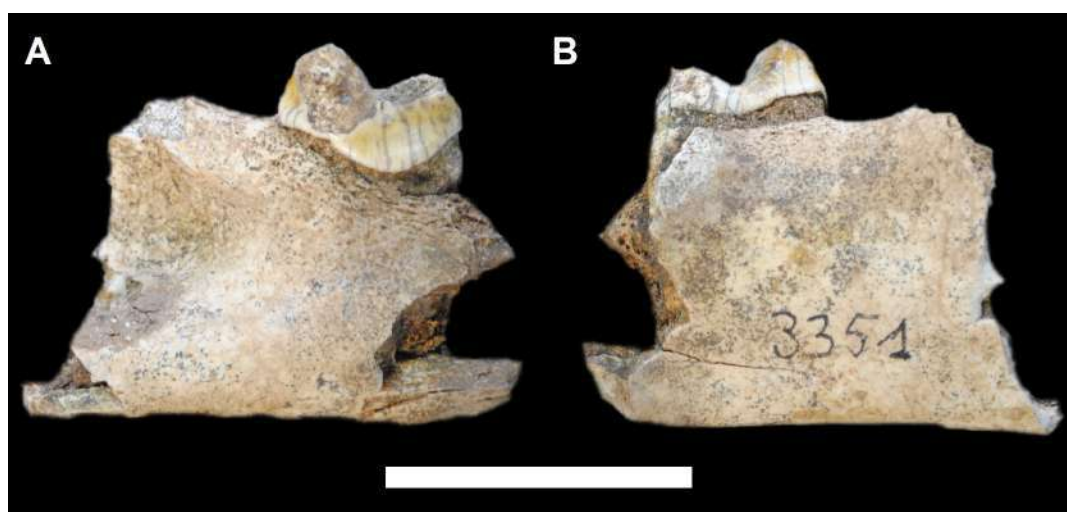


Figura 3: FC-DPV 3351, fragmento de mandíbula asignada a cf. *Puma concolor*, en vista A) lateral externa, B) lateral interna. Escala 3 cm.



Figura 4: IC 256, fragmento de hemimandíbula derecha asignada a cf. *Puma concolor*, en vista A) lateral externa, B) oclusal. Escala 3 cm.



Figura 5: CJG SN, húmero izquierdo asignado a *Smilodon* sp., en vista A) frontal, B) posterior. Escala 10 cm.



Figura 6: CRB 27, húmero izquierdo asignado a *Smilodon* sp., en vista A) frontal, B) posterior. Escala 10 cm.

A**B**

Figura 7: CRB 28, húmero izquierdo asignado a *Smilodon* sp., en vista A) frontal, B) posterior. Escala 10 cm.



Figura 8: IC 651, húmero derecho asignado a *Smilodon* sp., en vista A) frontal, B) posterior. Escala 10 cm.

A**B**

Figura 9: IC 653, húmero derecho asignado a *Smilodon* sp., en vista A) frontal, B) posterior. Escala 10 cm.



Figura 10: IC 656, húmero izquierdo asignado a *Smilodon* sp., en vista A) frontal, B) posterior. Escala 10 cm.



Figura 11: IC 1064, húmero derecho asignado a *Smilodon* sp., en vista A) frontal, B) posterior. Escala 10 cm.

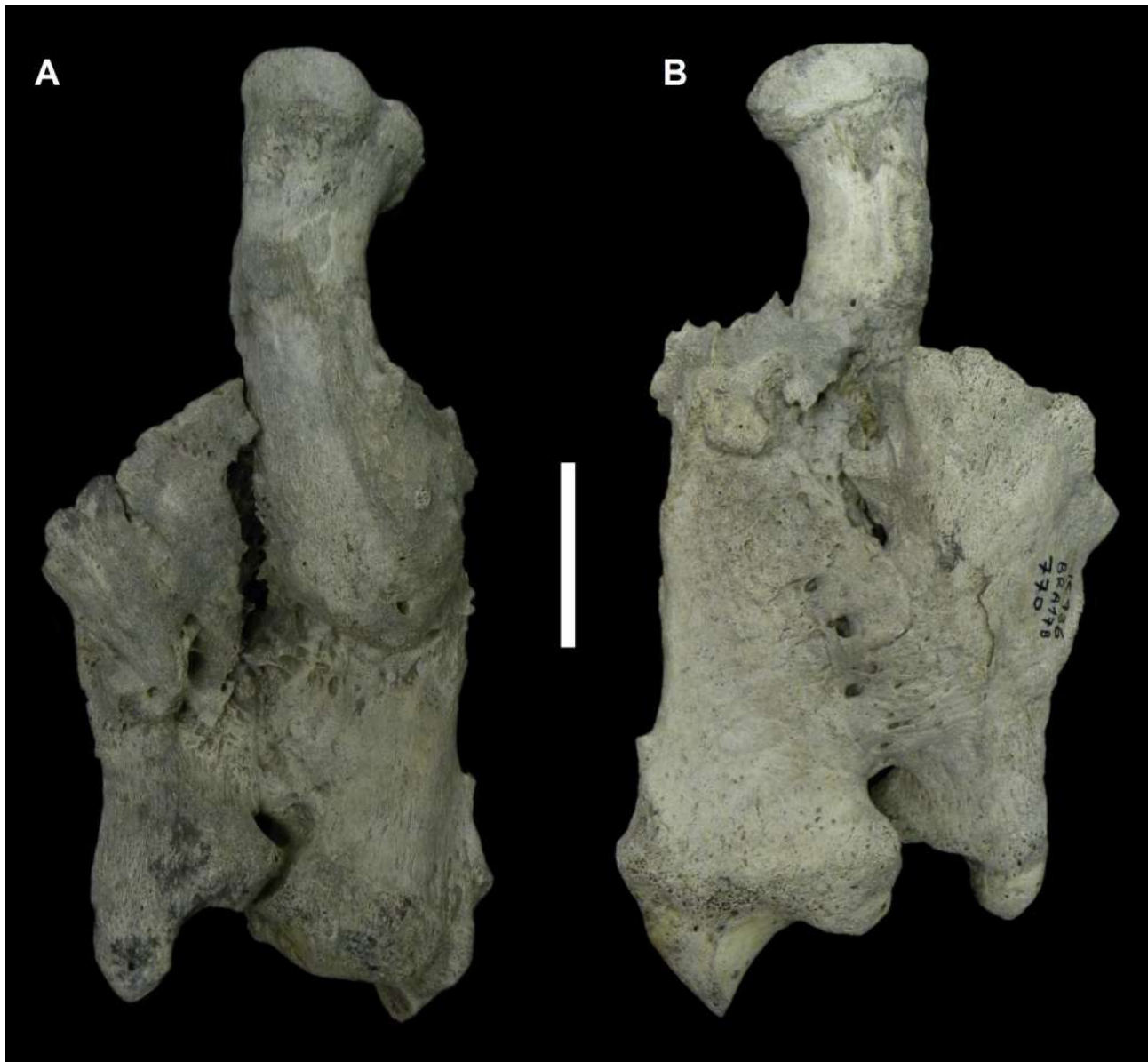


Figura 12: IC 936, radio y ulna asignados a *Smilodon* sp., en vista A) frontal, B) posterior. Escala 5 cm.



Figura 13: CLR SN, radio izquierdo asignado a *Smilodon* sp., en vista A) frontal, B) posterior; con detalle de paleopatología en su extremo proximal (vistas C y D). Escala 10 cm (A y B), escala 5 cm (C y D).



Figura 14: FC-DPV 3362, cráneo casi completo asignado a *Smilodon fatalis*, en vista A) dorsal, B) ventral y C) lateral izquierda. Escalas 10 cm.



Figura 15: IC 1444, hemimandíbula izquierda asignada a *Smilodon* cf. *S. fatalis*, en vista A) lateral izquierda, B) oclusal. Escala 10 cm.



Figura 16: IC 654, fémur derecho asignado a *Smilodon* cf. *S. fatalis*, en vista A) frontal, B) posterior. Escala 10 cm.



Figura 17: IC 652, tibia izquierda asignada a *Smilodon* aff. *S. fatalis*, en vista A) frontal, B) posterior. Escala 10 cm.

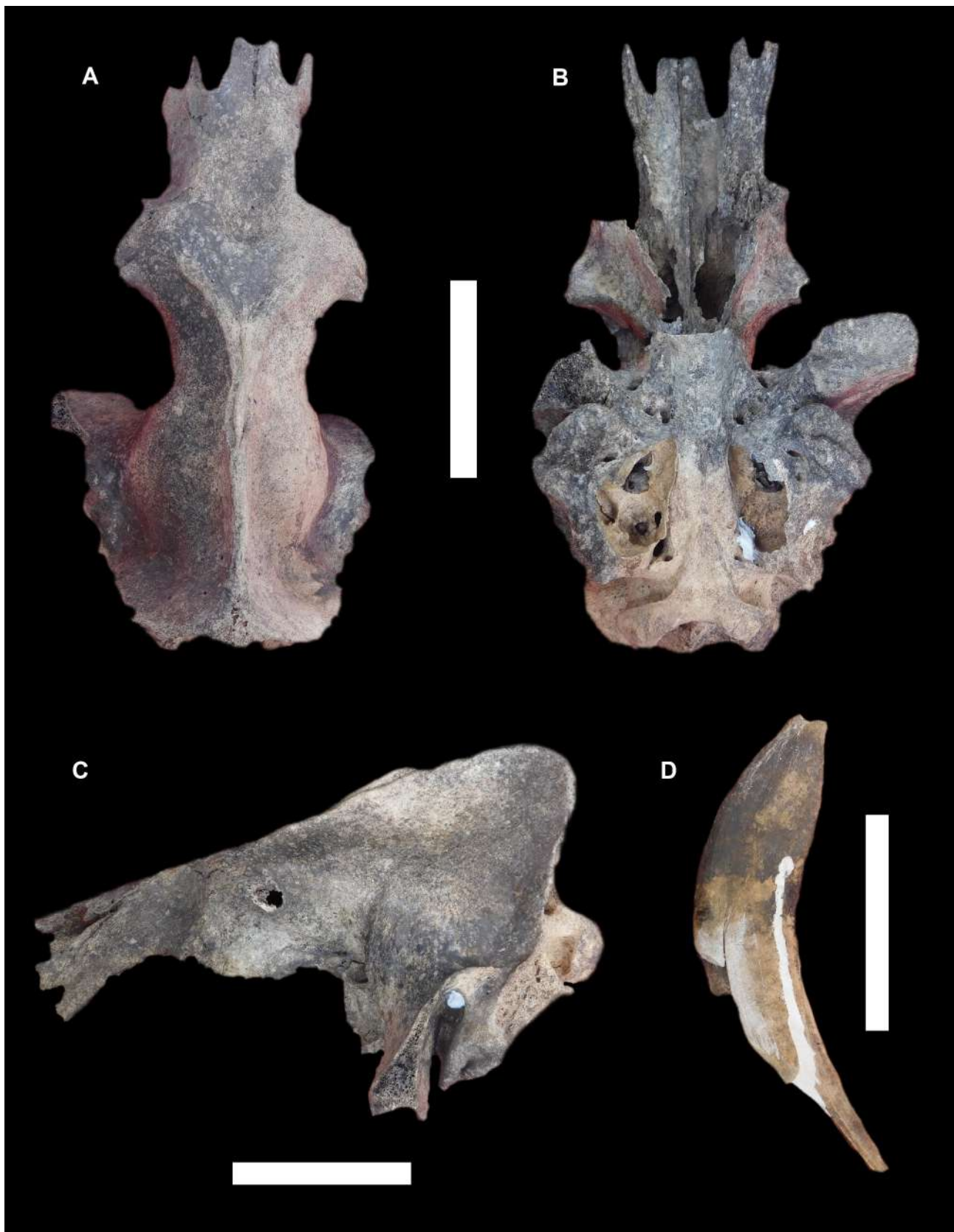


Figura 18: CPG 33-2, cráneo parcialmente completo y canino superior asignado a *Smilodon populator*, en vista A) dorsal de cráneo, B) ventral de cráneo, C) lateral izquierda de cráneo, D) canino en vista lateral. Escalas 10 cm.

Canidae



Figura 19: FC-DPV 3044, fragmento de diáfisis y distal de húmero izquierdo asignado a *Canidae* indet., en vista A) frontal, B) posterior. Escala 10 cm.



Figura 20: FC-DPV 3093, húmero derecho asignado a *Lycalopex gymnocercus*, en vista A) frontal, B) posterior. Escala 5 cm.



Figura 21: IC 737, húmero izquierdo asignado a *Lycalopex gymnocercus*, en vista A) frontal, B) posterior. Escala 5 cm.

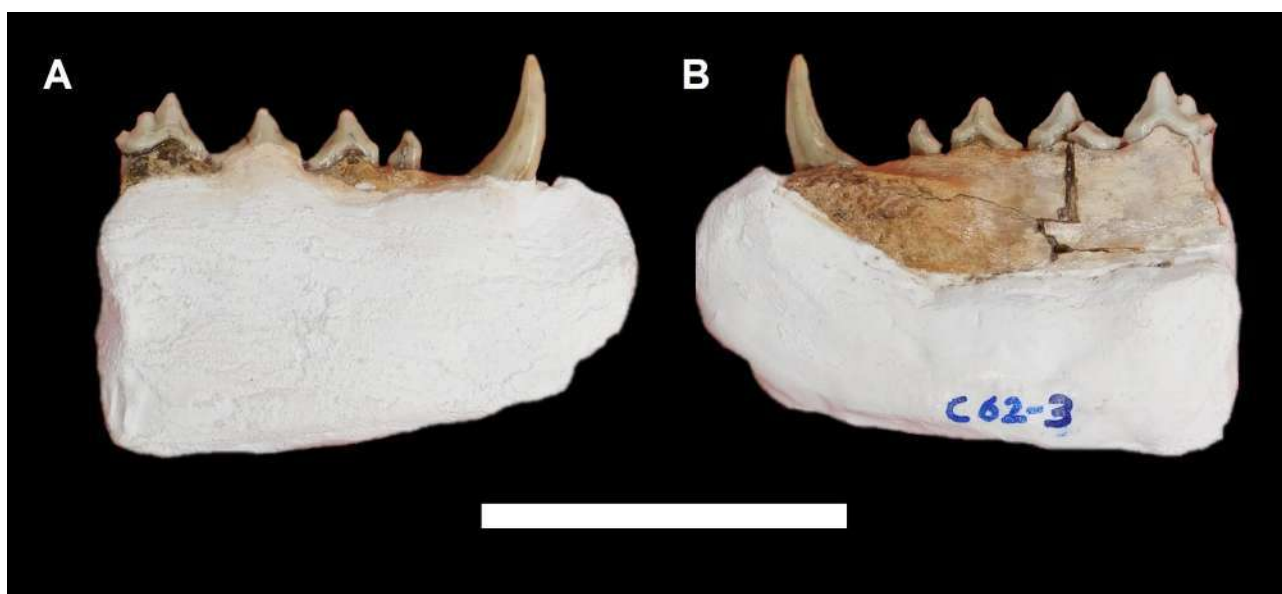


Figura 22: CPG 62-3, fragmento de rama mandibular derecha asignada a *Dusicyon avus*, en vista A) lateral externa, B) lateral interna. Escala 5 cm.



Figura 23: IC 192, hemimandíbula izquierda asignada a *Dusicyon* cf. *D. avus*, en vista A) lateral externa, B) oclusal. Escala 5 cm.



Figura 24: FC-DPV 3168, fragmento de rama mandibular izquierda asignada a cf. *Protocyon troglodytes*, en vista A) lateral externa, B) oclusal. Escala 3 cm.

Ursidae



Figura 25: CPG 62-9, fémur derecho (A, B) e izquierdo (C, D), fragmento de tibia derecha (E, F), en vistas anterior y posterior respectivamente, asignados a *Arctotherium* sp. Escalas 10 cm.



Figura 26: IC 1032, cráneo completo asignado a *Arctotherium tarijense*, en vista A) dorsal, B) ventral, C) lateral derecha. Escalas 10 cm.

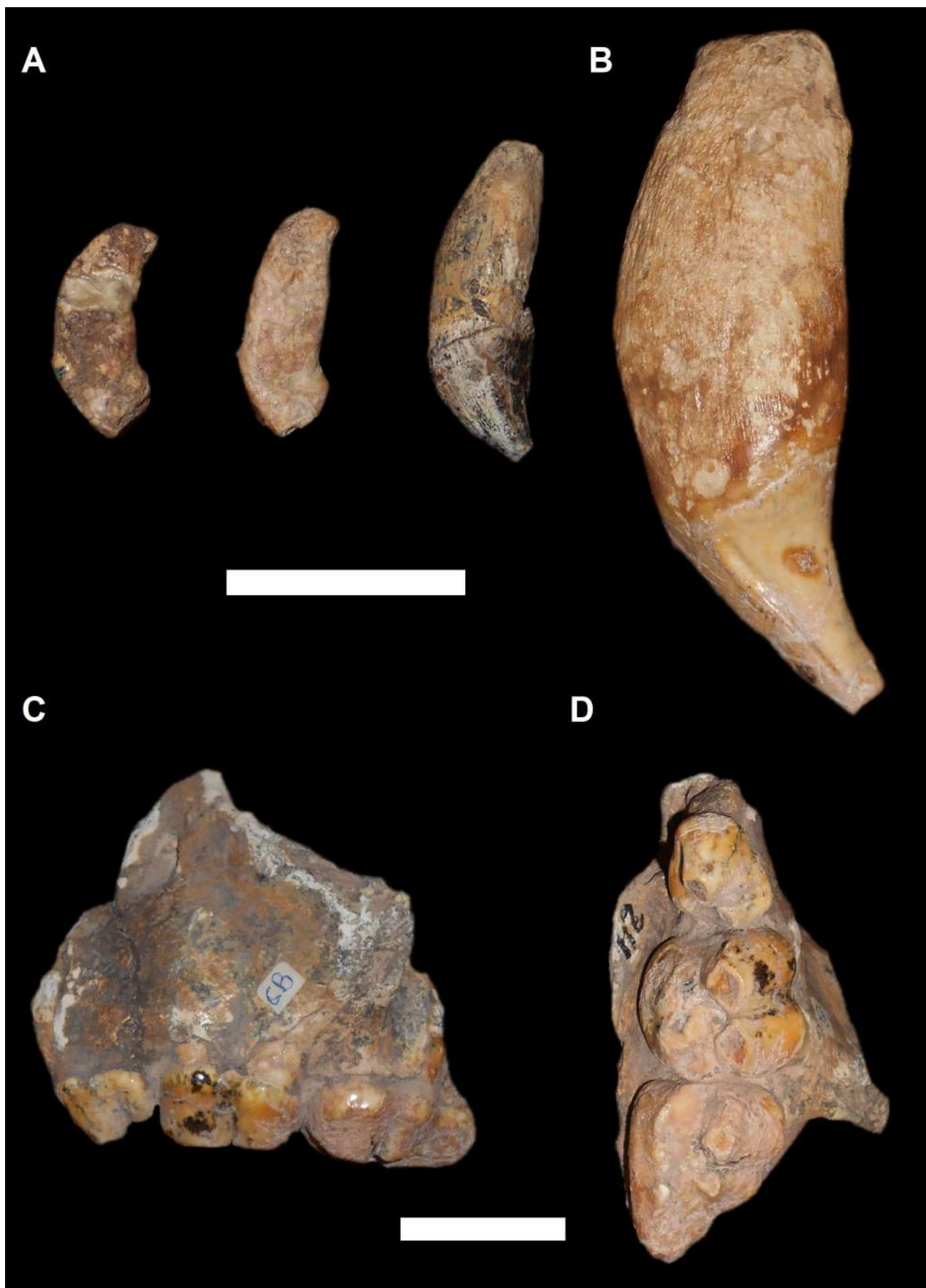


Figura 27: CRB 24, tres incisivos superiores (A), un canino superior (B), fragmento de paladar izquierdo, con PM4, M1 y M2, en vista lateral externa (C) y oclusal (D) asignados a *Arctotherium* cf. *A. tarijense*. Escalas 3 cm.

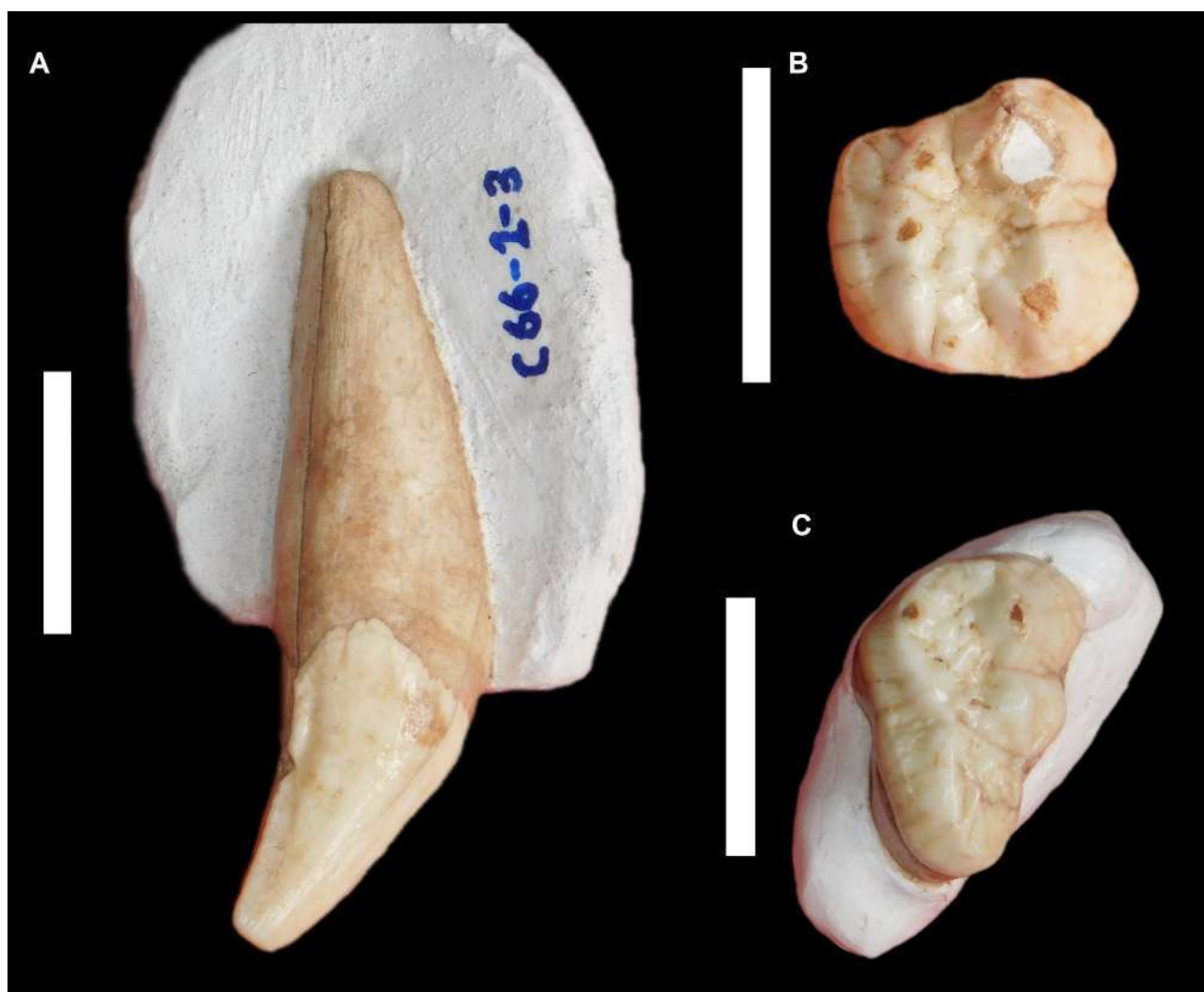


Figura 28: CPG 66-1, un canino superior (A), un M1 (B) y M2 (C) izquierdos, en vista oclusal, asignados a *Arctotherium* cf. *A. tarijense*. Escalas 3 cm.



Figura 29: IC 182, fragmento de rama mandibular izquierda asignada a *Arctotherium* cf. *A. tarijense*, en vista A) lateral externa, B) oclusal. Escalas 10 cm.

A



B



Figura 30: CLS SN, fragmento de rama mandibular derecha asignada a *Arctotherium* cf. *A. bonariense*, en vista A) lateral externa, B) oclusal. Escala 10 cm.

Mustelidae



Figura 31: IC 1482, fragmento de rama mandibular izquierda asignada a *Lontra* sp., en vista A) lateral externa, B) oclusal. Escala 3 cm.

Didelphidae

A



B



Figura 32: MNHN-P 3000, fragmento de mandíbula derecha asignada a *Didelphis* cf. *D. albiventris*, en vista A) lateral externa, B) oclusal. Escala 3 cm.

A



B



C



Figura 33: CPG 80-1-2, húmero izquierdo asignado a *Didelphis* cf. *D. albiventris*, en vista A) lateral interna, B) frontal, C) posterior. Escala 5 cm.

Otros materiales*



Figura 34: MNHN-P 229, mandíbula asignada a *Arctotherium* sp., en vista A) oclusal, B) lateral derecha. Escalas 10 cm.

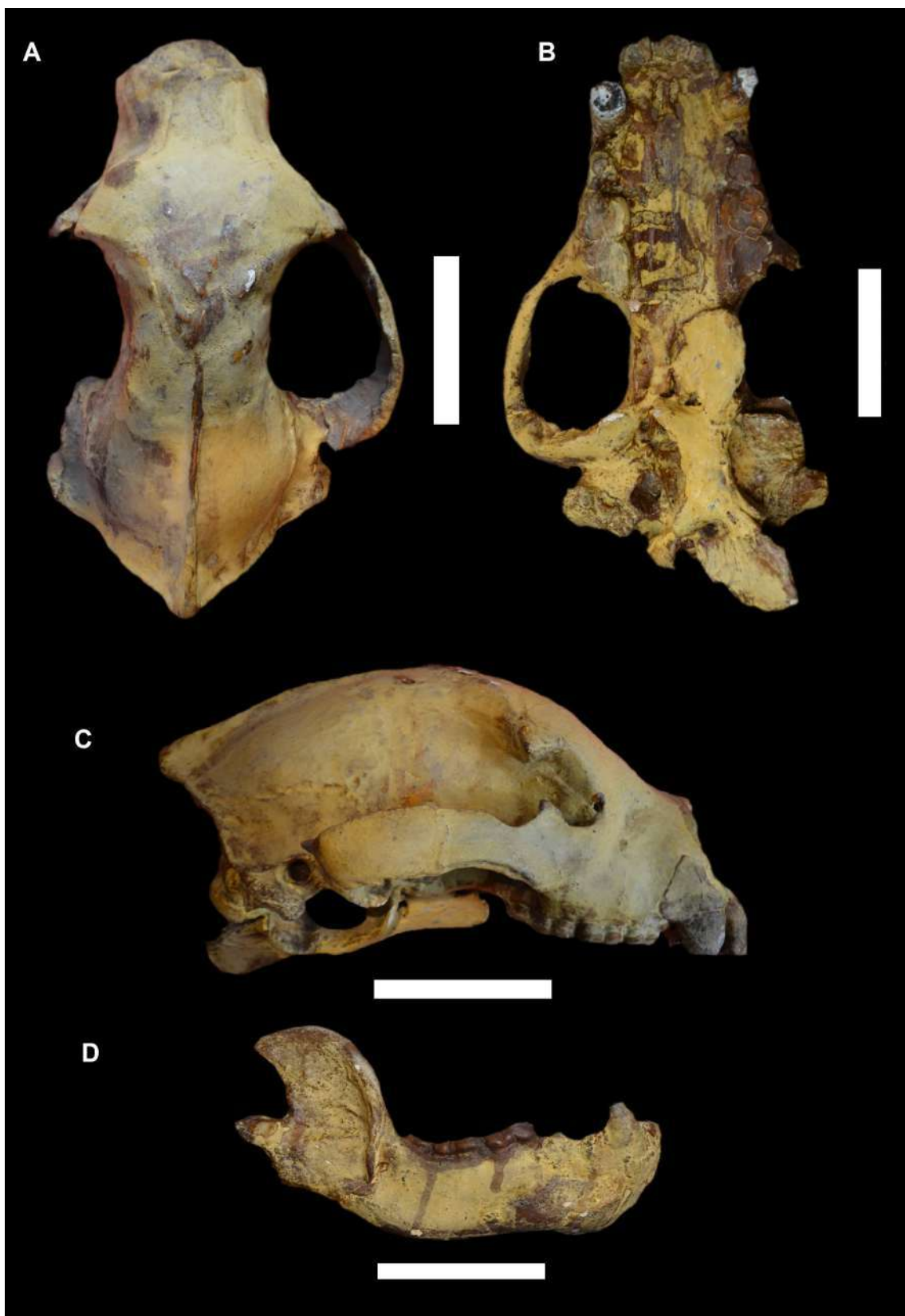


Figura 35: MUARN SN (Ex-GALY SN), cráneo y mandíbula asignados a *Arctotherium tarijense*. Cráneo en vista A) dorsal, B) ventral, C) lateral derecha; mandíbula en vista lateral derecha (D). Escalas 10 cm.

* Por imágenes referidas a los restantes materiales de esta sección remitirse al Anexo 5.

ANEXO 2

Biomecánica

Anexo 2A: Datos y resultados de la fuerza de mordida del cráneo (BF) para los materiales fósiles

	CBM 13 (<i>S. fatalis</i>)	FC-DPV 3362 (<i>S. fatalis</i>)	MNHN-P 957 (<i>S. populator</i>)	IC 1032 (<i>A. tarijense</i>)	MUARN SN (<i>A. tarijense</i>)
BF canino izquierdo (N)	871,34	672,84	1451,21	---	---
BF canino derecho (N)	881,57	663,73	1492,87	840,76	1496,64
BF canino promedio (N)	876,45	668,29	1472,04	840,76	1496,64
BF PM4 izquierdo (N)	1541,83	1224,82	2509,23	---	---
BF PM4 derecho (N)	1528,91	663,73	2651,21	1014,61	1895,75
BF PM4 promedio (N)	1535,37	1215,66	2580,22	1014,61	1895,75
BFQ canino (rango)	64,74 (30,90-135,66)	39 (18,13-83,91)	55,04 (24,34-124,45)	71,95 (58,40-88,65)	119,09 (96,36-147,17)
BFQ PM4 (rango)	75,17 (34-166,20)	47,19 (20,75-107,32)	64,59 (26,93-154,92)	58,51 (47,38-72,25)	101,79 (82,17-126,08)

Resultados de las estimaciones de fuerza de mordida del cráneo para los materiales fósiles: BF, fuerza de mordida (en Newtons); BFQ, cociente de fuerza de mordida (por detalles de esta sección ver Materiales y métodos).

Datos y resultados del cociente entre los brazos de palanca (l_0 canino e l_0 PM4) y LCB para los materiales de *Smilodon*

Smilodon fatalis

CBM 13

l_0 canino izquierdo 15.20 cm
 l_0 canino derecho 15.47 cm

l_0 PM4 izquierdo 8.59 cm
 l_0 PM4 derecho 8.92 cm

LCB 28.95 cm

FC-DPV 3362

l_0 canino izquierdo 15.93 cm
 l_0 canino derecho 15.94 cm

Smilodon populator

MNHN-P 957

l_0 canino izquierdo 18.8 cm
 l_0 canino derecho 19.1 cm

l_0 PM4 izquierdo 10.87 cm
 l_0 PM4 derecho 10.76 cm

LCB 37.9 cm

I_0 PM4 izquierdo 8.75 cm

I_0 PM4 derecho 8.77 cm

LCB 32.41 cm

	CBM 13 (<i>S. fatalis</i>)	FC-DPV 3362 (<i>S. fatalis</i>)	MNHN-P 957 (<i>S. populator</i>)
I_0 canino izquierdo/LCB	0.53	0.49	0.50
I_0 canino derecho/LCB	0.53	0.49	0.50
I_0 PM4 izquierdo/LCB	0.30	0.27	0.29
I_0 PM4 derecho/LCB	0.31	0.27	0.28

Cociente entre los brazos de palanca (I_0 canino e I_0 PM4) y LCB. Abreviaturas en Materiales y métodos.

Datos y resultados del cociente entre los brazos de palanca (I_0 canino e I_0 PM4) y LCB para los materiales de *Arctotherium tarijense*

IC 1032

I_0 canino derecho 17.1 cm

I_0 PM4 derecho 14.2 cm

LCB 29.3 cm

MUARN SN

I_0 canino derecho 19.0 cm

I_0 PM4 derecho 15.0 cm

LCB 32.6 cm (dato tomado de Perea y Ubilla, 1983)

	IC 1032	MUARN SN
I_0 canino derecho/LCB	0.58	0.58
I_0 PM4 derecho/LCB	0.48	0.46

Cociente entre los brazos de palanca (I_0 canino e I_0 PM4) y LCB. Abreviaturas en Materiales y métodos.

Anexo 2B: Datos y resultados de los perfiles de fuerza mandibular (MFP) para los materiales fósiles

Datos y resultados de los parámetros del MFP para el material AC 896 (*Panthera onca*). Abreviaturas en Materiales y métodos.

AC 896	x (cm)	y (cm)	L (cm)	Zx (cm3)	Zy (cm3)	log(Zx/L)	log(Zy/L)	Zx/Zy	Zx/L	Zy/L
canino	3,58	3,32	15,08	4,1773902324	3,8740043496	-0,557496294599514	-0,590241237539352	1,0783132530	0,277015267	0,256896840
pm3	3,61	2,07	13,68	2,648412684225	1,518618907575	-0,713100438173408	-0,954637294622148	1,7439613526	0,193597418	0,111010154
pm3-pm4	3,38	1,92	12,09	2,1534537024	1,2232636416	-0,749290761659457	-0,994906233233562	1,7604166666	0,178118585	0,101179788
pm4-m1	3,58	2	9,7	2,51650014	1,405866	-0,585974775372059	-0,838827806351952	1,79	0,259433004	0,144934639
m1	3,81	1,8	7,52	2,5652126115	1,21191147	-0,467094474194642	-0,792746944766955	2,1166666666	0,341118698	0,161158440

Datos y resultados de los parámetros del MFP para el material CGF 104 (*Panthera onca*). Abreviaturas en Materiales y métodos.

CGF 104	x (cm)	y (cm)	L (cm)	Zx (cm3)	Zy (cm3)	log(Zx/L)	log(Zy/L)	Zx/Zy	Zx/L	Zy/L
canino	4,74	3,22	16,63	7,1025363486	4,8249297558	-0,369478784233062	-0,537401254211316	1,47204968944099	0,4270917828	0,290134080
pm3	4,47	1,96	15,04	3,8447847207	1,6858563876	-0,592375808692819	-0,950427260468279	2,28061224489796	0,2556372819	0,112091515
pm3-pm4	4,16	1,86	13,19	3,1600977408	1,4129283168	-0,620544280132508	-0,970124666541334	2,23655913978495	0,2395828461	0,107121176
pm4-m1	4,36	1,92	10,59	3,5832335616	1,5779377152	-0,470620842924307	-0,826806103489344	2,27083333333333	0,3383601096	0,149002617
m1	4,53	1,84	8,25	3,7069364178	1,5056871984	-0,347438811572269	-0,738719190575564	2,46195652173913	0,4493256264	0,182507539

Datos y resultados de los parámetros del MFP para el material CLS SN (cf. *Arctotherium bonariense*). Abreviaturas en Materiales y métodos.

CLS SN	x (cm)	y (cm)	L (cm)	Zx (cm3)	Zy (cm3)	log(Zx/L)	log(Zy/L)	Zx/Zy	Zx/L	Zy/L
canino	4,72	4,16	17,71	9,0986767872	8,0191727616	-0,2892403233527	-0,34408899136004	1,1346153846153	0,513759276	0,452804786
pm4	4,93	2,01	15,66	4,796128450575	1,955419510275	-0,5139009518045	-0,90355181366126	2,4527363184079	0,306266184	0,124867146
pm4-m1	4,76	1,94	14,52	4,3153551672	1,7587792068	-0,5269500710504	-0,91675529384067	2,4536082474226	0,297200769	0,121128044
m1-m2	4,43	2,08	11,67	4,0074830796	1,8816173376	-0,4641991586940	-0,79253954995432	2,1298076923076	0,343400435	0,161235418
m2-m3	4,62	2,09	9,1	4,3795667223	1,98123256485	-0,3176102451553	-0,66210593460040	2,2105263157894	0,481271068	0,217717864
m3	5,21	2,04	7,59	5,4363389157	2,1286240668	-0,1449352519280	-0,55214280780170	2,5539215686274	0,716250186	0,280451128

Datos y resultados de los parámetros del MFP para el material MNHN-P 229 (*Arctotherium* sp.). Abreviaturas en Materiales y métodos.

MNHN-P 229	x (cm)	y (cm)	L (cm)	Zx (cm3)	Zy (cm3)	log(Zx/L)	log(Zy/L)	Zx/Zy	Zx/L	Zy/L
canino	5,973	6,252	23,211	21,8980230605829	22,9208840071596	-0,02528894279	-0,00546248819	0,955374280	0,943432986	0,987500926
pm4-m1	5,983	2,75	19,8	9,66432684958125	4,4420690015625	-0,311493580804	-0,6490798898	2,175636363	0,488097315	0,224346919
m1-m2	6,185	3,056	16,1	11,47713969633	5,670838951008	-0,14699220825	-0,4531785623	2,023887434	0,712865819	0,352226021
m2-m3	6,458	3,092	12,713	12,6600807731244	6,0614694565656	-0,001811570439	-0,3216701258	2,088615782	0,995837392	0,476793003
m3	6,959	2,972	11,425	14,1300398942241	6,0345564830628	0,092287179279	-0,27721085212	2,341520861	1,236764979	0,528188751

Datos y resultados de los parámetros del MFP para el material MUARN SN (*Arctotherium tarijense*). Abreviaturas en Materiales y métodos.

MUARN SN	x (cm)	y (cm)	L (cm)	Zx (cm3)	Zy (cm3)	log(Zx/L)	log(Zy/L)	Zx/Zy	Zx/L	Zy/L
canino	6,6	3,5	19,8	14,9677605	7,93744875	-0,1215083648850	-0,39698425607665	1,88571428571	0,7559475	0,40088125
pm4	6,5	2,4	---	9,954945	3,675672	---	---	2,70833333333	---	---
pm4-m1	6,35	2,25	15,9	8,906988234375	3,156019453125	-0,25166624568268	-0,70225745286329	2,82222222222	0,560187939	0,198491789
m1-m2	5,75	2,4	12,5	7,79018625	3,251556	-0,2053621719747	-0,58481877495275	2,39583333333	0,6232149	0,26012448
m2-m3	5,9	2,4	10	8,2019322	3,3363792	-0,08608382506165	-0,4767245949921	2,45833333333	0,82019322	0,33363792
m3	7,3	2,9	---	15,172062675	6,027257775	---	---	2,51724137931	---	---

Datos y resultados de los parámetros del MFP para el material FC-DPV 777 (*Lycalopex gymnocercus*). Abreviaturas en Materiales y métodos.

FC-DPV 777	x (cm)	y (cm)	L (cm)	Zx (cm3)	Zy (cm3)	log(Zx/L)	log(Zy/L)	Zx/Zy	Zx/L	Zy/L
pm1	1,073	0,677	8,509	0,076522477537275	0,048281190393975	-2,04608950109	-2,2461005543	1,58493353	0,008993122	0,005674132
pm1-pm2	1,194	0,68	8,133	0,095174033724	0,05420296728	-1,93173229606	-2,1762277101	1,75588235	0,011702205	0,006664572
pm2-pm3	1,202	0,673	7,303	0,0954607648071	0,05344849809915	-1,88367639114	-2,1355657945	1,78603268	0,013071445	0,007318704
pm3-pm4	1,212	0,659	6,382	0,0950367473748	0,0516742710561	-1,82706523566	-2,0916824408	1,83915022	0,014891373	0,008096877
pm4-m1	1,298	0,698	5,448	0,1154531316246	0,0620849660046	-1,67383138141	-1,9432506512	1,85959885	0,021191837	0,011395918
m1-m2	1,357	0,733	3,912	0,132514859336475	0,071579507659275	-1,47013426621	-1,7376101392	1,85129604	0,033873941	0,018297420
m2-m3	1,458	0,58	3,173	0,121044190806	0,04815201006	-1,41852612063	-1,8188556510	2,51379310	0,038148184	0,015175546
m3	1,472	0,677	2,832	0,1440141609984	0,0662347737744	-1,29368805038	-1,6310071917	2,17429837	0,050852457	0,023387985

Datos y resultados de los parámetros del MFP para el material FC-DPV 875 (*Didelphis cf. D. albiventris*). Abreviaturas en Materiales y métodos.

FC-DPV 875	x (cm)	y (cm)	L (cm)	Zx (cm ³)	Zy (cm ³)	log(Zx/L)	log(Zy/L)	Zx/Zy	Zx/L	Zy/L
canino	1,015	1,249	7,555	0,126326781879375	0,155450394647625	-1,77673903585	-1,6866426397	0,812650120	0,016720950	0,020575829
pm2-pm3	1,342	0,601	6,269	0,1062625940607	0,04758853877085	-1,77081785622	-2,1196959000	2,232945091	0,016950485	0,007591089
pm3-m1	1,324	0,603	5,847	0,1037753465364	0,0472632431733	-1,75083890154	-2,0924095745	2,195688225	0,017748477	0,008083332
m1-m2	1,27	0,58	5,36	0,09184094535	0,0419431089	-1,76612844427	-2,1065041716	2,189655172	0,017134504	0,007825206
m2-m3	1,389	0,61	4,874	0,11554076439675	0,0507414444075	-1,62515028842	-1,9825226991	2,277049180	0,023705532	0,010410636
m3-m4	1,332	0,602	4,294	0,1048590336024	0,0473912449164	-1,61225618923	-1,9571639228	2,212624584	0,024419896	0,011036619
m4	1,351	0,6	3,628	0,107513464905	0,047748393	-1,52820442001	-1,8807085186	2,251666666	0,029634361	0,013161078

Datos y resultados de los parámetros del MFP para el material FC-DPV 1890 (*Panthera onca*). Abreviaturas en Materiales y métodos.

FC-DPV 1890	x (cm)	y (cm)	L (cm)	Zx (cm ³)	Zy (cm ³)	log(Zx/L)	log(Zy/L)	Zx/Zy	Zx/L	Zy/L
canino	4,805	3,075	15,385	6,97000057720312	4,46051025492188	-0,34386468652	-0,5377129584	1,562601626	0,453038711	0,289925918
pm4-m1	3,923	1,779	10,875	2,68790227136393	1,21890852428153	-0,607015791341	-0,95045815138	2,205171444	0,247163427	0,112083542
m1	3,921	1,744	8,393	2,6323344961452	1,1708215662528	-0,50357614797	-0,8554265096	2,248279816	0,313634516	0,139499769

Datos y resultados de los parámetros del MFP para el material FC-DPV 2890 (*Leopardus pardalis*). Abreviaturas en Materiales y métodos.

FC-DPV 2890	x (cm)	y (cm)	L (cm)	Zx (cm ³)	Zy (cm ³)	log(Zx/L)	log(Zy/L)	Zx/Zy	Zx/L	Zy/L
canino	1,828	1,468	8,553	0,4815920935056	0,3867490116336	-1,249439123710	-1,344689259	1,245231607	0,056306803	0,045217936
pm3	2,094	0,945	8,121	0,4068048042135	0,1835866953112	-1,3002234373528	-1,645768306	2,215873015	0,050092944	0,022606414
pm3-pm4	1,99	0,926	6,862	0,360012889005	0,167523585537	-1,28013266427635	-1,612374754	2,149028077	0,052464717	0,024413230
pm4-m1	2,068	1,078	5,691	0,4526064509736	0,2359331499756	-1,09946784597134	-1,382399619	1,918367346	0,079530214	0,041457239
m1	2,065	1,035	4,671	0,43329269950312	0,2171709171843	-1,03262849556755	-1,332608201	1,995169082	0,092762299	0,046493452

Datos y resultados de los parámetros del MFP para el material IC 182 (cf. *Arctotherium tarijense*). Abreviaturas en Materiales y métodos.

IC 182	x (cm)	y (cm)	L (cm)	Zx (cm3)	Zy (cm3)	log(Zx/L)	log(Zy/L)	Zx/Zy	Zx/L	Zy/L
pm4-m1	6,04	2,99	18,45	10,7089274292	5,3012736777	-0,23625039498593	-0,5416161452826	2,020066889	0,580429670	0,287331906
m1-m2	6,13	3,36	14,46	12,3954168492	6,7942252224	-0,06690715658938	-0,3280283537179	1,824404761	0,857221082	0,469863431
m2-m3	6,31	3,31	11,42	12,938609993925	6,787131391425	0,054221518296614	-0,2259798471718	1,906344410	1,132978108	0,594319736

Datos y resultados de los parámetros del MFP para el material IC 192 (cf. *Dusicyon avus*). Abreviaturas en Materiales y métodos.

IC 192	x (cm)	y (cm)	L (cm)	Zx (cm3)	Zy (cm3)	log(Zx/L)	log(Zy/L)	Zx/Zy	Zx/L	Zy/L
canino	1,25	1,88	11,49	0,2883890625	0,43373715	-1,60034124346604	-1,42309340721041	0,6648936170212	0,025099135	0,037749099
pm1-pm2	1,51	0,86	10,71	0,19250998305	0,1096414473	-1,74533621505949	-1,98981471110909	1,7558139534883	0,017974788	0,010237296
pm2-pm3	1,63	0,76	9,63	0,1982392797	0,0924305844	-1,68643657609337	-2,01781058821654	2,1447368421052	0,020585594	0,009598191
pm3-pm4	1,73	0,74	8,59	0,21743268855	0,0930058899	-1,59666832790022	-1,96548271129804	2,3378378378378	0,025312303	0,010827228
pm4-m1	1,89	0,86	7,32	0,30159418905	0,1372333347	-1,38508811152588	-1,72705146445556	2,1976744186046	0,041201391	0,018747723
m1-m2	1,97	0,8	5,38	0,304805886	0,12377904	-1,2467589264088	-1,63813516557845	2,4625	0,056655369	0,023007256
m2-m3	2,01	0,78	4,36	0,30937671765	0,1200566367	-1,14899886179467	-1,56010031652468	2,5769230769230	0,070957962	0,027535925
m3	2,06	0,74	4,05	0,3082954182	0,1107468978	-1,11848795280293	-1,56312345344111	2,7837837837837	0,076122325	0,027344913

Datos y resultados de los parámetros del MFP para el material IC 1444 (*Smilodon* cf. *S. fatalis*). Abreviaturas en Materiales y métodos.

IC 1444	x (cm)	y (cm)	L (cm)	Zx (cm3)	Zy (cm3)	log(Zx/L)	log(Zy/L)	Zx/Zy	Zx/L	Zy/L
pm4	3,53	1,96	12,25	2,3977637607	1,3313362524	-0,708329696625974	-0,963848330657321	1,80102040816327	0,195735817	0,108680510
pm4-m1	4,46	2,11	9,72	4,1205300213	1,94939873205	-0,372713182261842	-0,697765585676292	2,11374407582938	0,423922841	0,200555425
m1	4,18	1,98	7,09	3,3963986826	1,6088204286	-0,319627571429009	-0,644138662942513	2,11111111111111	0,479040716	0,226914023

Datos y resultados de los parámetros del MFP para el material IC 1482 (*Lontra* sp.). Abreviaturas en Materiales y métodos.

IC 1482	x (cm)	y (cm)	L (cm)	Zx (cm3)	Zy (cm3)	log(Zx/L)	log(Zy/L)	Zx/Zy	Zx/L	Zy/L
pm3-m1	1,59	0,85	4,79	0,210966784875	0,112780985625	-1,35612142911691	-1,62809962772307	1,870588235294	0,044043170	0,023545090
m1-m2	1,65	0,86	3,35	0,22986203625	0,1198068795	-1,16357755742301	-1,44656305039335	1,918604651162	0,068615533	0,035763247

Anexo 2C: Datos y resultados de los perfiles de fuerza mandibular (MFP) para los materiales comparativos

Datos y resultados de los parámetros del MFP para los materiales de *Lycalopex gymnocercus*. Abreviaturas en Materiales y métodos.

ZVC-M 1123	x (cm)	y (cm)	L (cm)	Zx (cm3)	Zy (cm3)	log(Zx/L)	log(Zy/L)	Zx/Zy	Zx/L	Zy/L
canino	1,04	1,5	9,9	0,15927912	0,2297295	-1,79347634700185	-1,63441842724495	0,6933333333	0,0160888	0,023205
pm1	1,17	0,61	9,6	0,081978972075	0,042741173475	-2,06856876459402	-2,35142479132942	1,9180327868	0,008539476	0,004452205
pm1-pm2	1,25	0,75	9,01	0,115048828125	0,069029296875	-1,89384259162879	-2,11569134124515	1,6666666666	0,012769015	0,007661409
pm2-pm3	1,29	0,66	8,11	0,10782619155	0,0551668887	-1,87629658812833	-2,16734236288571	1,9545454545	0,013295461	0,006802329
pm3-pm4	1,23	0,64	7,24	0,0950585328	0,0494613504	-1,88174745939201	-2,16547259684752	1,921875	0,013129631	0,006831678
pm4-m1	1,3	0,68	6,28	0,11282271	0,059014956	-1,74556311647483	-2,02699755607543	1,9117647058	0,017965399	0,009397285
m1-m2	1,46	0,68	4,73	0,1423034844	0,0662783352	-1,52164560652025	-1,85348954959845	2,1470588235	0,030085303	0,014012333
m2-m3	1,66	0,64	4,01	0,1731398592	0,0667527168	-1,36474731261373	-1,7786754266699	2,59375	0,043177022	0,016646562
m3	1,74	0,65	3,56	0,1932025095	0,07217335125	-1,26543723482236	-1,69307312646211	2,6769230769	0,054270367	0,020273413

ZVC-M 5606	x (cm)	y (cm)	L (cm)	Zx (cm3)	Zy (cm3)	log(Zx/L)	log(Zy/L)	Zx/Zy	Zx/L	Zy/L
canino	0,94	1,41	9,15	0,1223138763	0,18347081445	-1,87394536426922	-1,69785410521353	0,6666666666	0,013367636	0,020051455
pm1	1,05	0,69	8,65	0,074684176875	0,049078173375	-2,06378750864523	-2,24612771697791	1,521739130	0,008634008	0,005673777
pm1-pm2	1,08	0,62	8,21	0,0709970184	0,0407575476	-2,06310304670483	-2,30413511269353	1,741935483	0,008647627	0,004964378
pm2-pm3	1,15	0,6	7,45	0,0779018625	0,04064445	-1,98060843171497	-2,26315502168494	1,9166666666	0,010456625	0,005455630
pm3-pm4	1,11	0,62	6,58	0,07499607885	0,0418897017	-1,94318733659993	-2,19611862588833	1,790322580	0,011397580	0,006366216
pm4-m1	1,2	0,65	5,85	0,0918918	0,049774725	-1,80387910740162	-2,07014699680639	1,846153846	0,015708	0,0085085
m1-m2	1,36	0,65	4,47	0,118029912	0,056411355	-1,57831543980619	-1,89894099153355	2,092307692	0,026404902	0,012619989
m2-m3	1,57	0,65	3,67	0,157294512375	0,065121931875	-1,36795249284831	-1,75093878861469	2,415384615	0,042859540	0,017744395
m3	1,66	0,63	3,3	0,1704345489	0,06468299145	-1,28695630440174	-1,70772384298821	2,634920634	0,051646833	0,019600906

ZVC-M 5613	x (cm)	y (cm)	L (cm)	Zx (cm3)	Zy (cm3)	log(Zx/L)	log(Zy/L)	Zx/Zy	Zx/L	Zy/L
canino	0,87	1,51	9,65	0,112206072825	0,194748471225	-1,93451095087	-1,69505325619	0,576158940	0,011627572	0,020181188
pm1	1,01	0,68	9,03	0,0681008559	0,0458500812	-2,12253518009	-2,29434764117	1,485294117	0,007541623	0,005077528
pm1-pm2	1,1	0,64	8,62	0,07602672	0,044233728	-2,05454101158	-2,28975372275	1,71875	0,008819805	0,005131522

pm2-pm3	1,16	0,6	7,78	0,079262568	0,04099788	-1,99191145820	-2,27821819705	1,933333333	0,010187990	0,005269650
pm3-pm4	1,15	0,59	7	0,076603498125	0,039300925125	-1,96084943772	-2,25069526643	1,949152542	0,010943356	0,005614417
pm4-m1	1,27	0,68	6,19	0,1076755911	0,0576530724	-1,75957338445	-2,03086819270	1,867647058	0,017395087	0,009313905
m1-m2	1,21	0,67	4,72	0,096304471725	0,053325616575	-1,69029554535	-1,94700611297	1,805970149	0,020403489	0,011297800
m2-m3	1,53	0,66	3,76	0,15167978595	0,0654304959	-1,39426013780	-1,75940763308	2,318181818	0,040340368	0,017401727
m3	1,72	0,64	3,44	0,1858821888	0,0691654656	-1,26732066483	-1,69666913775	2,6875	0,05403552	0,02010624

ZVC-M 401	x (cm)	y (cm)	L (cm)	Zx (cm3)	Zy (cm3)	log(Zx/L)	log(Zy/L)	Zx/Zy	Zx/L	Zy/L
canino	0,92	1,38	9,16	0,1146715416	0,1720073124	-1,90243982263305	-1,72634856357737	0,666666666	0,012518727	0,018778090
pm1	0,97	0,7	8,98	0,06466100025	0,0466625775	-2,1426339181781	-2,28430761243009	1,385714285	0,007200556	0,005196278
pm1-pm2	1,02	0,69	8,43	0,0704774763	0,04767593985	-2,0777772304212	-2,24752831144586	1,478260869	0,008360317	0,005655508
pm2-pm3	1,06	0,63	7,66	0,0694949409	0,04130359695	-2,04227557970703	-2,26824089551821	1,682539682	0,009072446	0,005392114
pm3-pm4	1	0,61	6,66	0,05988675	0,0365309175	-2,04614348421708	-2,26081364920631	1,639344262	0,008992004	0,005485122
pm4-m1	1,21	0,67	5,9	0,096304471725	0,053325616575	-1,78720555836596	-2,04391612598158	1,805970149	0,016322791	0,009038240
m1-m2	1,33	0,69	4,28	0,119826612675	0,062165686275	-1,55289048639929	-1,83789303662912	1,927536231	0,027996872	0,014524693
m2-m3	1,58	0,71	3,52	0,1740096897	0,07819422765	-1,30596923090775	-1,6533679691431	2,225352112	0,049434570	0,022214269
m3	1,68	0,7	3,14	0,193962384	0,08081766	-1,20921213466478	-1,58942337637638	2,4	0,061771459	0,025738108

ZVC-M 5617	x (cm)	y (cm)	L (cm)	Zx (cm3)	Zy (cm3)	log(Zx/L)	log(Zy/L)	Zx/Zy	Zx/L	Zy/L
canino	0,89	1,35	9,8	0,104981963625	0,159242304375	-1,97011138396521	-1,78916762211511	0,659259259	0,010712445	0,016249214
pm1	1,05	0,69	9,47	0,074684176875	0,049078173375	-2,10312138018369	-2,28546158851637	1,521739130	0,007886396	0,005182489
pm1-pm2	1,15	0,64	8,87	0,08309532	0,046244352	-2,02834705519816	-2,28286492156788	1,796875	0,009368130	0,005213568
pm2-pm3	1,18	0,58	78,08	0,0792853446	0,0389707626	-2,99334688654099	-3,30180090028418	2,034482758	0,001015437	0,000499113
pm3-pm4	1,08	0,63	7,19	0,0721421316	0,0420829101	-1,99853992001295	-2,23262312604631	1,714285714	0,010033676	0,005852977
pm4-m1	1,13	0,67	6,35	0,083990970525	0,049799955975	-1,87854112568185	-2,10554476646445	1,686567164	0,013226924	0,007842512
m1-m2	1,23	0,66	4,93	0,09802911195	0,0526009869	-1,70149185091411	-1,97185302681164	1,863636363	0,019884201	0,010669571
m2-m3	1,45	0,63	3,97	0,130040150625	0,056500203375	-1,48471304289713	-1,84674049567852	2,301587301	0,032755705	0,014231789
m3	1,56	0,6	3,53	0,143351208	0,05513508	-1,3913733483528	-1,80634669632362	2,6	0,040609407	0,015619002

Datos y resultados de los parámetros del MFP para los materiales de *Cerdocyon thous*. Abreviaturas en Materiales y métodos.

ZVC-M 2	x (cm)	y (cm)	L (cm)	Zx (cm3)	Zy (cm3)	log(Zx/L)	log(Zy/L)	Zx/Zy	Zx/L	Zy/L
canino	0,82	1,63	10,11	0,1076009781	0,21388974915	-1,97293493647715	-1,67456118445691	0,503067484	0,010643024	0,021156256
pm1	0,94	0,7	9,66	0,060723201	0,045219405	-2,20162246925938	-2,32965228284483	1,342857142	0,006286045	0,004681097
pm1-pm2	1,16	0,63	9,17	0,0832256964	0,0452001627	-2,04211189782015	-2,30722933759348	1,841269841	0,009075866	0,004929134
pm2-pm3	1,34	0,66	8,36	0,1163467998	0,0573051402	-1,85645183522508	-2,16401269804801	2,030303030	0,013917081	0,006854681
pm3-pm4	1,3	0,68	7,58	0,11282271	0,059014956	-1,82727267836969	-2,10870711797029	1,911764705	0,014884262	0,007785614
pm4-m1	1,5	0,7	6,47	0,154625625	0,072158625	-1,62162281260063	-1,95261603164205	2,142857142	0,023898860	0,011152801
m1-m2	1,66	0,66	5,17	0,1785504798	0,0709899498	-1,46172952152951	-1,86229367402769	2,515151515	0,034535876	0,013731131
m2-m3	2	0,56	4,14	0,219912	0,06157536	-1,27475141284428	-1,82759338150206	3,571428571	0,053118840	0,014873275
m3	2,34	0,53	3,73	0,2849105259	0,06453101655	-1,11700033744516	-1,76194032525451	4,415094339	0,076383519	0,017300540

ZVC-M 5598	x (cm)	y (cm)	L (cm)	Zx (cm3)	Zy (cm3)	log(Zx/L)	log(Zy/L)	Zx/Zy	Zx/L	Zy/L
canino	0,86	2,09	10,46	0,1517553807	0,36880086705	-1,83838758599061	-1,45273975112312	0,411483253	0,014508162	0,035258209
pm1	1,07	0,69	10,22	0,077556384675	0,050012995725	-2,11983333974856	-2,31036802669652	1,550724637	0,007588687	0,004893639
pm1-pm2	1,24	0,72	9,42	0,1086867936	0,0631084608	-1,93787412609468	-2,17396331482565	1,722222222	0,011537876	0,006699411
pm2-pm3	1,32	0,67	8,62	0,1146102804	0,0581733999	-1,87628369076973	-2,17078281927475	1,970149253	0,013295856	0,006748654
pm3-pm4	1,3	0,66	7,79	0,109504395	0,055594539	-1,85210590757457	-2,14650532433953	1,969696969	0,014057046	0,007136654
pm4-m1	1,55	0,82	6,93	0,19340965875	0,1023199485	-1,55425507594505	-1,83077292173163	1,890243902	0,027909041	0,014764783
m1-m2	1,8	0,83	5,21	0,26401221	0,1217389635	-1,29521371077438	-1,63140812350161	2,168674698	0,050674128	0,023366403
m2-m3	2,14	0,72	4,47	0,3237136056	0,1089129888	-1,14014657005983	-1,61322784697775	2,972222222	0,072419151	0,024365321
m3	2,46	0,69	3,86	0,4099399227	0,11498314905	-0,9738670897852	-1,52595310615141	3,565217391	0,106202052	0,029788380

ZVC-M 3839	x (cm)	y (cm)	L (cm)	Zx (cm3)	Zy (cm3)	log(Zx/L)	log(Zy/L)	Zx/Zy	Zx/L	Zy/L
canino	1,08	1,4	10,23	0,160315848	0,20781684	-1,80489917711757	-1,69219489692628	0,771428571	0,015671148	0,020314451
pm1	1,12	0,76	9,74	0,0935945472	0,0635105856	-2,017308409315	-2,18571283970439	1,473684210	0,009609296	0,006520594
pm1-pm2	1,39	0,73	9,18	0,138469259775	0,072721265925	-1,82148931063014	-2,10118125076378	1,904109589	0,015083797	0,007921706

pm2-pm3	1,33	0,67	8,27	0,116353377525	0,058614107475	-1,85172651497509	-2,14950335324135	1,985074626	0,014069332	0,007087558
pm3-pm4	1,28	0,82	7,43	0,1318969344	0,0844964736	-1,75075411213867	-1,94415022940282	1,560975609	0,017751942	0,011372338
pm4-m1	1,42	0,76	6,59	0,1504496532	0,0805223496	-1,64149422360465	-1,91296897570691	1,868421052	0,022829992	0,012218869
m1-m2	1,65	0,72	4,98	0,192442635	0,083974968	-1,41292804795818	-1,77307949574082	2,291666666	0,038643099	0,016862443
m2-m3	1,97	0,68	4,27	0,2590850031	0,0894303564	-1,21698560005315	-1,6789429135085	2,897058823	0,060675644	0,020943877
m3	2,28	0,69	3,76	0,3521435148	0,1065697479	-1,02846815024704	-1,54755390651024	3,304347826	0,093655190	0,028343018

ZVC-M 5592	x (cm)	y (cm)	L (cm)	Zx (cm3)	Zy (cm3)	log(Zx/L)	log(Zy/L)	Zx/Zy	Zx/L	Zy/L
canino	1,03	1,64	10,37	0,1708123263	0,2719730244	-1,78325954898854	-1,58125292564602	0,628048780	0,016471776	0,026226906
pm1	1,17	0,76	9,82	0,1021377357	0,0663458796	-1,98292526207138	-2,17029753153675	1,539473684	0,010400991	0,006756199
pm1-pm2	1,45	0,75	9,26	0,15480970312	0,080073984375	-1,77681280887783	-2,0631195477211	1,933333333	0,016718110	0,008647298
pm2-pm3	1,61	0,71	8,43	0,18068038642	0,079678928175	-1,66891656389951	-2,02448409121229	2,267605633	0,021433023	0,009451830
pm3-pm4	1,63	0,76	7,58	0,1982392797	0,0924305844	-1,58247949460089	-1,91385350672406	2,144736842	0,026152939	0,012194008
pm4-m1	1,54	0,76	6,61	0,1769521908	0,0873270552	-1,57234551558947	-1,87905264414514	2,026315789	0,026770376	0,013211354
m1-m2	1,56	0,73	5,16	0,1744106364	0,0816152337	-1,47107673485538	-1,80087847308938	2,136986301	0,033800510	0,015816905
m2-m3	1,96	0,65	4,24	0,245146902	0,0812987175	-1,23793944729447	-1,71728216200809	3,015384615	0,057817665	0,019174225
m3	2,16	0,64	3,75	0,2931489792	0,0868589568	-1,10694288149951	-1,63521665866656	3,375	0,078173061	0,023162388

ZVC-M 11	x (cm)	y (cm)	L (cm)	Zx (cm3)	Zy (cm3)	log(Zx/L)	log(Zy/L)	Zx/Zy	Zx/L	Zy/L
canino	0,92	1,79	10,12	0,1487406228	0,2893975161	-1,83275091689032	-1,54368571325598	0,513966480	0,01469769	0,028596592
pm1	1,1	0,66	9,9	0,078402555	0,047041533	-2,10130497879677	-2,32315372841313	1,666666666	0,00791945	0,00475167
pm1-pm2	1,19	0,73	9,29	0,10148870077	0,062257774425	-1,96159802114567	-2,17382212241774	1,630136986	0,010924510	0,006701590
pm2-pm3	1,3	0,63	8,46	0,1045269225	0,05065535475	-1,90814219902931	-2,22274500188257	2,063492063	0,012355428	0,005987630
pm3-pm4	1,17	0,68	7,5	0,0913863951	0,0531134604	-1,91417971725068	-2,14985666629061	1,720588235	0,012184852	0,007081794
pm4-m1	1,3	0,73	6,7	0,1211184975	0,06801269475	-1,74286432802424	-1,99348482021062	1,780821917	0,018077387	0,010151148
m1-m2	1,4	0,69	5,21	0,13277187	0,0654375645	-1,59373165126334	-1,90101059620432	2,028985507	0,025484044	0,012559993
m2-m3	1,81	0,66	4,2	0,21227653755	0,0774047043	-1,29634729517521	-1,73448193450252	2,742424242	0,050542032	0,018429691

m3	2,12	0,65	3,68	0,286804518	0,0879353475	-1,1082618302307	-1,6216843345166	3,261538461	0,077936010	0,023895474
----	------	------	------	-------------	--------------	------------------	------------------	-------------	-------------	-------------

Datos y resultados de los parámetros del MFP para los materiales de *Chrysocyon brachyurus*. Abreviaturas en Materiales y métodos.

MNHN 3259	x (cm)	y (cm)	L (cm)	Zx (cm3)	Zy (cm3)	log(Zx/L)	log(Zy/L)	Zx/Zy	Zx/L	Zy/L
canino	1,63	2,53	15,66	0,65992812847	1,024305622725	-1,37529511779574	-1,18436220102388	0,644268774	0,042141004	0,065409043
pm1	1,75	1,14	14,56	0,34275346875	0,2232794025	-1,6281795163255	-1,81431271367532	1,535087719	0,023540760	0,015335123
pm1-pm2	1,99	1,16	13,8	0,4509880683	0,2628875172	-1,48571403441245	-1,72010912159524	1,715517241	0,032680294	0,019049820
pm2-pm3	2,15	0,99	12,53	0,44927579812	0,206875832625	-1,44543804662293	-1,78224131194099	2,171717171	0,035856009	0,016510441
pm3-pm4	2,14	1,02	11,26	0,4585942746	0,2185823178	-1,39010976211257	-1,71192336369985	2,098039215	0,040727733	0,019412283
pm4-m1	2,31	1,11	9,91	0,58149749542	0,279420874425	-1,23152580597187	-1,54981480707736	2,081081081	0,058677850	0,028195850
m1-m2	2,42	1,14	7,72	0,6554453598	0,3087635166	-1,07108080709595	-1,3979913217399	2,122807017	0,084902248	0,039995274
m2-m3	2,74	1,09	6,37	0,8033939067	0,31959830595	-0,89921089881149	-1,29953496369126	2,513761467	0,126121492	0,050172418
m3	2,91	1,1	5,91	0,91449128925	0,3456839925	-0,81040790780876	-1,23290821163644	2,645454545	0,154736258	0,058491369

MNHN 6451	x (cm)	y (cm)	L (cm)	Zx (cm3)	Zy (cm3)	log(Zx/L)	log(Zy/L)	Zx/Zy	Zx/L	Zy/L
canino	1,54	2,69	15,73	0,6263176227	1,09402234095	-1,3999340910055	-1,15770253183955	0,572490706	0,039816759	0,069550053
pm1	1,85	1,17	14,45	0,39312460687	0,248624751375	-1,56533761859792	-1,76432348525477	1,581196581	0,027205855	0,017205865
pm1-pm2	2,04	1,13	13,38	0,4616785404	0,2557337013	-1,46211642515413	-1,71866814909661	1,805309734	0,034505122	0,019113131
pm2-pm3	2,19	1,06	12,27	0,49910854455	0,2415776517	-1,39064955783954	-1,70578780741489	2,066037735	0,040677142	0,019688480
pm3-pm4	2,27	1,15	11,09	0,58176885112	0,294728713125	-1,28018108146685	-1,57550909830636	1,973913043	0,052458868	0,026576078
pm4-m1	2,22	1,29	9,78	0,6241609143	0,36268809885	-1,19504228564462	-1,43080554979601	1,720930232	0,063820134	0,037084672
m1-m2	2,7	1,41	7,67	1,0091310075	0,52699063725	-0,88084781303317	-1,16299246453678	1,914893617	0,131568579	0,068708036
m2-m3	2,97	1,26	6,7	1,09114974045	0,4629120111	-0,7881904490063	-1,16057635320603	2,357142857	0,162858170	0,069091344
m3	3,01	1,17	5,89	1,04068612147	0,404519190075	-0,7527955319107	-1,16317616575848	2,572649572	0,176686947	0,068678979

Datos y resultados de los parámetros del MFP para los materiales de *Leopardus pardalis*. Abreviaturas en Materiales y métodos.

MNHN 6802 (d)	x (cm)	y (cm)	L (cm)	Zx (cm3)	Zy (cm3)	log(Zx/L)	log(Zy/L)	Zx/Zy	Zx/L	Zy/L
---------------	--------	--------	--------	----------	----------	-----------	-----------	-------	------	------

canino	1,65	1,16	7,26	0,3100464675	0,217972062	-1,36950983310291	-1,52253578808989	1,4224137931	0,042706125	0,0300237
pm3	1,58	0,81	6,95	0,1985180967	0,10177193565	-1,54418470186016	-1,83435676993594	1,9506172839	0,028563754	0,014643443
pm3-pm4	1,63	0,72	6,06	0,1878056334	0,0829570896	-1,50876400898465	-1,86361911695734	2,2638888888	0,030991028	0,013689288
pm4-m1	1,62	0,82	5,08	0,2112733854	0,1069408494	-1,38101892087248	-1,6767200830314	1,9756097560	0,041589249	0,021051348
m1	1,76	0,78	3,85	0,2372033664	0,1051242192	-1,21033988124726	-1,56375794637093	2,2564102564	0,061611264	0,027304992

MNHN 6802 (i)	x (cm)	y (cm)	L (cm)	Zx (cm3)	Zy (cm3)	log(Zx/L)	log(Zy/L)	Zx/Zy	Zx/L	Zy/L
canino	1,63	1,24	7,22	0,3234430353	0,2460548244	-1,34873939365703	-1,46750531289876	1,3145161290	0,044798204	0,034079615
pm3	1,67	0,78	6,91	0,2135642008	0,0997485489	-1,5099495924461	-1,8405714609032	2,1410256410	0,030906541	0,014435390
pm3-pm4	1,52	0,71	5,96	0,1610446992	0,0752248266	-1,56829982518916	-1,89888506441486	2,1408450704	0,027020922	0,012621615
pm4-m1	1,64	0,79	4,79	0,2086006692	0,1004844687	-1,36101981608627	-1,67823657284353	2,0759493670	0,043549200	0,020977968
m1	1,66	0,75	3,93	0,2028982725	0,09167090625	-1,28711420096116	-1,63216102560952	2,2133333333	0,051628059	0,023325930

Datos y resultados de los parámetros del MFP para los materiales de *Leopardus geoffroyi*. Abreviaturas en Materiales y métodos.

ZVC-M 5626	x (cm)	y (cm)	L (cm)	Zx (cm3)	Zy (cm3)	log(Zx/L)	log(Zy/L)	Zx/Zy	Zx/L	Zy/L
canino	1,03	0,8	5,76	0,083323086	0,06471696	-1,83965713707847	-1,9494043747917	1,2875	0,014465813	0,011235583
pm3	0,95	0,59	5,33	0,052275733125	0,03246598162	-2,00842707686428	-2,21529867051098	1,6101694915	0,009807829	0,006091178
pm3-pm4	0,95	0,4	4,63	0,035441175	0,0149226	-2,11607287916984	-2,49173649313072	2,375	0,007654681	0,003223023
pm4-m1	1,08	0,47	3,88	0,0538203204	0,0234218061	-1,85788544674213	-2,21921134429337	2,2978723404	0,013871216	0,006036547
m1	1,06	0,38	2,99	0,0419175834	0,0150270582	-1,85327495123562	-2,29879721988358	2,7894736842	0,014019258	0,005025771

ZVC-M 5616	x (cm)	y (cm)	L (cm)	Zx (cm3)	Zy (cm3)	log(Zx/L)	log(Zy/L)	Zx/Zy	Zx/L	Zy/L
canino	1,05	0,86	4,94	0,09308462625	0,0762407415	-1,72484898959775	-1,81153983742412	1,2209302325	0,018843041	0,015433348
pm3	1	0,46	4,39	0,0451605	0,02077383	-1,98770577861809	-2,32494794693652	2,1739130434	0,010287129	0,004732079
pm3-pm4	0,95	0,45	3,81	0,03987132187	0,01888641562	-1,98026434138012	-2,30477543289363	2,1111111111	0,010464913	0,004957064
pm4-m1	0,93	0,48	3,18	0,0407575476	0,0210361536	-1,89221907555852	-2,17946078673687	1,9375	0,012816838	0,006615142
m1	0,98	0,46	2,36	0,0433721442	0,0203583534	-1,73570110996109	-2,06416935397201	2,1304347826	0,018378027	0,008626420

ZVC-M 5588	x (cm)	y (cm)	L (cm)	Zx (cm3)	Zy (cm3)	log(Zx/L)	log(Zy/L)	Zx/Zy	Zx/L	Zy/L
canino	1,26	0,91	5,67	0,1418349933	0,10243638405	-1,60179966639423	-1,7431288191907	1,3846153846	0,02501499	0,018066381
pm3	1,18	0,61	5,17	0,0833863107	0,04310648265	-1,79239578352847	-2,07894795582383	1,9344262295	0,016128880	0,008337810
pm3-pm4	1,17	0,59	4,52	0,07929113692	0,03998441947	-1,75591378973446	-2,05324763983848	1,9830508474	0,017542286	0,008846110
pm4-m1	1,18	0,59	3,79	0,0806523333	0,04032616665	-1,67202227377122	-1,9730522694352	2	0,021280299	0,010640149
m1	1,21	0,5	2,83	0,07186900875	0,0296979375	-1,59524478061292	-1,97906014659335	2,42	0,02539540	0,010493970

ZVC-M 115	x (cm)	y (cm)	L (cm)	Zx (cm3)	Zy (cm3)	log(Zx/L)	log(Zy/L)	Zx/Zy	Zx/L	Zy/L
canino	0,98	0,77	4,11	0,0726011979	0,05704379835	-1,75289803537614	-1,85763338589615	1,2727272727	0,017664525	0,013879269
pm3	0,9	0,4	3,77	0,0318087	0,0141372	-2,07379543005672	-2,42597794816809	2,25	0,008437320	0,003749920
pm3-pm4	0,9	0,42	3,23	0,033399135	0,015586263	-1,9854673031121	-2,31646052215352	2,1428571428	0,010340289	0,004825468
pm4-m1	0,87	0,47	2,5	0,03492506902	0,01886756602	-1,85480273555663	-2,12222413023953	1,8510638297	0,013970027	0,007547026
m1	0,95	0,44	1,89	0,0389852925	0,018056346	-1,68556100716691	-2,01983193596957	2,1590909090	0,020627138	0,009553622

ZVC-M 5527	x (cm)	y (cm)	L (cm)	Zx (cm3)	Zy (cm3)	log(Zx/L)	log(Zy/L)	Zx/Zy	Zx/L	Zy/L
canino	1,08	0,9	5,4	0,103060188	0,08588349	-1,71930282946729	-1,79848407551491	1,2	0,01908522	0,01590435
pm3	0,98	0,42	4,97	0,0396006534	0,0169717086	-2,09865403700799	-2,46663082230258	2,3333333333	0,007967938	0,003414830
pm3-pm4	0,95	0,37	4,39	0,032783086875	0,01276814962	-2,12681467565497	-2,53633655687683	2,5675675675	0,007467673	0,002908462
pm4-m1	1,03	0,42	3,67	0,04374462015	0,0178376121	-1,92374141450139	-2,31332934880866	2,4523809523	0,011919515	0,004860384
m1	1,01	0,4	2,79	0,040059327	0,01586508	-1,84290055443789	-2,24516193689257	2,525	0,014358181	0,005686408

Datos y resultados de los parámetros del MFP para los materiales de *Lynx rufus*. Abreviaturas en Materiales y métodos.

MNHN 1931 (d)	x (cm)	y (cm)	L (cm)	Zx (cm3)	Zy (cm3)	log(Zx/L)	log(Zy/L)	Zx/Zy	Zx/L	Zy/L
canino	1,66	0,95	7,47	0,2570044785	0,14708087625	-1,46337991050399	-1,70576439325519	1,7473684210	0,034404883	0,019689541
pm3	1,41	0,68	6,76	0,1327235679	0,0640085292	-1,70699864798218	-2,02370884793133	2,0735294117	0,019633663	0,009468717
pm3-pm4	1,5	0,68	5,92	0,15020775	0,06809418	-1,59562936596286	-1,93921171231231	2,2058823529	0,025372930	0,011502395

pm4-m1	1,6	0,72	4,87	0,18095616	0,081430272	-1,42995558952906	-1,77674307575372	2,222222222	0,037157322	0,016720795
m1	1,8	0,72	3,81	0,22902264	0,091609056	-1,22104655909528	-1,61898656776732	2,5	0,060110929	0,024044371

MNHN 1931 (i)	x (cm)	y (cm)	L (cm)	Zx (cm3)	Zy (cm3)	log(Zx/L)	log(Zy/L)	Zx/Zy	Zx/L	Zy/L
canino	1,67	0,95	7,4	0,2601102446	0,14796690562	-1,45407426220451	-1,69906712806324	1,7578947368	0,035150033	0,019995527
pm3	1,47	0,7	6,69	0,1485024502	0,0707154525	-1,65369249831476	-1,97591179304868	2,1	0,022197675	0,010570321
pm3-pm4	1,52	0,69	5,82	0,1565082288	0,0710464986	-1,57038580808063	-1,91338030528815	2,2028985507	0,026891448	0,012207302
pm4-m1	1,62	0,72	4,75	0,1855083384	0,0824481504	-1,40833017416588	-1,76051269227724	2,25	0,039054387	0,017357505
m1	1,85	0,73	3,7	0,2452828743	0,09678729637	-1,17853449719806	-1,58238336548061	2,5342465753	0,066292668	0,026158728

Datos y resultados de los parámetros del MFP para los materiales de *Lynx canadensis*. Abreviaturas en Materiales y métodos.

MNHN 1932 (d)	x (cm)	y (cm)	L (cm)	Zx (cm3)	Zy (cm3)	log(Zx/L)	log(Zy/L)	Zx/Zy	Zx/L	Zy/L
canino	1,67	0,92	6,77	0,2518962369	0,1387691844	-1,42936698910197	-1,68829563290399	1,8152173913	0,037207715	0,020497663
pm3	1,41	0,74	6,37	0,1444344709	0,0758024883	-1,64446857735116	-1,92445597027556	1,9054054054	0,022674171	0,011899919
pm3-pm4	1,36	0,73	5,69	0,1325566704	0,0711517422	-1,63271067959172	-1,90292672784149	1,8630136986	0,023296427	0,012504699
pm4-m1	1,41	0,74	4,58	0,1444344709	0,0758024883	-1,50119462301968	-1,78118201594408	1,9054054054	0,031535910	0,016550761
m1	1,61	0,74	3,34	0,1883147689	0,0865546143	-1,24886208507443	-1,58645624137531	2,1756756756	0,056381667	0,025914555

MNHN 1932 (i)	x (cm)	y (cm)	L (cm)	Zx (cm3)	Zy (cm3)	log(Zx/L)	log(Zy/L)	Zx/Zy	Zx/L	Zy/L
canino	1,56	1,07	7,01	0,2556429876	0,1753448697	-1,43808413363007	-1,60182495429932	1,4579439252	0,036468329	0,025013533
pm3	1,45	0,72	6,46	0,148617315	0,073796184	-1,63816310715141	-1,94219861295512	2,0138888888	0,023005776	0,011423557
pm3-pm4	1,4	0,72	5,62	0,13854456	0,071251488	-1,60814683783886	-1,89694237708583	1,9444444444	0,024652056	0,012678200
pm4-m1	1,4	0,75	4,55	0,14431725	0,0773128125	-1,49869315196648	-1,76975992425302	1,8666666666	0,031718076	0,016991826
m1	1,58	0,75	3,35	0,1838130525	0,08725303125	-1,26066845979384	-1,58426428335657	2,1066666666	0,054869567	0,026045680

Datos y resultados de los parámetros del MFP para los materiales de *Lontra longicaudis*. Abreviaturas en Materiales y métodos.

MNHN 288	x (cm)	y (cm)	L (cm)	Zx (cm3)	Zy (cm3)	log(Zx/L)	log(Zy/L)	Zx/Zy	Zx/L	Zy/L
canino	1,24	1	6,14	0,15095388	0,121737	-1,60932409087424	-1,70274577603648	1,24	0,024585322	0,019826872
pm1	1,24	0,9	5,98	0,135858492	0,09860697	-1,64361439428216	-1,78279357000507	1,377777777777	0,022718811	0,016489459
pm1-pm2	1,34	0,77	5,71	0,1357379331	0,07799866305	-1,62393487640129	-1,86454894959362	1,74025974025	0,023771967	0,013660011
pm2-pm3	1,34	0,7	5,21	0,123398121	0,064461705	-1,6255291766132	-1,90753593496375	1,91428571428	0,023684860	0,012372688
pm3-m1	1,27	0,68	4,37	0,1076755911	0,0576530724	-1,60836417240982	-1,87965898065954	1,86764705882	0,024639723	0,013192922
m1-m2	1,42	0,72	2,94	0,1425312504	0,0722693664	-1,31443723527232	-1,60939308322411	1,972222222222	0,048480017	0,024581417
m2	1,69	0,81	2,63	0,2271220701	0,10885732357	-1,06369641044131	-1,38309809617633	2,08641975308	0,086358201	0,041390617

MNHN 285	x (cm)	y (cm)	L (cm)	Zx (cm3)	Zy (cm3)	log(Zx/L)	log(Zy/L)	Zx/Zy	Zx/L	Zy/L
canino	1,34	0,99	5,88	0,1745201997	0,12893656545	-1,52753162480652	-1,65900122857378	1,3535353535	0,029680306	0,021927987
pm1	1,34	0,94	5,87	0,1657060482	0,1162415562	-1,54929974097584	-1,70327668574095	1,4255319148	0,028229309	0,019802650
pm1-pm2	1,39	0,79	5,55	0,1498502948	0,085166714325	-1,56863538138159	-1,81402309034524	1,7594936708	0,027000053	0,015345353
pm2-pm3	1,32	0,64	5,05	0,1094784768	0,0530804736	-1,66396263178062	-1,97835658900258	2,0625	0,021678906	0,010510984
pm3-m1	1,28	0,73	4,28	0,1174204416	0,0669663456	-1,56170005965452	-1,80558716918194	1,7534246575	0,027434682	0,015646342
m1-m2	1,5	0,81	2,84	0,1789239375	0,09661892625	-1,20064989311457	-1,4682561332916	1,8518518518	0,063001386	0,034020748
m2	1,75	0,85	2,47	0,2555617968	0,124130015625	-0,9852010202303	-1,29882014320233	2,0588235294	0,103466314	0,050255067

MNHN 6277	x (cm)	y (cm)	L (cm)	Zx (cm3)	Zy (cm3)	log(Zx/L)	log(Zy/L)	Zx/Zy	Zx/L	Zy/L
canino	1,27	1,02	5,93	0,1615133866	0,1297194129	-1,56484616974798	-1,66004971894201	1,2450980392	0,027236658	0,021875111
pm1	1,27	0,79	5,71	0,1250937014	0,077814192225	-1,65940066510104	-1,86557729476655	1,6075949367	0,021907828	0,013627704
pm1-pm2	1,26	0,72	5,41	0,1122210936	0,0641263392	-1,68312276849772	-1,92616081718401	1,75	0,020743270	0,011853297
pm2-pm3	1,16	0,59	4,93	0,0779415252	0,0396426723	-1,80107801923879	-2,09468399682357	1,9661016949	0,01580964	0,00804111
pm3-m1	1,18	0,64	4,1	0,0874872768	0,0474507264	-1,67083895818114	-1,93654099150338	1,84375	0,021338360	0,011573347
m1-m2	1,35	0,65	2,83	0,1163005593	0,055996565625	-1,38620463194897	-1,70362504380112	2,0769230769	0,041095604	0,019786772
m2	1,59	0,79	2,49	0,1960750118	0,097420917825	-1,10377709722194	-1,40754713025195	2,0126582278	0,078744984	0,039124866

MNHN 1280	x (cm)	y (cm)	L (cm)	Zx (cm3)	Zy (cm3)	log(Zx/L)	log(Zy/L)	Zx/Zy	Zx/L	Zy/L
canino	1,29	1,08	6,53	0,1764428589	0,1477196028	-1,56830909524717	-1,64547505005947	1,1944444444	0,027020345	0,022621684
pm1	1,29	1	6,48	0,1633730175	0,12664575	-1,59839467532964	-1,70898438562889	1,29	0,025211885	0,019544097
pm1-pm2	1,46	1,05	6,01	0,2197333215	0,15802738875	-1,43697855142147	-1,58014210813597	1,3904761904	0,036561284	0,026294074
pm2-pm3	1,36	0,76	5,63	0,1380042048	0,0771199968	-1,61061607588766	-1,86334139197709	1,7894736842	0,024512292	0,013698045
pm3-m1	1,36	0,79	4,82	0,1434517392	0,0833285838	-1,52634122026552	-1,76225303734529	1,7215189873	0,029761771	0,017288087
m1-m2	1,49	0,76	3,26	0,1656483213	0,0844917612	-1,29403056102014	-1,58640323715163	1,9605263157	0,050812368	0,025917718
m2	1,95	0,81	2,8	0,3023814543	0,125604604125	-0,9666028797960	-1,34815247227995	2,4074074074	0,107993376	0,044858787

MNHN 286	x (cm)	y (cm)	L (cm)	Zx (cm3)	Zy (cm3)	log(Zx/L)	log(Zy/L)	Zx/Zy	Zx/L	Zy/L
canino	1,12	0,97	5,38	0,1194561984	0,1034576004	-1,65357358611733	-1,71601987452126	1,1546391752	0,022203754	0,019230037
pm1	1,12	0,72	5,37	0,0886685184	0,0570011904	-1,78220483398547	-1,97409036022438	1,5555555555	0,016511828	0,010614746
pm1-pm2	1,1	0,74	5,07	0,087905895	0,059136693	-1,76098995934345	-1,9331509247707	1,4864864864	0,017338440	0,011664042
pm2-pm3	1,09	0,58	4,57	0,0676521961	0,0359984163	-1,82963430068321	-2,1036328050609	1,8793103448	0,014803544	0,007877115
pm3-m1	1,11	0,65	3,74	0,0786249213	0,046041620625	-1,67731137804185	-1,90972100018566	1,7076923076	0,021022706	0,012310593
m1-m2	1,3	0,65	2,39	0,1078452375	0,05392261875	-1,34559692974915	-1,64662692541313	2	0,045123530	0,022561765
m2	1,73	0,67	1,94	0,1968647315	0,076242410475	-0,99363381102935	-1,40560511145732	2,5820895522	0,101476665	0,039300211

Datos y resultados de los parámetros del MFP para los materiales de *Didelphis albiventris*. Abreviaturas en Materiales y métodos.

ZVC-M 898	x (cm)	y (cm)	L (cm)	Zx (cm3)	Zy (cm3)	log(Zx/L)	log(Zy/L)	Zx/Zy	Zx/L	Zy/L
canino	0,59	0,68	6,02	0,0232388079	0,0267837108	-2,41338264532484	-2,35172574426075	0,8676470588	0,003860267	0,004449121
pm1	0,63	0,43	5,98	0,0167552327	0,011436111225	-2,5525507195592	-2,7184228134332	1,46511627906	0,002801878	0,001912393
pm1-pm2	0,74	0,43	5,56	0,0231170709	0,01343289255	-2,38114198659806	-2,61690525074945	1,7209302325	0,004157746	0,002415987
pm2-pm3	0,79	0,42	5,06	0,0257338273	0,0136812753	-2,29364613391856	-2,5680239348111	1,8809523809	0,005085736	0,002703809
pm3-m1	0,83	0,41	4,63	0,0277294305	0,01369767052	-2,22264003960361	-2,52893427525995	2,0243902439	0,005989077	0,002958460
m1-m2	0,95	0,41	4,2	0,0363272043	0,01567805662	-2,06301731315801	-2,42795706172713	2,3170731707	0,008649334	0,003732870

m2-m3	0,99	0,43	3,75	0,0413751665	0,01797103192	-1,95729151301058	-2,31945825202854	2,3023255813	0,011033377	0,004792275
m3-m4	0,99	0,46	3,26	0,0442618060	0,0205660917	-1,86718846924881	-2,20006583216478	2,1521739130	0,013577241	0,006308617
m4	0,95	0,47	2,64	0,0416433806	0,02060251462	-1,80205794841396	-2,10768369576709	2,0212765957	0,015774007	0,007803982

ZVC-M 1285	x (cm)	y (cm)	L (cm)	Zx (cm3)	Zy (cm3)	log(Zx/L)	log(Zy/L)	Zx/Zy	Zx/L	Zy/L
canino	0,38	0,66	6,65	0,0093564702	0,0162507114	-2,85170960658516	-2,6119492676601	0,5757575757	0,001406988	0,002443716
pm1	0,37	0,4	6,44	0,005376063	0,00581196	-3,0784215179554	-3,04456325069444	0,925	0,000834792	0,000902478
pm1-pm2	0,65	0,47	6,19	0,0194951006	0,01409645737	-2,50176516785623	-2,64258066656337	1,3829787234	0,003149450	0,002277295
pm2-pm3	0,98	0,44	5,66	0,0414863988	0,0186265464	-2,13491069337464	-2,48268409258095	2,2272727272	0,007329752	0,003290909
pm3-m1	0,98	0,44	5,2	0,0414863988	0,0186265464	-2,09809760582117	-2,44587100502747	2,2272727272	0,007978153	0,003582028
m1-m2	1,15	0,44	4,78	0,0571280325	0,021857682	-1,92257862947625	-2,33982379334368	2,6136363636	0,011951471	0,004572736
m2-m3	1,14	0,45	4,3	0,0574147035	0,02266369875	-1,87444532918884	-2,27813766674997	2,5333333333	0,013352256	0,005270627
m3-m4	1,13	0,43	3,81	0,0539046527	0,02051238997	-1,84929872318674	-2,26890871109057	2,6279069767	0,014148202	0,005383829
m4	1,17	0,46	3,25	0,0618202084	0,0243053811	-1,72075289586252	-2,12618092592711	2,5434782608	0,019021602	0,007478578

ZVC-M 1267	x (cm)	y (cm)	L (cm)	Zx (cm3)	Zy (cm3)	log(Zx/L)	log(Zy/L)	Zx/Zy	Zx/L	Zy/L
canino	0,92	0,85	7,66	0,070631022	0,0652569225	-2,03523327928474	-2,06960218091601	1,0823529411	0,009220760	0,008519180
pm1	0,91	0,62	7,51	0,0504052048	0,0343420077	-2,17316455292127	-2,33981425574411	1,4677419354	0,006711744	0,004572837
pm1-pm2	0,98	0,58	7,14	0,0546866166	0,0323655486	-2,11581715688579	-2,34361523901535	1,6896551724	0,00765919	0,00453299
pm2-pm3	1,07	0,56	6,61	0,0629443122	0,0329428176	-2,02124496716656	-2,30244071784557	1,9107142857	0,009522588	0,004983784
pm3-m1	1,15	0,5	6,11	0,0649182187	0,0282253125	-1,97367461525686	-2,33540245127445	2,3	0,010624913	0,004619527
m1-m2	1,29	0,53	5,6	0,0865876992	0,03557479117	-1,81073182686446	-2,19704566756292	2,4339622641	0,015462089	0,006352641
m2-m3	1,29	0,56	5,18	0,0914888898	0,0397161072	-1,75296140219808	-2,11536308549113	2,3035714285	0,017661947	0,007667202
m3-m4	1,28	0,57	4,71	0,0916844544	0,0408282336	-1,71072520221821	-2,06206031619359	2,2456140350	0,019465913	0,008668414
m4	1,27	0,54	4,28	0,0855070870	0,0363573441	-1,69944165733583	-2,07085161846882	2,3518518518	0,019978291	0,008494706

ZVC-M 75	x (cm)	y (cm)	L (cm)	Zx (cm3)	Zy (cm3)	log(Zx/L)	log(Zy/L)	Zx/Zy	Zx/L	Zy/L
canino	0,75	0,77	7,13	0,0425220468	0,04365596812	-2,22447536795353	-2,21304590617275	0,9740259740	0,005963821	0,006122856
pm1	0,83	0,45	7,09	0,0304347408	0,01650076312	-2,36727662671312	-2,63314220531385	1,8444444444	0,004292629	0,002327329
pm1-pm2	0,88	0,44	6,62	0,0334517568	0,0167258784	-2,29643905871072	-2,5974690543747	2	0,005053135	0,002526567
pm2-pm3	0,97	0,39	6,14	0,0360254144	0,01448444497	-2,23155938563972	-2,62726651287947	2,4871794871	0,005867331	0,002359030
pm3-m1	1,08	0,39	5,66	0,0446594148	0,0161270109	-2,10290340324542	-2,54526255170587	2,7692307692	0,007890355	0,002849295
m1-m2	1,26	0,41	5,17	0,0639036783	0,02079405405	-1,90796468619663	-2,39555137459445	3,0731707317	0,012360479	0,004022060
m2-m3	1,29	0,44	4,69	0,0718841277	0,0245186172	-1,81453983568794	-2,281676869501	2,9318181818	0,015327106	0,005227850
m3-m4	1,28	0,45	4,2	0,072382464	0,02544696	-1,76361592738436	-2,21761338325689	2,8444444444	0,01723392	0,0060588
m4	1,24	0,46	3,58	0,0694387848	0,0257595492	-1,71228091469537	-2,14294476817604	2,6956521739	0,019396308	0,007195404

ZVC-M 348	x (cm)	y (cm)	L (cm)	Zx (cm3)	Zy (cm3)	log(Zx/L)	log(Zy/L)	Zx/Zy	Zx/L	Zy/L
canino	0,59	0,75	7	0,0256310381	0,03258182812	-2,43633184339581	-2,33212259164626	0,7866666666	0,003661576	0,004654546
pm1	0,6	0,47	6,91	0,01661121	0,0130121145	-2,61907677872874	-2,72513017117666	1,2765957446	0,002403937	0,001883084
pm1-pm2	0,84	0,58	6,42	0,0401779224	0,0277418988	-2,2035475524397	-2,36439884493864	1,4482758620	0,006258243	0,004321168
pm2-pm3	0,89	0,54	5,88	0,0419927854	0,0254787687	-2,14620264302089	-2,36319888984283	1,6481481481	0,007141630	0,004333123
pm3-m1	0,94	0,56	5,37	0,0485785608	0,0289404192	-2,0435296415515	-2,268469468145	1,6785714285	0,009046286	0,005389277
m1-m2	1,13	0,49	4,79	0,0614262321	0,02663615377	-1,89198163647675	-2,25486399993166	2,3061224489	0,012823848	0,005560783
m2-m3	1,16	0,52	4,35	0,0686942256	0,0307939632	-1,80156902492355	-2,15002367051566	2,2307692307	0,015791776	0,007079072
m3-m4	1,18	0,56	3,79	0,0765513672	0,0363294624	-1,69468625840717	-2,01838023870709	2,1071428571	0,020198249	0,009585610
m4	1,17	0,5	3,26	0,0671958787	0,0287161875	-1,68587496229714	-2,05509081970728	2,34	0,020612232	0,008808646

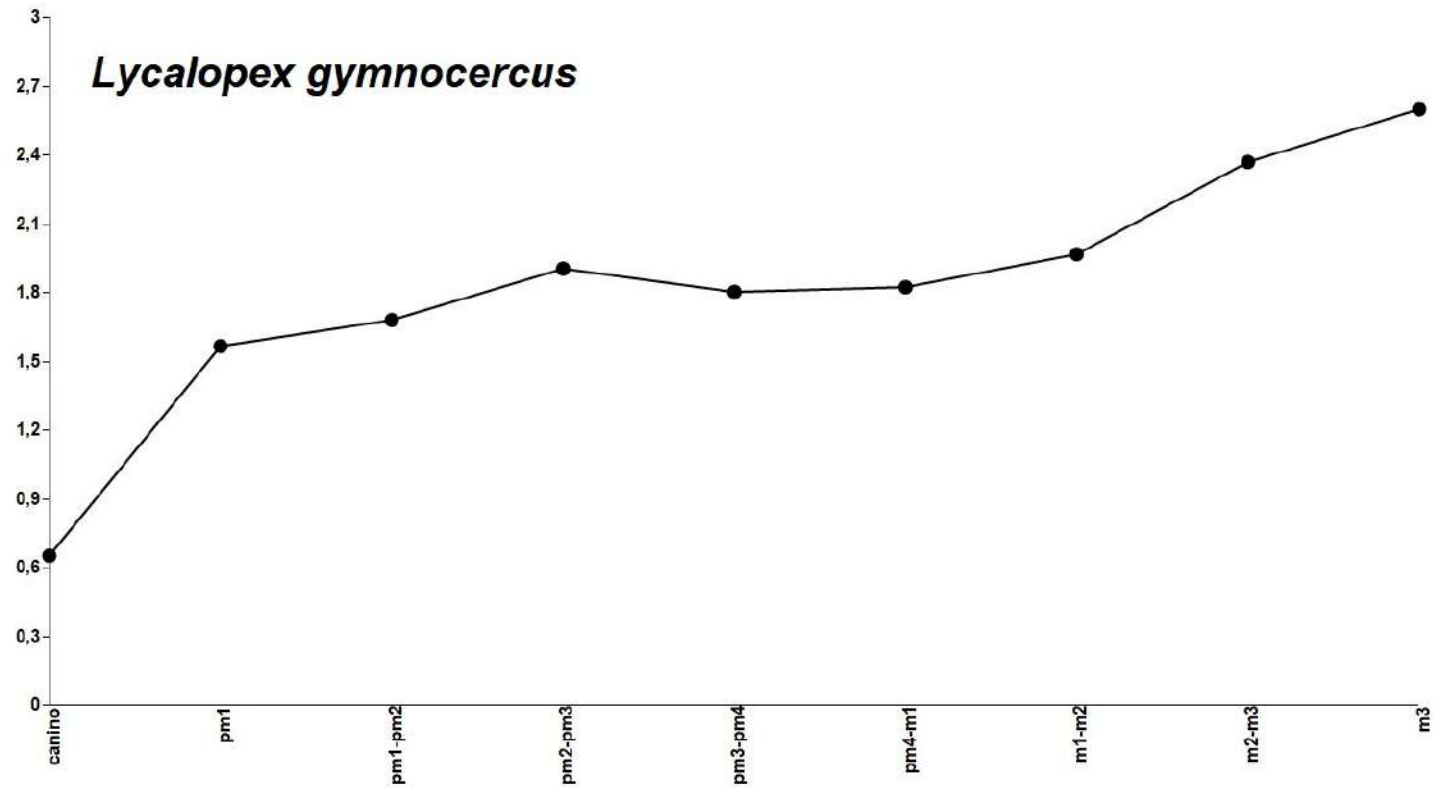
Datos y resultados de los parámetros del MFP para los materiales de *Didelphis marsupialis*. Abreviaturas en Materiales y métodos.

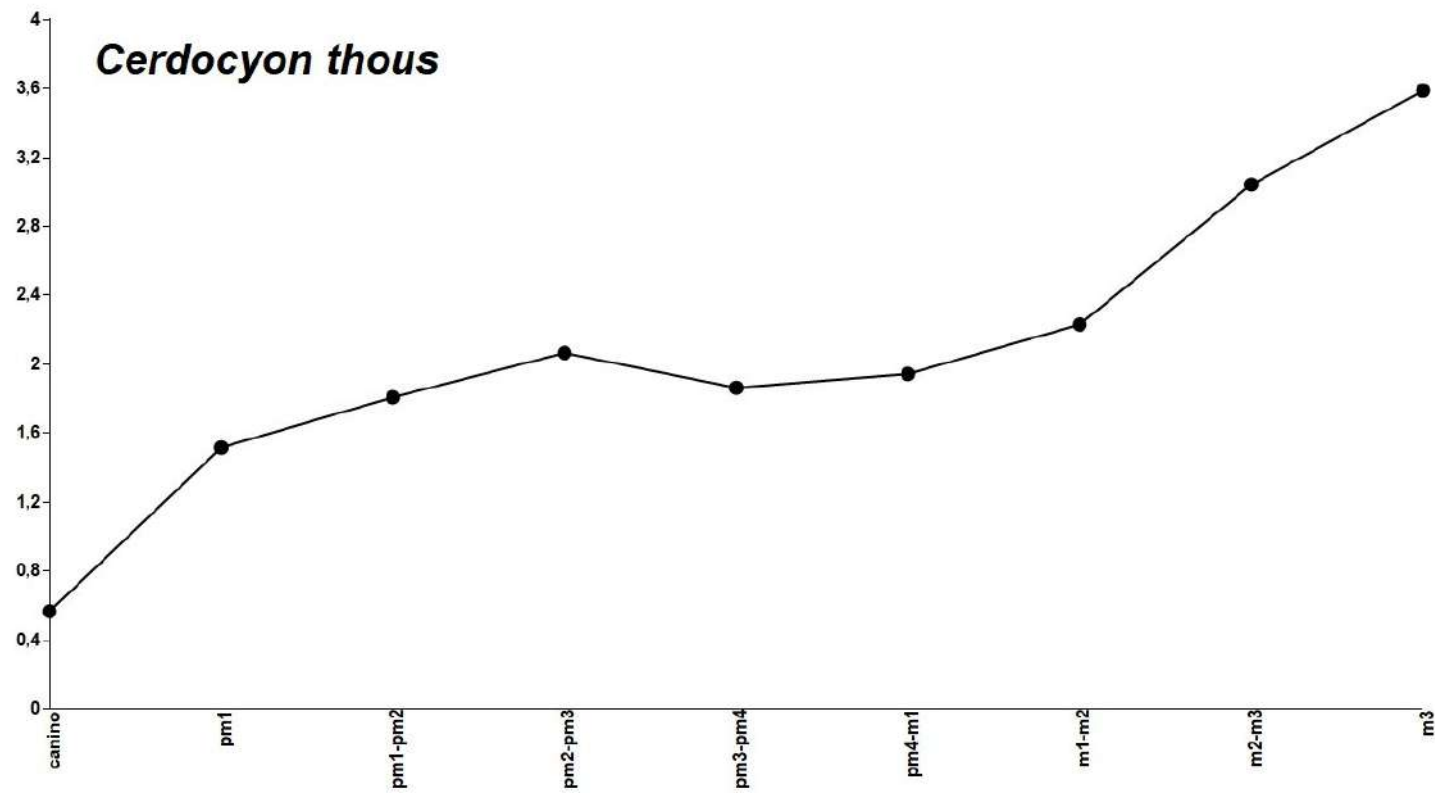
MNHN 3409	x (cm)	y (cm)	L (cm)	Zx (cm3)	Zy (cm3)	log(Zx/L)	log(Zy/L)	Zx/Zy	Zx/L	Zy/L
canino	0,84	0,93	8	0,0644232204	0,0713257083	-2,09404755637179	-2,04984389387974	0,9032258064	0,008052902	0,008915713
pm1	0,85	0,6	7,82	0,0425588625	0,03004155	-2,26421674130516	-2,41548441663581	1,4166666666	0,005442309	0,003841630
pm1-pm2	0,85	0,7	7,5	0,0496520062	0,0408898875	-2,1791244620064	-2,26344534770644	1,2142857142	0,006620267	0,005451985

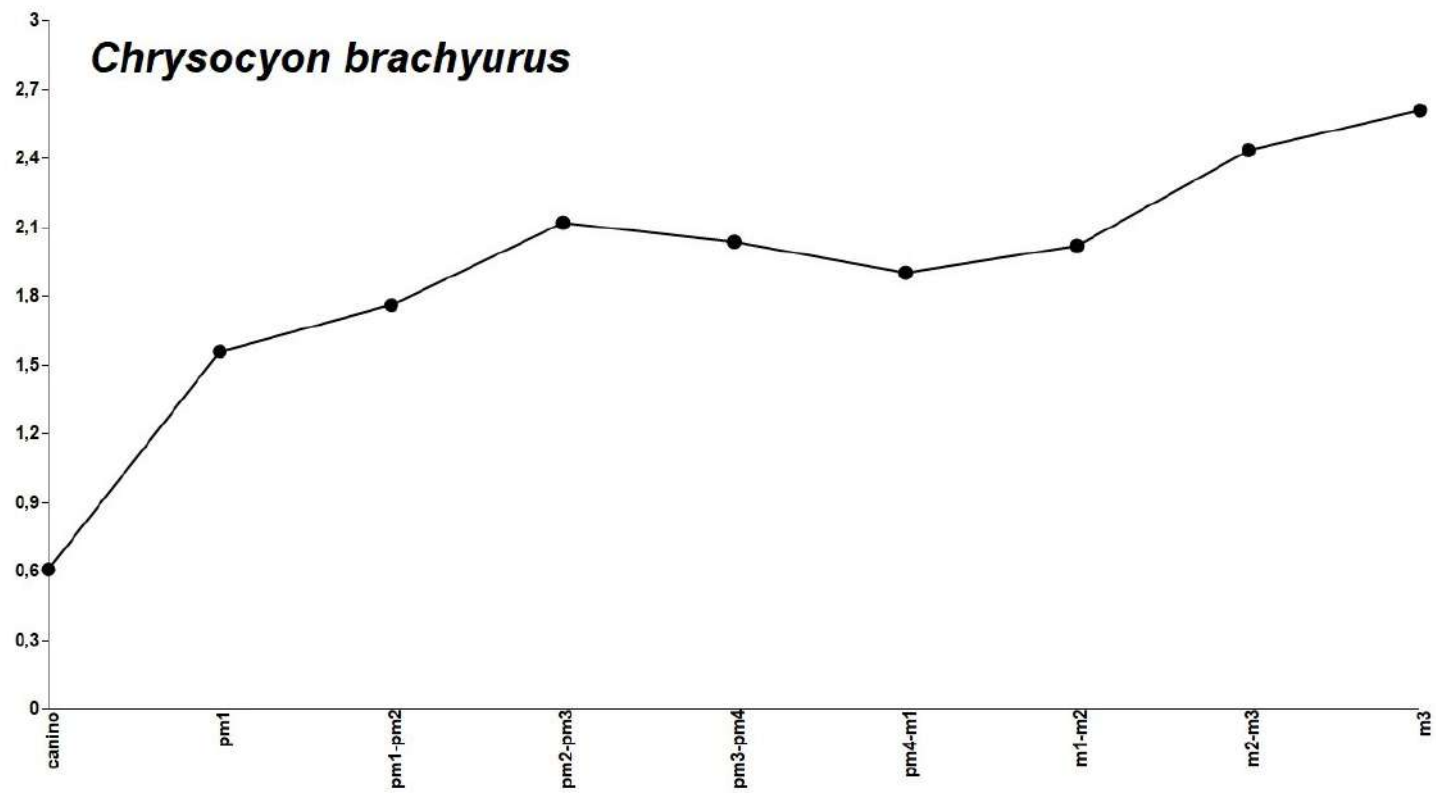
pm2-pm3	1,06	0,64	6,82	0,0705980352	0,0426252288	-1,9849917602006	-2,20411765148148	1,65625	0,010351618	0,006250033
pm3-m1	1,17	0,59	6,22	0,0792911369	0,03998441947	-1,8945657396139	-2,19189958971791	1,9830508474	0,012747771	0,006428363
m1-m2	1,18	0,57	5,79	0,0779183559	0,03763852785	-1,87103878350024	-2,18704593513387	2,0701754385	0,013457401	0,006500609
m2-m3	1,34	0,55	5,24	0,0969556665	0,03979523625	-1,73275809081741	-2,11950019968798	2,4363636363	0,018502989	0,007594510
m3-m4	1,36	0,58	4,76	0,1053189984	0,0449154552	-1,65510023247466	-2,02521114728194	2,3448275862	0,02212584	0,00943602
m4	1,32	0,6	4,18	0,102636072	0,04665276	-1,60987625903724	-1,95229893985944	2,2	0,024554084	0,011160947

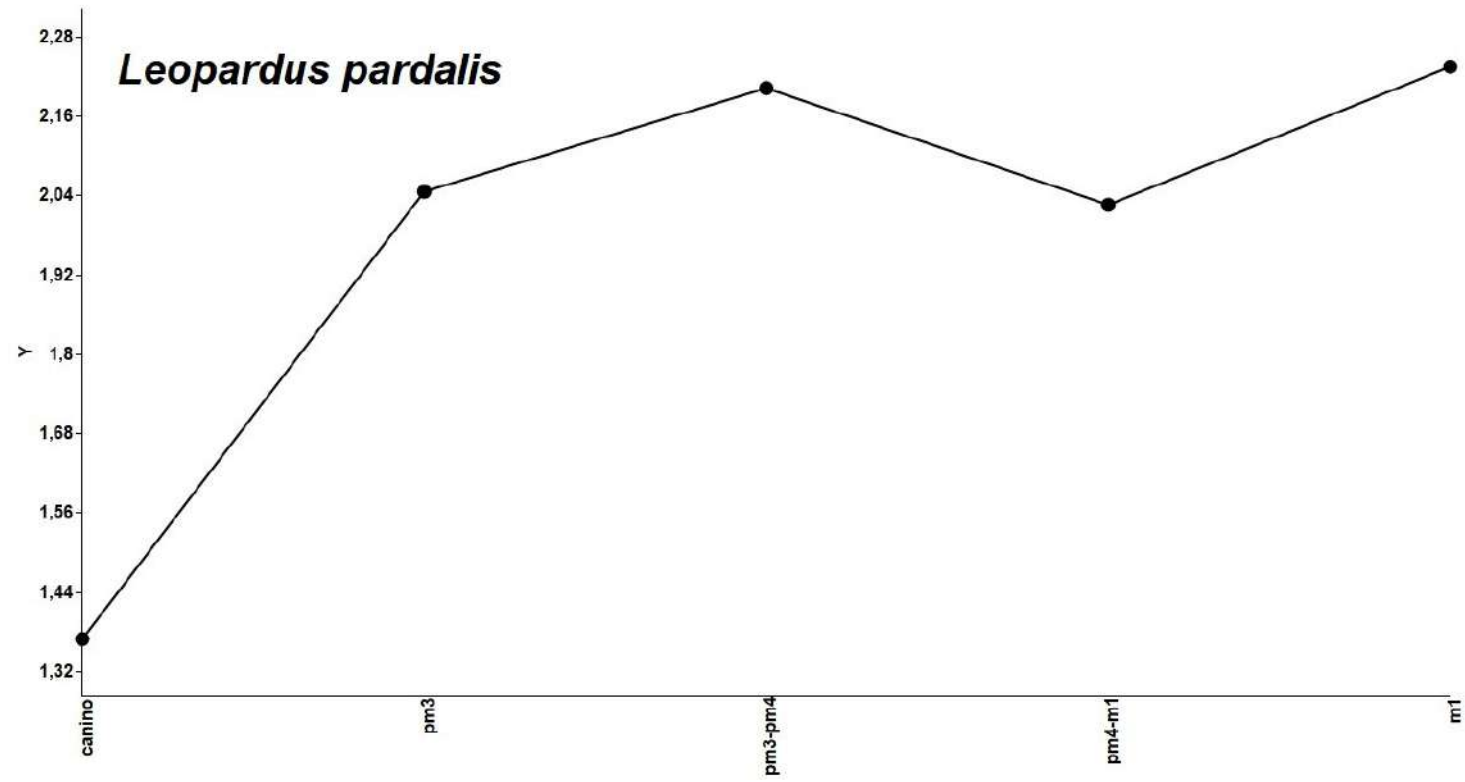
MNHN 5530	x (cm)	y (cm)	L (cm)	Zx (cm3)	Zy (cm3)	log(Zx/L)	log(Zy/L)	Zx/Zy	Zx/L	Zy/L
canino	0,82	1,12	7,66	0,0739344144	0,1009835904	-2,01538213225253	-1,87997796196607	0,7321428571	0,009652012	0,013183236
pm1	0,85	0,55	7,47	0,0390122906	0,02524324687	-2,28211915095011	-2,47117538717016	1,5454545454	0,005222528	0,003379283
pm1-pm2	0,89	0,69	6,99	0,0536574480	0,04159959457	-2,11484716177614	-2,2253880776838	1,2898550724	0,007676315	0,005951301
pm2-pm3	1,07	0,68	6,35	0,0764323791	0,0485738484	-1,91949634727286	-2,11637121225184	1,5735294117	0,012036595	0,007649424
pm3-m1	1,03	0,63	5,87	0,0656169302	0,04013462722	-1,95162219244123	-2,16511886769282	1,6349206349	0,011178352	0,006837244
m1-m2	1,08	0,62	5,37	0,0709970184	0,0407575476	-1,87873417528495	-2,11976624127364	1,7419354838	0,013221046	0,007589859
m2-m3	1,11	0,57	4,75	0,0689480079	0,03540573382	-1,8381718864366	-2,12762000955077	1,9473684210	0,014515370	0,007453838
m3-m4	1,24	0,57	4,25	0,0860437116	0,0395523513	-1,69366979411089	-2,03121662360064	2,1754385964	0,020245579	0,009306435
m4	1,38	0,61	3,57	0,1140483267	0,05041266615	-1,4955792983565	-1,85012854974697	2,2622950819	0,03194631	0,014121195

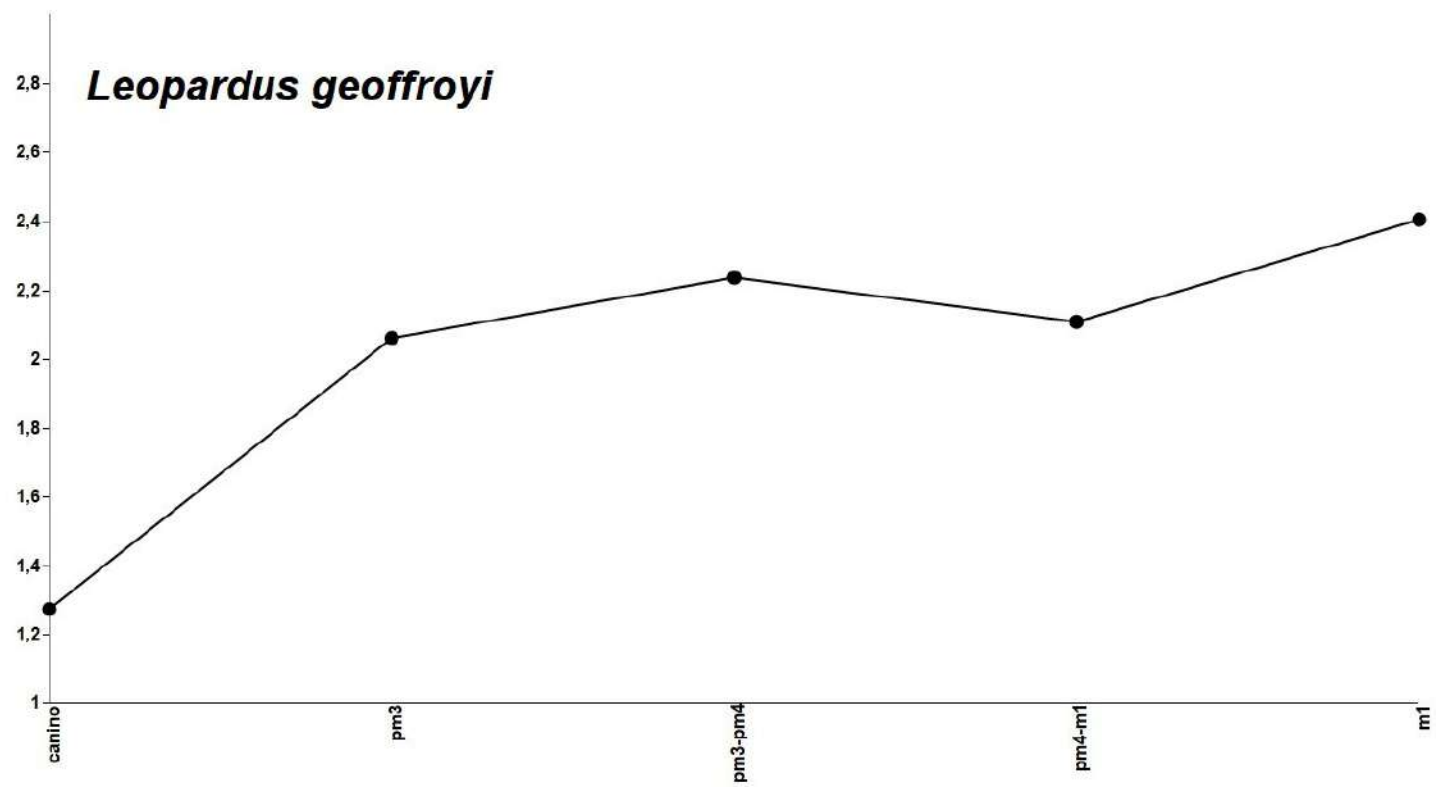
Anexo 2D: Perfiles de fuerza mandibular (fuerza relativa Z_x/Z_y) calculada a partir de los valores promedios de los datos de los materiales comparativos (ver Anexo 2C). Abreviaturas en Materiales y métodos.

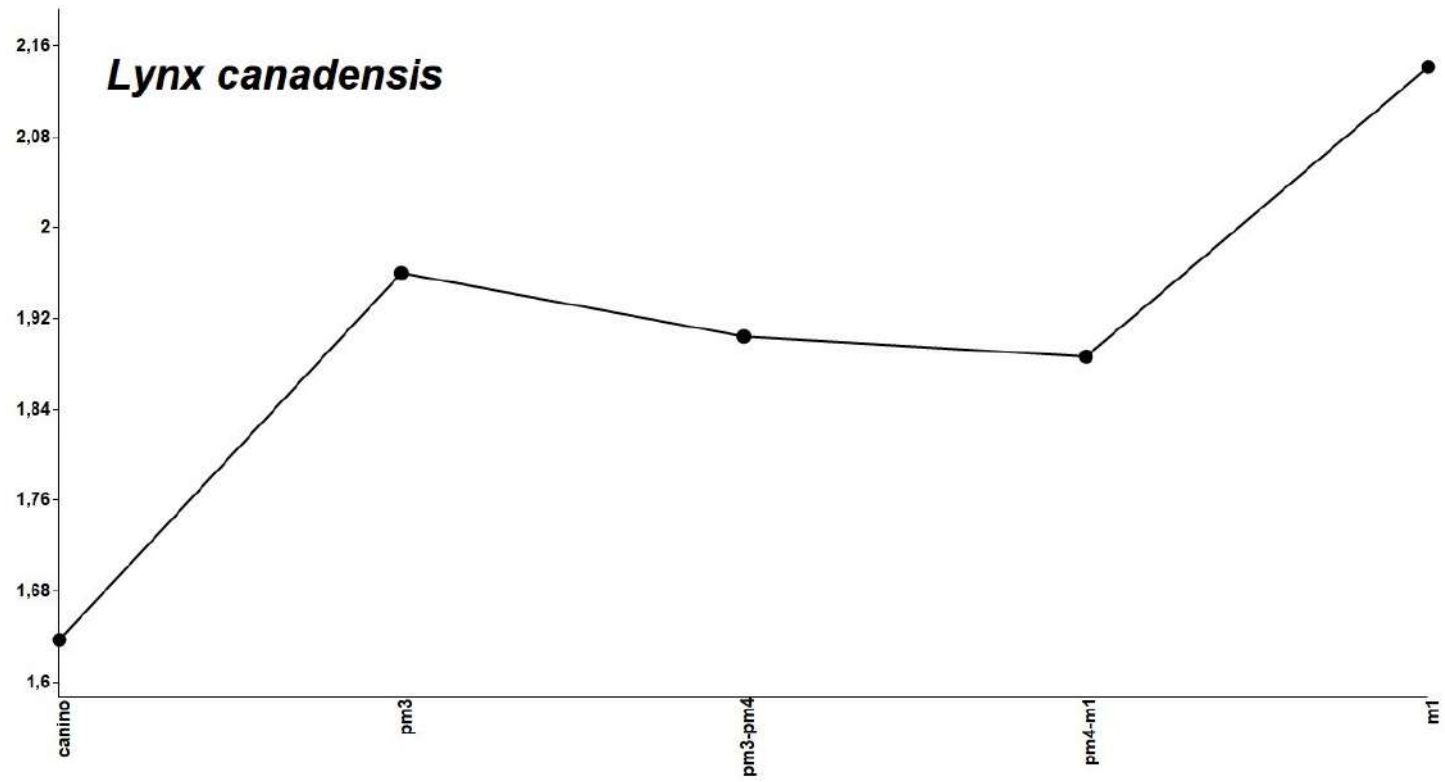


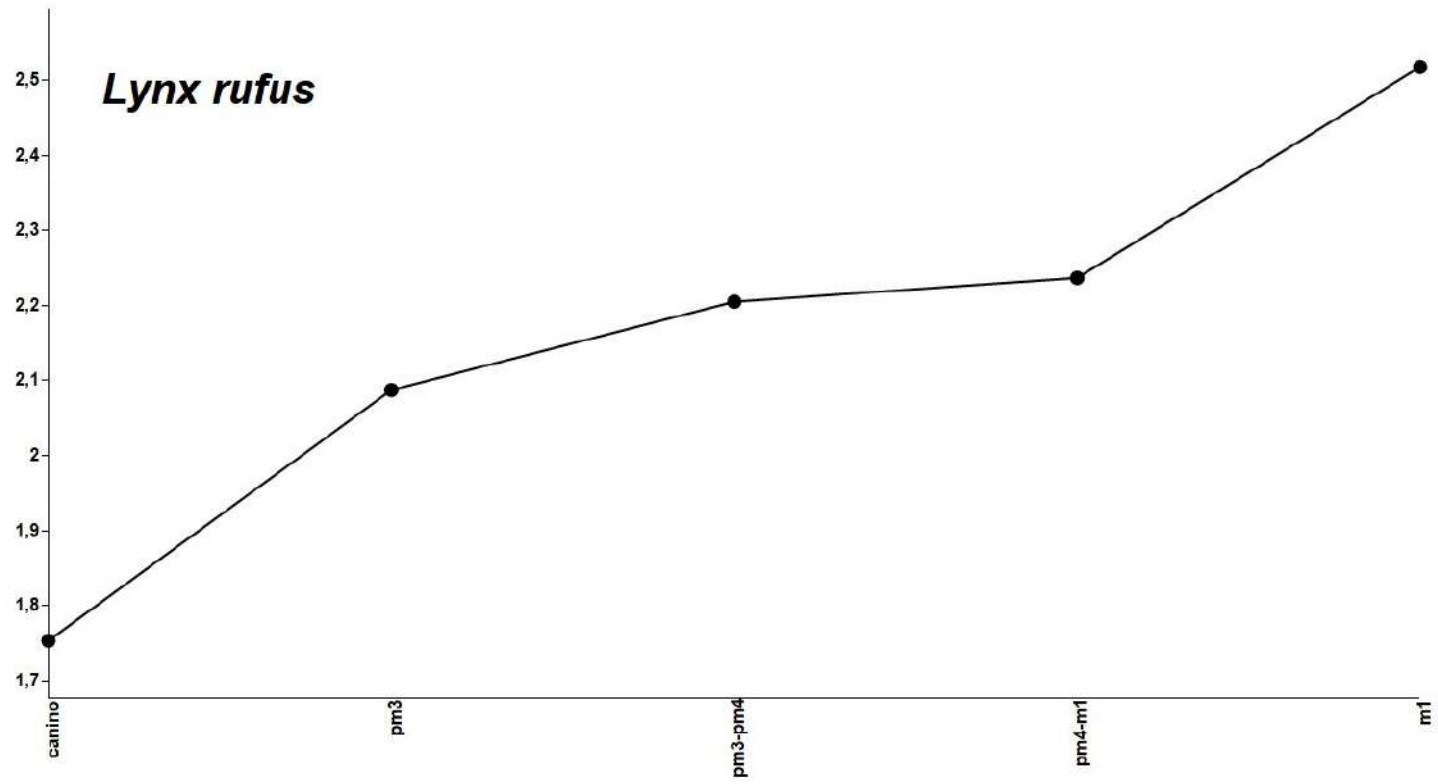


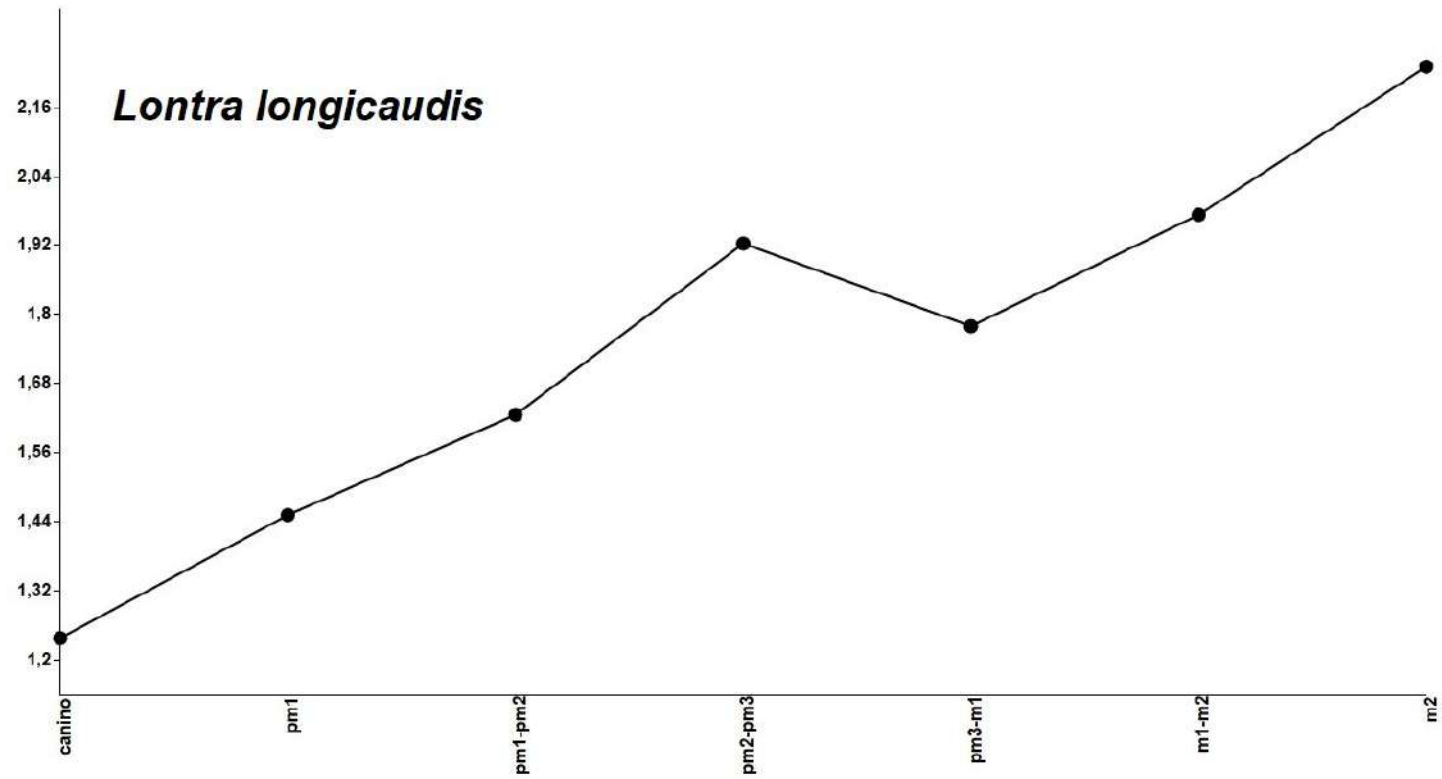


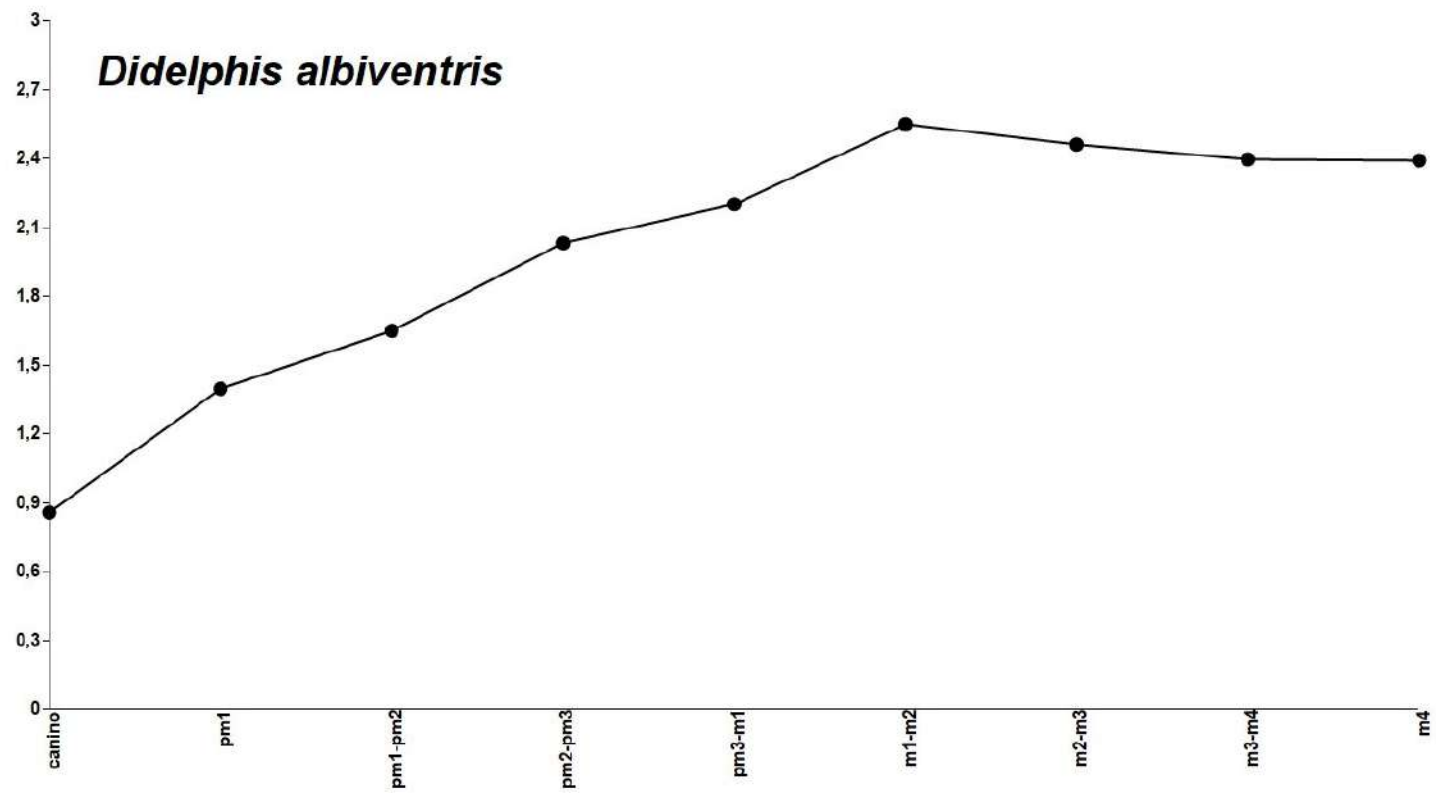


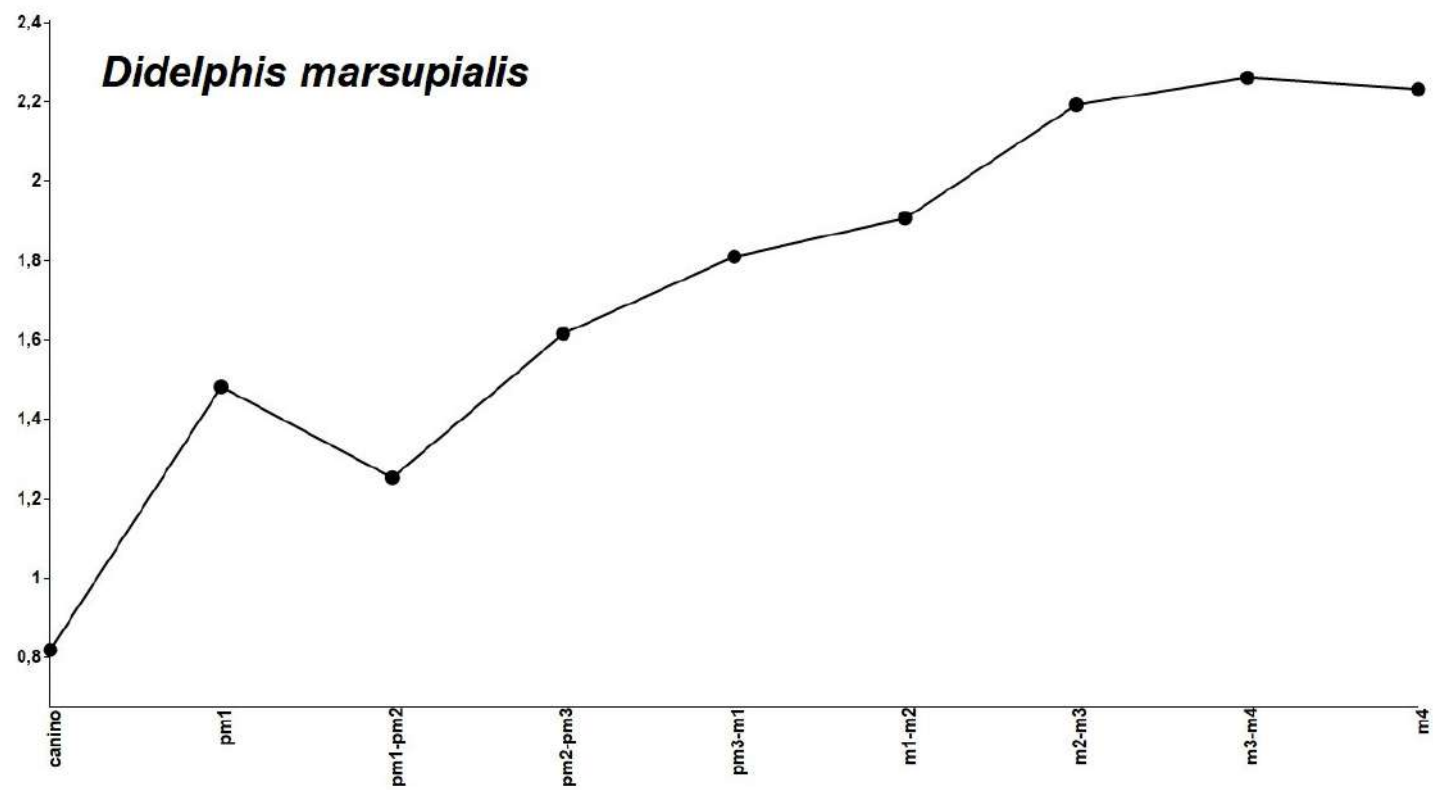






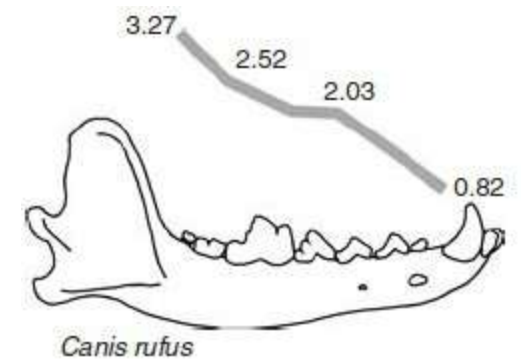
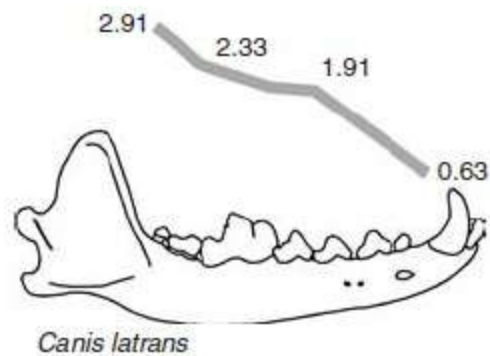
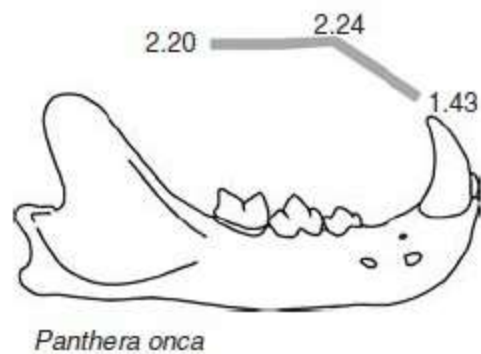
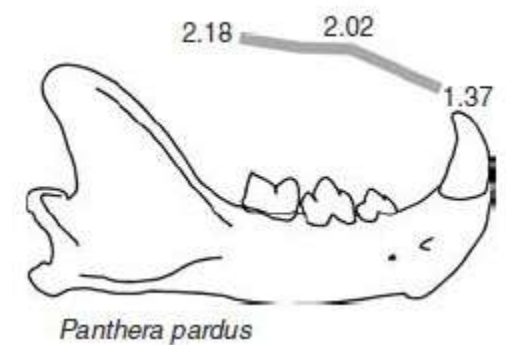
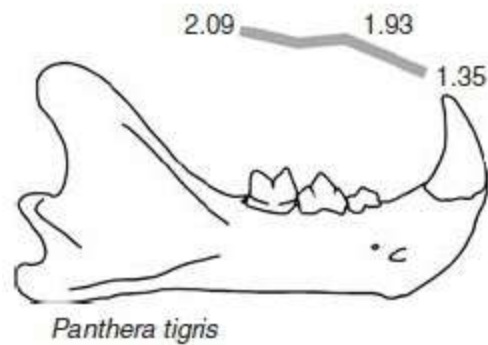
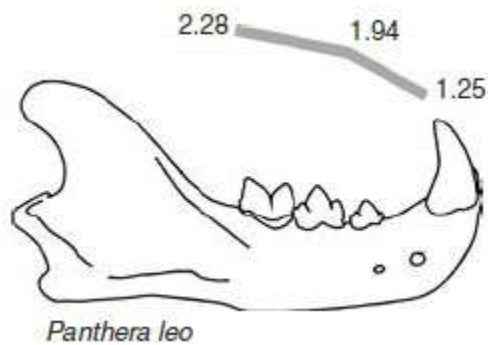


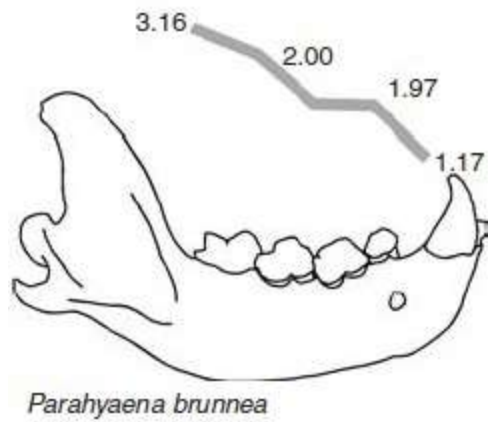
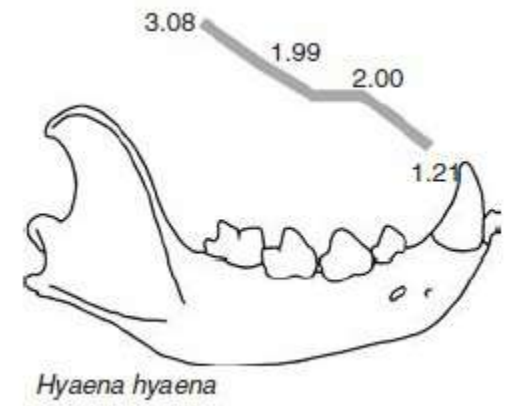
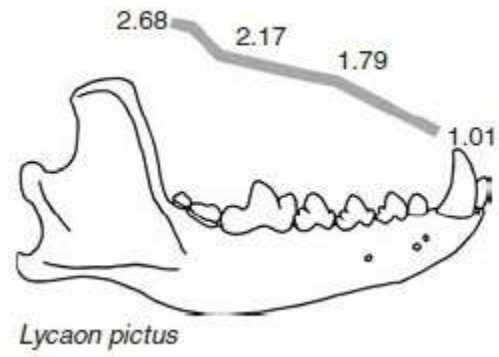
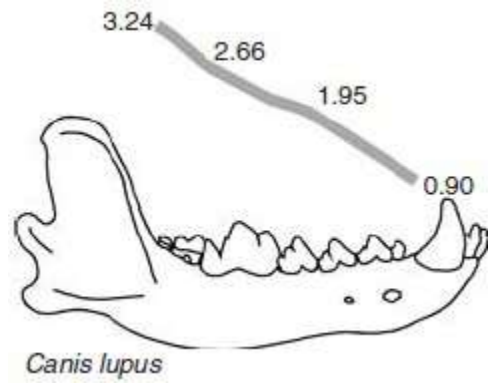




Anexo 2E: Perfiles de fuerza mandibular (fuerza relativa Zx/Zy), previamente publicados por otros autores, tomados como referencia comparativa. En cada caso se hace mención al taxón involucrado, ya sea actual o extinto, y la fuente de la cual se obtuvo el dato. Si se indica un Nro. de catálogo implica que el perfil fue realizado en base a ese material, de lo contrario son datos promediados de varios ejemplares. Las figuras de las mandíbulas no están a escala.

Modificado de Therrien (2005a)

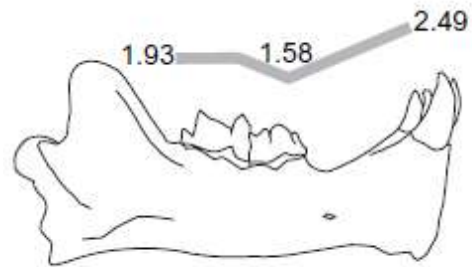




Modificado de Therrien (2005b)

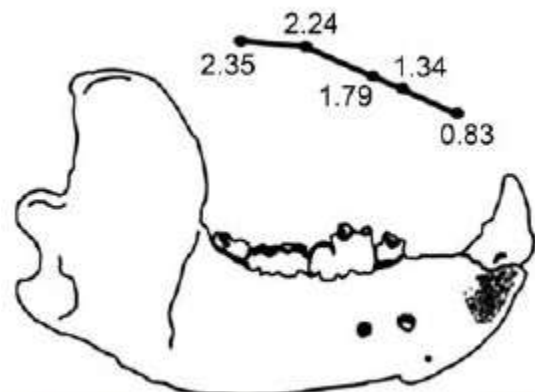


Smilodon fatalis

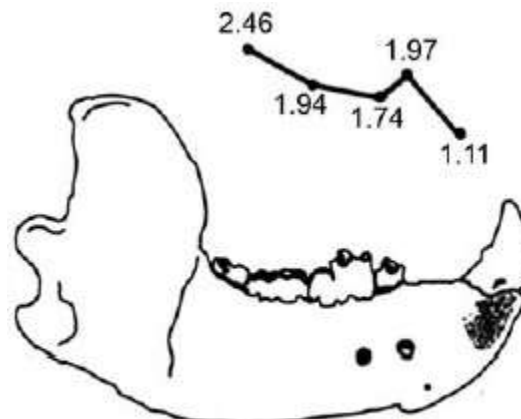


Smilodon populator (YPM 120 10-cast)

Modificado de Soibelzon et al. (2014)

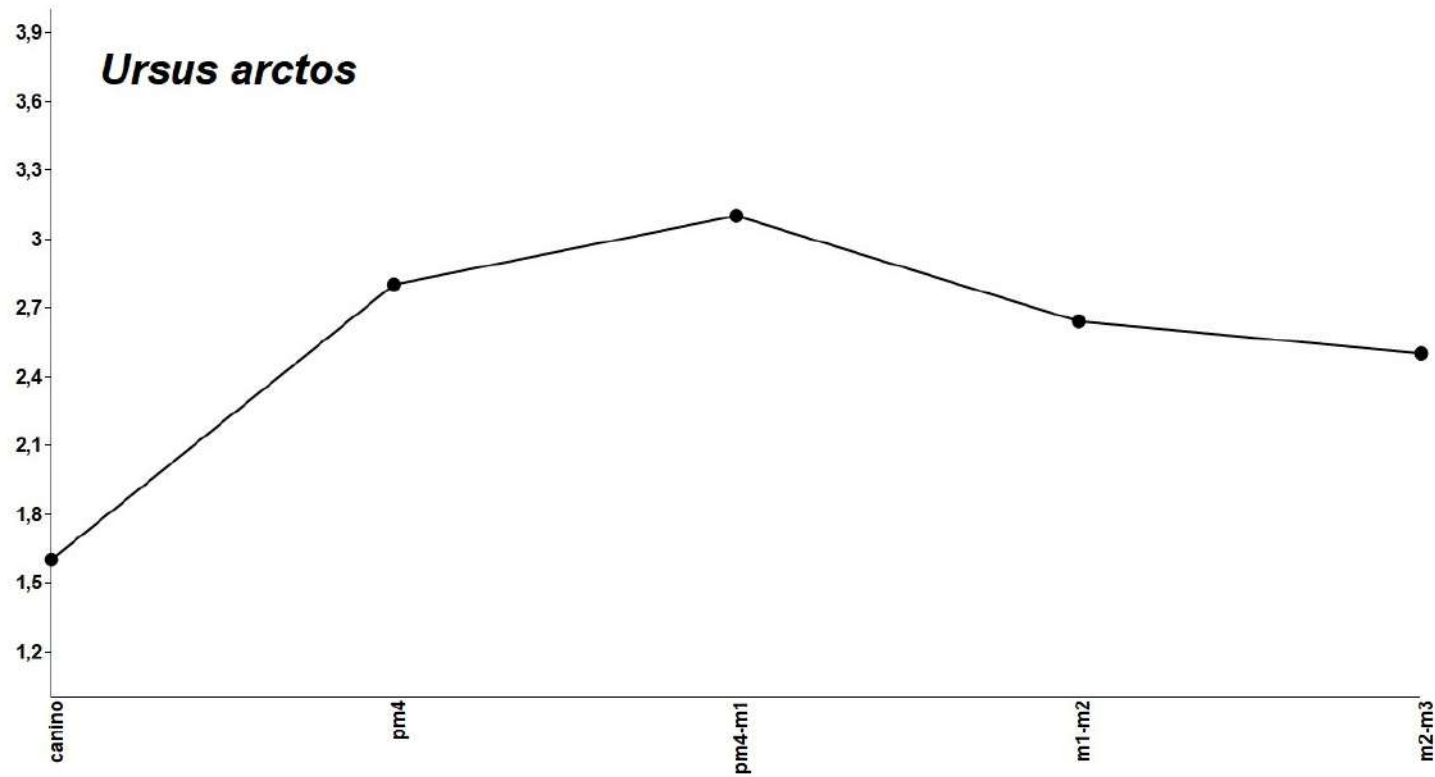


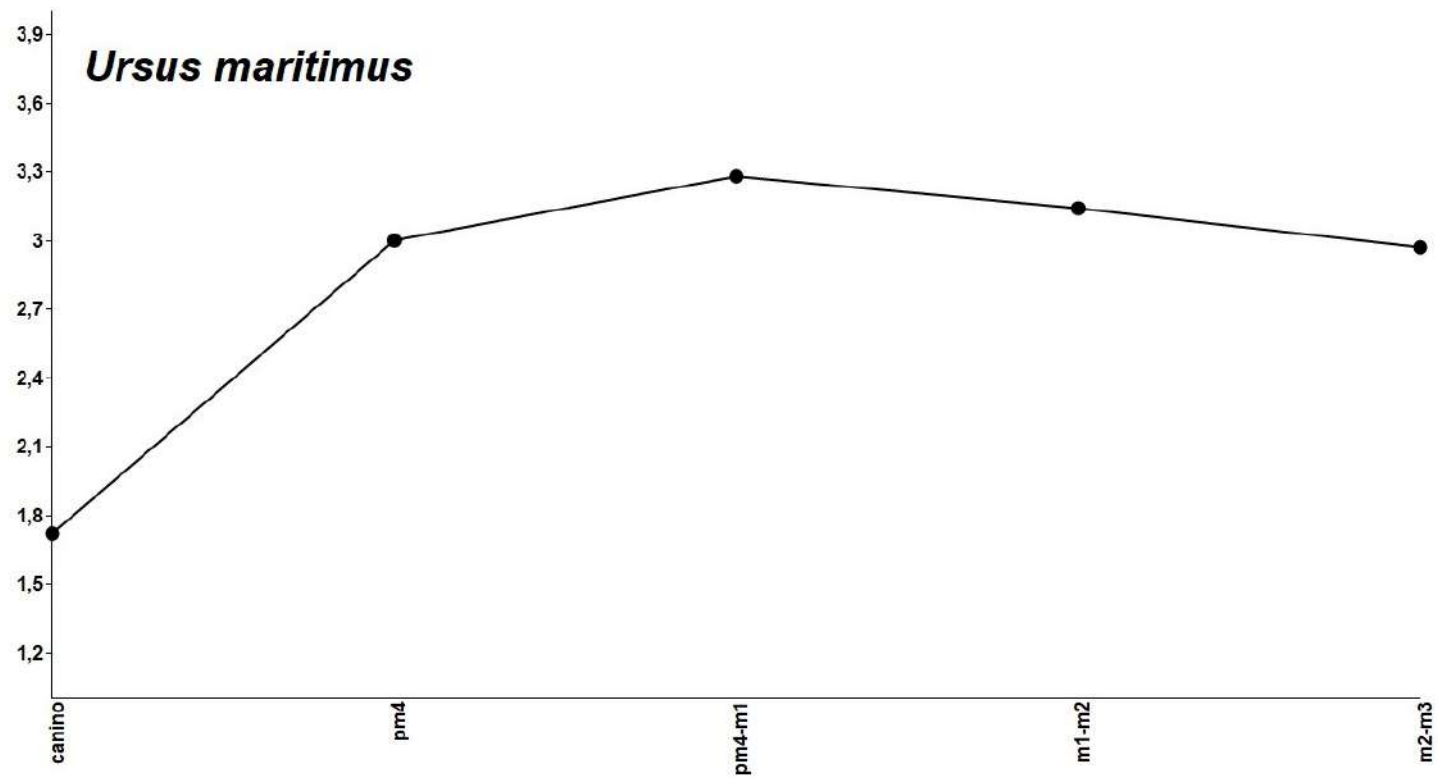
Arctotherium angustidens BMNH 32916

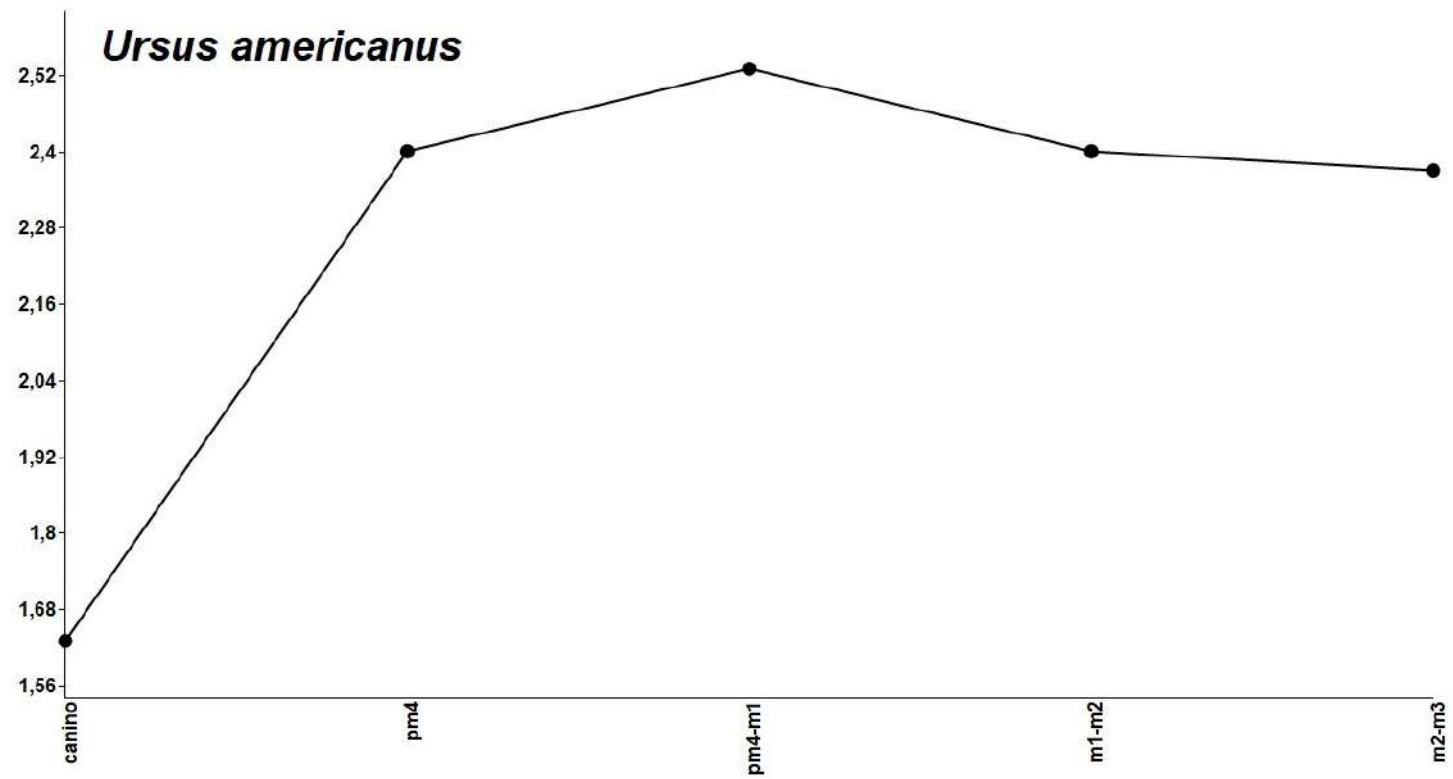


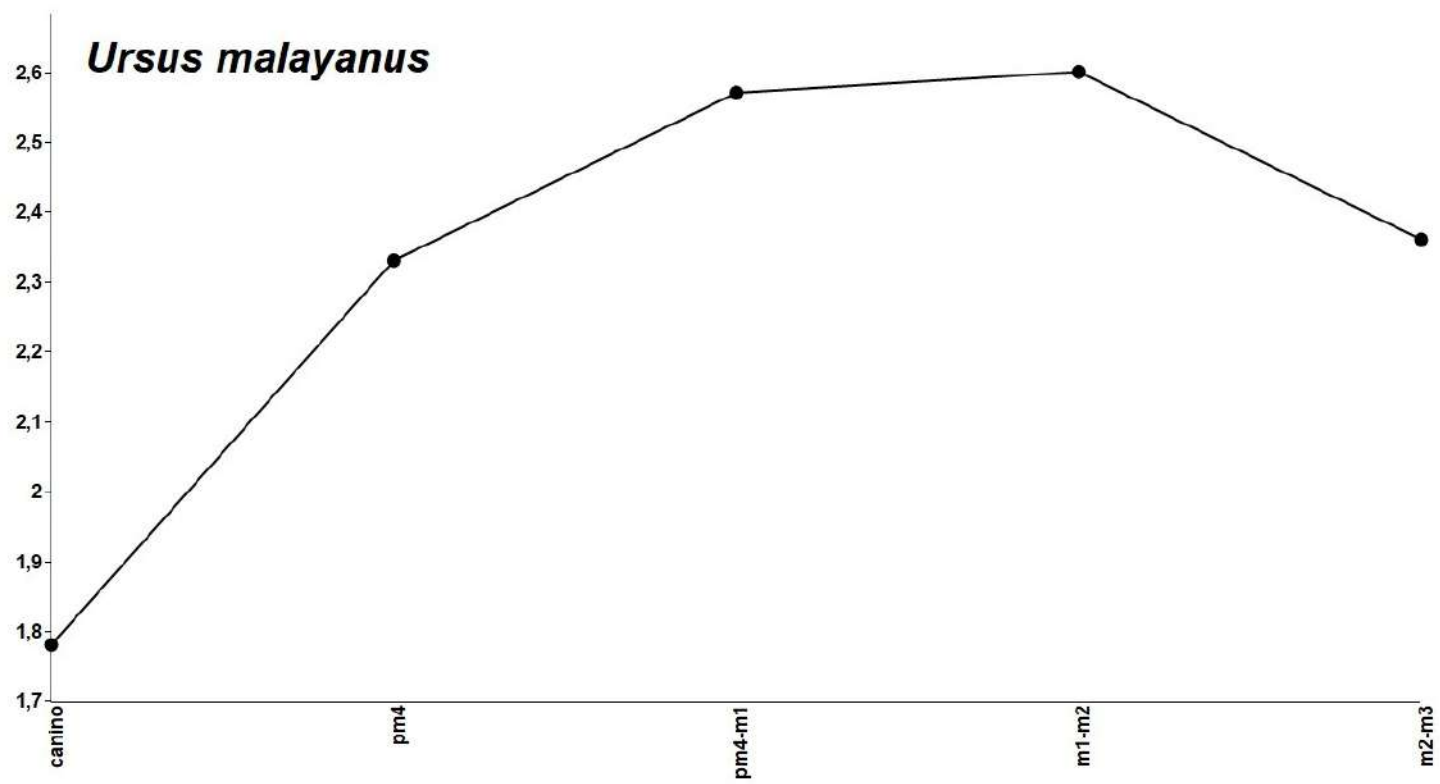
Arctotherium angustidens MMPH 018

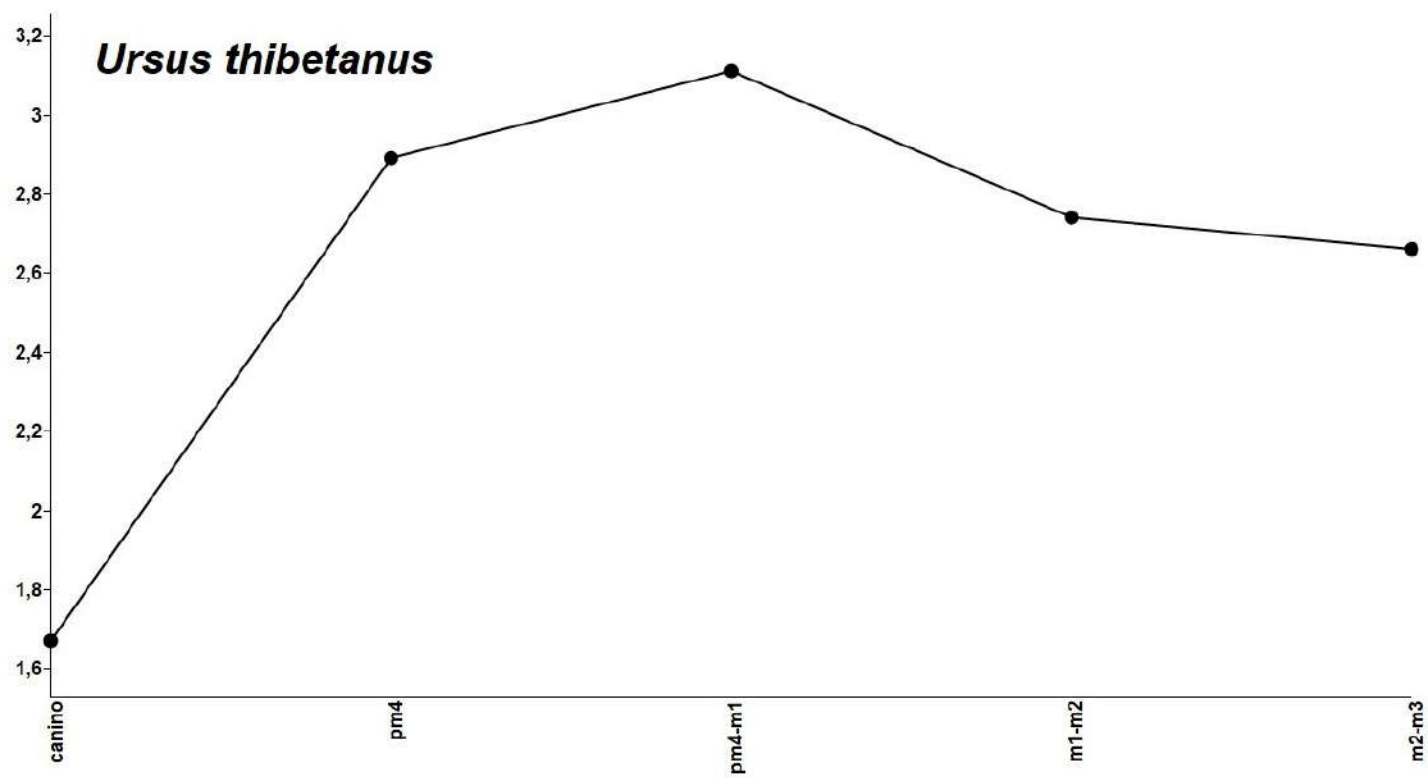
Perfiles de fuerza mandibular (fuerza relativa Zx/Zy) para Ursidae actuales calculados a partir de datos tomados de Christiansen (2007b). Abreviaturas en Materiales y métodos.

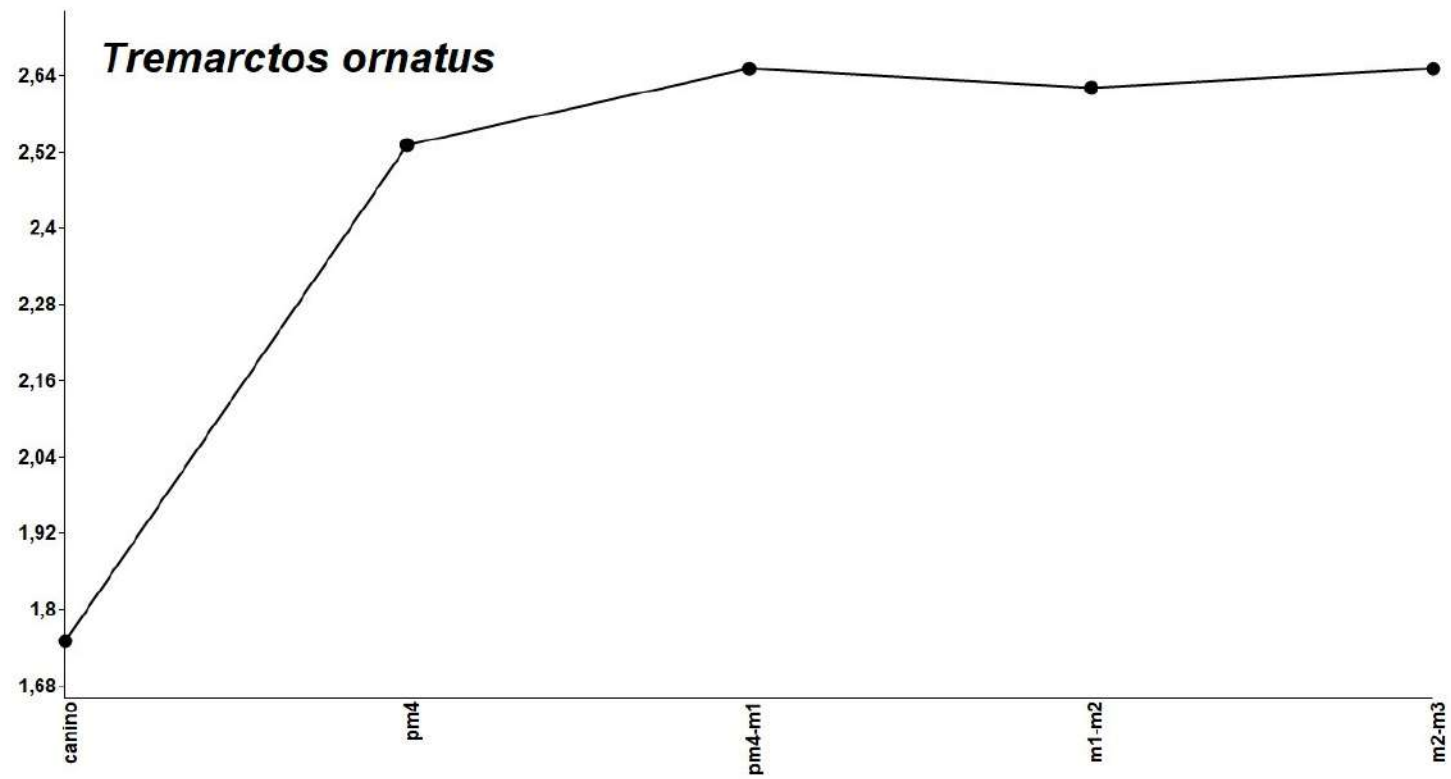


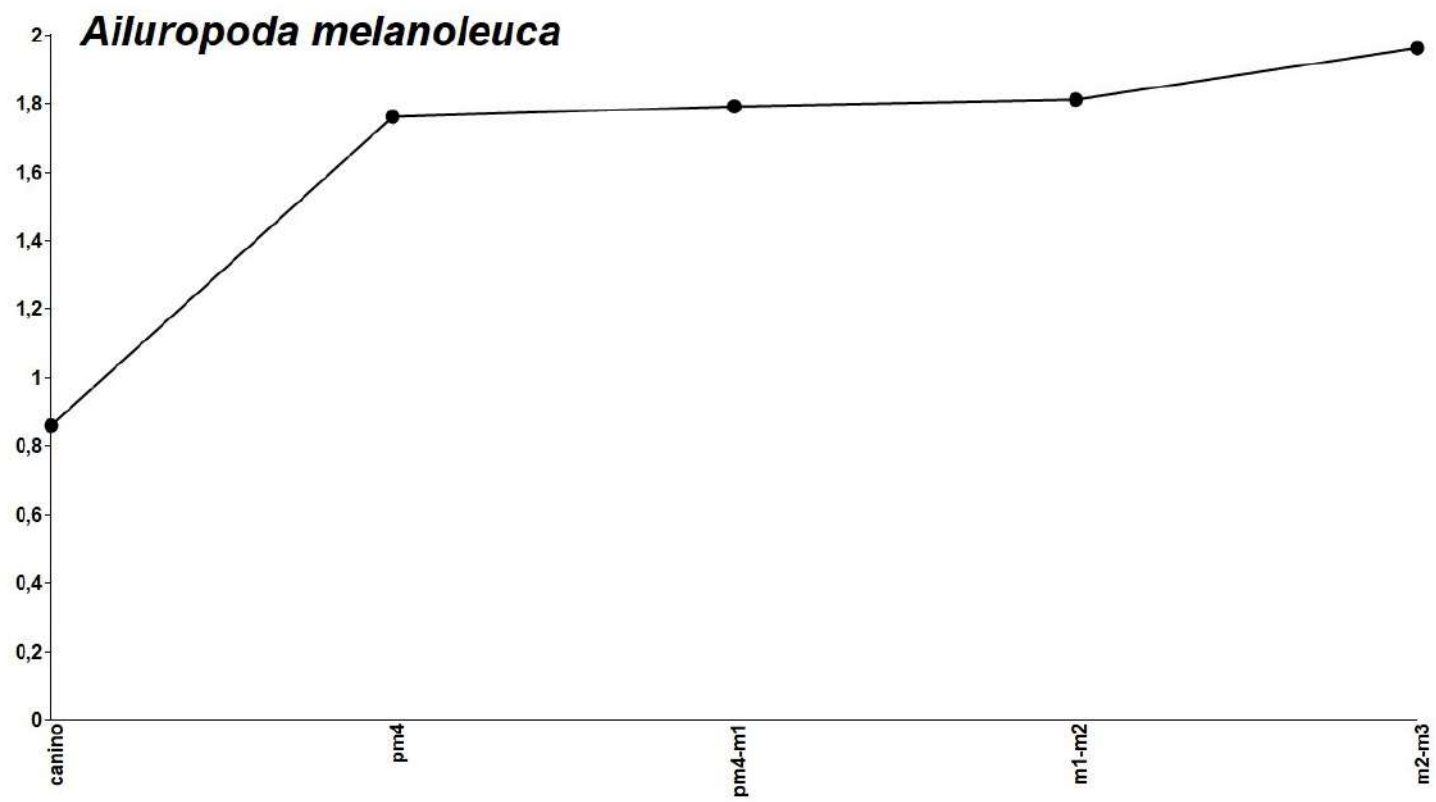


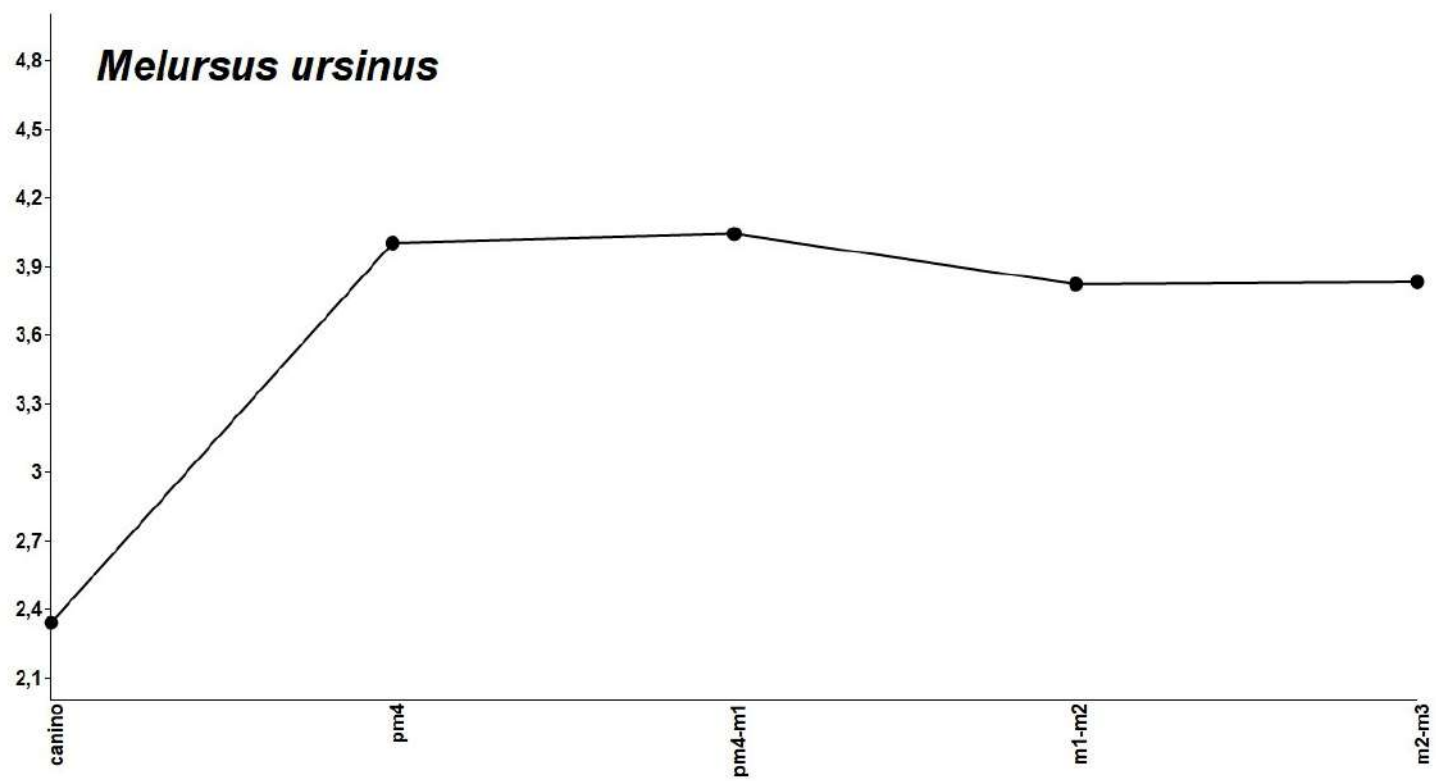












ANEXO 3

Estimaciones de masa

Anexo 3A: 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 12 respectivamente.

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

Carnívoros (todos)

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

Carnívoros (>100 kg)

VV2: $\log \text{ masa} = 1.56 \cdot \log \text{ LCB} - 1.6$; %SEE 41

Félidos

VV3: $\log \text{ masa} = 3.11 \cdot \log \text{ LCB} - 5.38$

Úrsidos

VV4: $\log \text{ masa} = 2.02 \cdot \log \text{ LCB} - 2.8$; %SEE 56

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

Carnívoros (todos)

VV5: $\log \text{ masa} = 3.44 \cdot \log \text{ LOO} - 5.74$; %SEE 61

Carnívoros (>100 kg)

VV6: $\log \text{ masa} = 1.51 \cdot \log \text{ LOO} - 1.25$; %SEE 43

Félidos

VV7: $\log \text{ masa} = 3.54 \cdot \log \text{ LOO} - 5.86$

Úrsidos

VV8: $\log \text{ masa} = 1.98 \cdot \log \text{ LOO} - 2.38$; %SEE 61

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

Carnívoros (todos)

VV9: $\log \text{ masa} = 2.97 \cdot \log \text{ m1AP} - 2.27$; %SEE 138

Carnívoros (>100 kg)

VV10: $\log \text{ masa} = 0.57 \cdot \log \text{ m1AP} + 1.45$; %SEE 55

Félidos

VV11: $\log \text{ masa} = 3.05 \cdot \log \text{ m1AP} - 2.15$

Úrsidos

VV12: $\log \text{ masa} = 0.49 \cdot \log \text{ m1AP} + 1.26$; %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

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

Cánidos y Hiénidos

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

Ecuaciones de estimación de masa corporal (en kg) para placentarios (carnívoros) según Anyonge (1993). Medidas en mm. Abreviadas como A, 1 a 5 respectivamente.

- en base al largo del Húmero (LT)

Carnívoros (todos)

$$\text{A1: log masa} = 2.93 \cdot \log \text{LT} - 5.11; \% \text{SEE } 51$$

Félidos

$$\text{A2: log masa} = 3.13 \cdot \log \text{LT} - 5.53$$

- en base al largo del Fémur (LT)

Carnívoros (todos)

$$\text{A3: log masa} = 2.92 \cdot \log \text{LT} - 5.27; \% \text{SEE } 46$$

Félidos

$$\text{A4: log masa} = 3.2 \cdot \log \text{LT} - 5.9$$

Úrsidos

$$\text{A5: log masa} = 3.85 \cdot \log \text{LT} - 7.62$$

Ecuación de estimación de masa corporal (en kg) para úrsidos según Viranta (1994). Medidas en mm. Abreviada como V1.

- en base al largo del fémur (LT)

$$\text{V1: log masa} = 4.67 \cdot \log \text{LT} - 9.82; \% \text{SEE } 10$$

Ecuaciones de estimación de masa corporal (en kg) para placentarios (carnívoros) según Egi (2001). Medidas en mm. Abreviadas como Eg, 1 a 3 respectivamente.

- en base al largo del Húmero (LT)

Terrestres generalizados

$$\text{Eg1: Ln masa} = -9.88 + \text{Ln LT} \cdot 2.526; \% \text{SEE } 8.5$$

- en base al largo del Fémur (LT)

Terrestres generalizados

$$\text{Eg2: Ln masa} = -10.25 + \text{Ln LT} \cdot 2.546; \% \text{SEE } 9.6$$

- en base al largo de la Tibia (LT)

Terrestres generalizados

Eg3: $\ln \text{ masa} = -9.09 + \ln \text{ LT} \cdot 2.280$; %SEE 10

Ecuaciones de estimación de masa corporal (en kg) para félidos según Christiansen y Harris (2005). Medidas en mm. Abreviadas como CH, 1 a 7 respectivamente.

- en base al largo del húmero (LT)

CH1: $\log \text{ masa} = -4.648 + 2.720 \cdot \log \text{ LT}$; %SEE 22.31; %PE 14.31

- en base al largo del fémur (LT)

CH2: $\log \text{ masa} = -4.794 + 2.712 \cdot \log \text{ LT}$; %SEE 21.49; %PE 15.04

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

CH3: $\log \text{ masa} = -1.892 + 2.783 \cdot \log \text{ DDV-Di}$; %SEE 20.05; %PE 14.02

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

CH4: $\log \text{ masa} = -1.874 + 2.719 \cdot \log \text{ DML-Di}$; %SEE 23.21; %PE 16.07

- en base al largo de la tibia (LT)

CH5: $\log \text{ masa} = -5.621 + 3.104 \cdot \log \text{ LT}$; %SEE 34.15; %PE 20.15

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

CH6: $\log \text{ masa} = -1.613 + 2.654 \cdot \log \text{ DDV-Di}$; %SEE 22.61; %PE 15.18

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

CH7: $\log \text{ masa} = -1.558 + 2.551 \cdot \log \text{ DML-Di}$; %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 H1.

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

H1: $\log \text{ masa} = 2.295 \cdot \log \text{ DML-Di} - 0.307$

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 3 respectivamente.

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

F1: $\log \text{ masa} = -1.060 + 2.361 \cdot \log \text{ CAP}$; %SEE 70.01; %PE 32.16

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

F2: $\log \text{ masa} = -0.464 + 2.224 \cdot \log \text{ CML}$; %SEE 79.32; %PE 35.23

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

F3: $\log \text{ masa} = -0.866 + 2.127 \cdot \log \text{ M2AP}$; %SEE 61.83; %PE 96.33

Ecuaciones de estimación de masa corporal (en kg) para una mezcla combinada de cánidos (perros y lobos, a excepción de que se especifique lo contrario) según Losey *et al.* (2014, 2016). Medidas en mm. Abreviadas como L, 1 a 18 respectivamente.

- en base a la longitud total de la mandíbula (LT)

L1: $\log \text{ masa} = -4.859 + 2.840 * \log \text{ LT}$; %SEE 12.46; %PE 13.08

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

L2: $\log \text{ masa} = -2.000 + 2.538 * \log \text{ Hpm2}$; %SEE 27.39; %PE 17.84

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

L3: $\log \text{ masa} = -2.020 + 2.406 * \log \text{ Hm1}$; %SEE 23.34; %PE 15.28

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

L4: $\log \text{ masa} = -1.495 + 2.113 * \log \text{ m1AP}$; %SEE 28.45; %PE 34.14

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

L5: $\log \text{ masa} = -3.782 + 2.695 * \log \text{ LSDpm1-m3}$; %SEE 21.94; %PE 16.09

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

L6: $\log \text{ masa} = -2.707 + 2.487 * \log \text{ LSDpm1-4}$; %SEE 22.30; %PE 15.90

- en base a la longitud de la serie dentaria m1-m3 (LSD m1-m3) -para perros-

L7: $\log \text{ masa} = -5.248 + 4.265 * \log \text{ LSDm1-m3}$; %SEE 25.06; %PE 17.04

- en base a la longitud de la serie dentaria m1-m3 (LSD m1-m3) -para lobos-

L8: $\log \text{ masa} = -0.949 + 1.503 * \log \text{ LSDm1-m3}$; %SEE 22.73; %PE 15.93

- en base a la longitud total (LT) del húmero

L9: $\ln \text{ masa} = -8.940 + 2.358 * \ln \text{ LT}$; %SEE 28.8; %PE 22.12 -para perros-

L10: $\ln \text{ masa} = -8.818 + 2.303 * \ln \text{ LT}$; %SEE 11.1; %PE 8.94 -para lobos-

- en base al diámetro mediolateral (ML) y anteroposterior (AP) del extremo proximal del húmero

L11: $\ln \text{ masa} = -5.414 + 2.420 * \ln \text{ ML}$; %SEE 24.3; %PE 18.60 -para perros-

L12: $\ln \text{ masa} = -6.957 + 2.668 * \ln \text{ AP}$; %SEE 22.7; %PE 17.91 -para perros-

L13: $\ln \text{ masa} = -4.049 + 2.062 * \ln \text{ ML}$; %SEE 10.4; %PE 7.54 -para lobos-

L14: $\ln \text{ masa} = -5.459 + 2.263 * \ln \text{ AP}$; %SEE 10.4; %PE 7.32 -para lobos-

- en base al diámetro mediolateral (ML) y ancho de la tróclea (AT) del extremo distal del húmero

L15: $\ln \text{ masa} = -6.025 + 2.551 * \ln \text{ ML}$; %SEE 23.2; %PE 17.41 -para perros-

L16: $\ln \text{ masa} = -5.461 + 2.573 * \ln \text{ AT}$; %SEE 26.1; %PE 20.47 -para perros-

L17: $\ln \text{ masa} = -3.094 + 1.781 * \ln \text{ ML}$; %SEE 10.2; %PE 7.77 -para lobos-

L18: $\ln \text{ masa} = -2.982 + 1.871 * \ln \text{ AT}$; %SEE 11.5; %PE 9.20 -para lobos-

Ecuación de estimación de masa corporal (en g.) para placentarios (carnívoros) según Engelman (2022). Medidas en mm. Abreviada como En1.

- en base a la distancia bicondilar externa (BCE)

$\ln \text{ masa} = 8.5852 * \ln(\text{BCE})^{2/3} - 10.2696$; %SEE 34.62; %PE, 22.60

Ecuaciones de estimación de masa corporal (en g.) para didélfidos en base al diámetro anteroposterior (AP) y transverso (ML) (en mm), y al área oclusal de la serie molar (AP*ML) según Gordon (2003). Abreviadas como Gd, 1 a 12 respectivamente.

- para los molares inferiores

$$\text{Gd1: Ln masa} = 2.131 + 3.095 * \text{Ln m1 AP}$$

$$\text{Gd2: Ln masa} = 3.732 + 3.144 * \text{Ln m1 ML}$$

$$\text{Gd3: Ln masa} = 2.924 + 1.56 * \text{Ln m1 AP*ML}$$

$$\text{Gd4: Ln masa} = 1.768 + 3.229 * \text{Ln m2 AP}$$

$$\text{Gd5: Ln masa} = 3.366 + 3.279 * \text{Ln m2 ML}$$

$$\text{Gd6: Ln masa} = 2.557 + 1.629 * \text{Ln m2 AP*ML}$$

$$\text{Gd7: Ln masa} = 1.785 + 3.089 * \text{Ln m3 AP}$$

$$\text{Gd8: Ln masa} = 3.405 + 3.156 * \text{Ln m3 ML}$$

$$\text{Gd9: Ln masa} = 2.581 + 1.564 * \text{Ln m3 AP*ML}$$

$$\text{Gd10: Ln masa} = 1.837 + 2.973 * \text{Ln m4 AP}$$

$$\text{Gd11: Ln masa} = 3.731 + 3.029 * \text{Ln m4 ML}$$

$$\text{Gd12: Ln masa} = 2.77 + 1.503 * \text{Ln m4 AP*ML}$$

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 3B: 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 3A.

Estimaciones de masa corporal (en kg)

FELIDAE

AC 896 (*Panthera onca*): VV9, 70.0; VV10, 173.7; **VV11, 119.2; TK1, 125.8**
Promedio 122.5

IC 188 (cf. *Panthera onca*): **H1, 139.5**
Promedio 139.5

FC-DPV 3351 (cf. *Puma concolor*): VV9, 30.7; VV10, 148.2; **VV11, 51.0; TK1, 49.3**
Promedio 50.2

IC 651 (*Smilodon* sp.): A1, 253.4; **A2, 313.8**; Eg1, 153.8; **CH1, 212.5**
Promedio 263.2

IC 653 (*Smilodon* sp.): A1, 230.2; **A2, 283.3**; Eg1, 141.6; **CH1, 194.4**
Promedio 238.9

IC 656 (*Smilodon* sp.): A1, 226.8; **A2, 278.8**; Eg1, 139.8; **CH1, 191.7**
Promedio 235.3

IC 1064 (*Smilodon* sp.): A1, 208.5; **A2, 254.8**; Eg1, 130; **CH1, 177.3**
Promedio 216.1

CJG SN (*Smilodon* sp.): A1, 254.8; **A2, 315.7**; Eg1, 154.5; **CH1, 213.6**
Promedio 264.7

CRB 27 (*Smilodon* sp.): A1, 251.8; **A2, 311.7**; Eg1, 152.9; **CH1, 211.2**
Promedio 261.5

CRB 28 (*Smilodon* sp.): A1, 257.9; **A2, 319.7**; Eg1, 156.1; **CH1, 215.9**
Promedio 267.8

FC-DPV 3362 (*Smilodon fatalis*): VV1, 185.5; VV2, 207.3; **VV3, 268.1**; VV5, 142.5; VV6, 164.1; **VV7, 183.3**; En1, 241.3
Promedio 225.7

IC 1444 (*Smilodon* cf. *S. fatalis*): VV9, 97.9; VV10, 185.2; **VV11, 168.1**; **TK1, 183.9**
Promedio 176.0

IC 654 (*Smilodon* cf. *S. fatalis*): A3, 200.5; **A4, 250.1**; Eg2, 141.5; **CH2, 173.3**; **CH3, 260.3**; **CH4, 271.5**
Promedio 238.8

IC 652 (*Smilodon* aff. *S. fatalis*): Eg3, 37.4; **CH5, 78.5**; **CH6, 314.8**; **CH7, 131.2**
Promedio 174.8

CPG 33-2 (*Smilodon populator*): En1, 218.8
Promedio 218.8

CANIDAE

FC-DPV 3044 (Canidae indet.): **L15, 34.8**; **L16, 32.1**; **L17, 36.3**; **L18, 33.5**
Promedio 34.2

FC-DPV 3093 (*Lycalopex gymnocercus*): **L15, 5.3**; **L16, 4.7**
Promedio 5.0

IC 737 (*Lycalopex gymnocercus*): A1, 6.5; Eg1, 7.1; **L9, 8.2**; **L10, 7.2**; **L11, 3.1**; **L12, 5.0**; **L13, 4.6**; **L14, 6.1**; **L15, 5.9**; **L16, 5.2**
Promedio 5.7

IC 192 (*Dusicyon* cf. *D. avus*): VV9, 35.3; **TK2, 11.7**; **L1, 12.5**; **L2, 11.9**; **L3, 12.4**; **L4, 16.7**; **L5, 16.5**; **L6, 18.2**; **L7, 17.1**; **L8, 21.7**
Promedio 15.4

CPG 62-3 (*Dusicyon avus*): **L2, 10.5**; **L6, 19.8**
Promedio 15.2

FC-DPV 3168 (cf. *Protocyon troglodytes*): VV9, 103.9; **TK2, 40.4**; **L3, 39.9**; **L4, 35.9**; **L6, 31.4**
Promedio 36.9

URSIDAE

CPG 62-9-1 (*Arctotherium* sp.): A3, 196.0; **A5, 224.3**; **V1, 188.2**; Eg2, 138.7
CPG 62-9-2 (*Arctotherium* sp.): A3, 200.3; **A5, 230.8**; **V1, 194.8**; Eg2, 141.4
Promedio 209.5

IC 1032 (*Arctotherium tarijense*): VV1, 135.7; VV2, 177.4; **VV4, 152.7**; VV5, 187.3; VV6, 184.9; **VV8, 170.5**; **F1, 214.2/187.4**; **F2, 302.8/ 293.3**; **F3, 310.3/ 308.6**
Promedio 242.5

CRB 24 (*Arctotherium* cf. *A. tarijense*): **F1, 182.3; F2, 312.5; F3, 240.2**
Promedio 245

CPG 66-1 (*Arctotherium* cf. *A. tarijense*): **F1, 141.4; F2, 228.8; F3, 289.8**
Promedio 220

IC 182 (*Arctotherium* cf. *A. tarijense*): VV9, 234.4; VV10, 219.0; **VV12, 106.1**
Promedio 106.1

CLS SN (*Arctotherium* cf. *A. bonariense*): VV9, 107.8; VV10, 188.7; **VV12, 93.3**
Promedio 93.3

MUSTELIDAE

IC 1482 (*Lontra* sp.): VV1, 15.4
Promedio 15.4

DIDELPHIDAE

MNHN-P 3000 (*Didelphis* cf. *D. albiventris*): **Gd1, 1.0; Gd2, 1.3; Gd3, 1.1; Gd4, 0.930; Gd5, 1.5; Gd6, 1.2; Gd7, 0.990; Gd8, 1.3; Gd9, 1.2; Gd10, 1.1; Gd11, 1.1; Gd12, 1.1**
Promedio 1.1

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 Vizcaíno (2006) y B) Prevosti y Martin (2013).

FELIDAE

AC 896 (*Panthera onca*)
A) PT, 139.3; PM, 587.1
B) PT, 197.6; PM, 600

IC 188 (cf. *Panthera onca*)
A) PT, 177.4; PM, 694.2
B) PT, 241.3; PM, 683.2

FC-DPV 3351 (cf. *Puma concolor*)
A) PT, 26.5; PM, 185.7
B) PT, 50.0; PM, 245.9

IC 651 (*Smilodon* sp.)
A) PT, 577.7; PM, 1574.6
B) PT, 641.6; PM, 1289.1

IC 653 (*Smilodon* sp.)

A) PT, 482.5; PM, 1389.6

B) PT, 552.7; PM, 1170.1

IC 656 (*Smilodon* sp.)

A) PT, 538.0; PM, 1362.7

B) PT, 539.9; PM, 1152.5

IC 1064 (*Smilodon* sp.)

A) PT, 400.4; PM, 1221

B) PT, 473.6; PM, 1058.4

CJG SN (*Smilodon* sp.)

A) PT, 583.9; PM, 1586.2

B) PT, 647.2; PM, 1296.4

CRB 27 (*Smilodon* sp.)

A) PT, 570.8; PM, 1561.5

B) PT, 635.2; PM, 1280.8

CRB 28 (*Smilodon* sp.)

A) PT, 596.7; PM, 1610.2

B) PT, 658.9; PM, 1311.6

FC-DPV 3362 (*Smilodon fatalis*)

A) PT, 434.1; PM, 1291.4

B) PT, 506.3; PM, 1105.4

IC 1444 (*Smilodon* cf. *S. fatalis*)

A) PT, 273.3; PM, 936.9

B) PT, 345.2; PM, 862.0

IC 654 (*Smilodon* cf. *S. fatalis*)

A) PT, 482.1; PM, 1388.9

B) PT, 552.3; PM, 1169.6

IC 652 (*Smilodon* aff. *S. fatalis*)

A) PT, 269.9; PM, 928.7

B) PT, 341.6; PM, 856.1

CPG 33-2 (*Smilodon populator*)

A) PT, 409.7; PM, 1240.7

B) PT, 482.7; PM, 1071.6

CANIDAE

FC-DPV 3044 (Canidae indet.)

A) PT, 26.4; PM, 301.1

B) PT, 15.7; PM, 185.2

FC-DPV 3093 (*Lycalopex gymnocercus*)

A) PT, 0.600; PM, 8.1

B) PT, 0.480; PM, 12.6

IC 737 (*Lycalopex gymnocercus*)

A) PT, 0.770; PM, 10.4

B) PT, 0.610; PM, 15.1

IC 192 (*Dusicyon* cf. *D. avus*)

A) PT, 5.5; PM, 67.2

B) PT, 3.7; PM, 60.6

CPG 62-3 (*Dusicyon avus*)

A) PT, 5.3; PM, 65.6

B) PT, 3.6; PM, 59.5

FC-DPV 3168 (cf. *Protocyon troglodytes*)

A) PT, 30.7; PM, 347.4

B) PT, 18.0; PM, 205.9

ANEXO 4

Análisis multivariados

Anexo 4A: Resultados del ACP y Cluster jerárquico

AC 896

Medidas utilizadas: LT, LSD c-m1, Hm1, Bm1, pm4AP; pm4ML, m1AP, m1ML. Los datos de los ejemplares comparativos provienen de la bibliografía (Merriam y Stock, 1932).

PC	Eigenvalue	% variance	PC	Eigenvalue	% variance
1	4263,67	99,386	5	0,991711	0,023117
2	19,2871	0,44958	6	0,306388	0,0071419
3	3,42048	0,079732	7	0,193334	0,0045066
4	2,0341	0,047415	8	0,0879812	0,0020508

Valores de la varianza para cada componente principal.

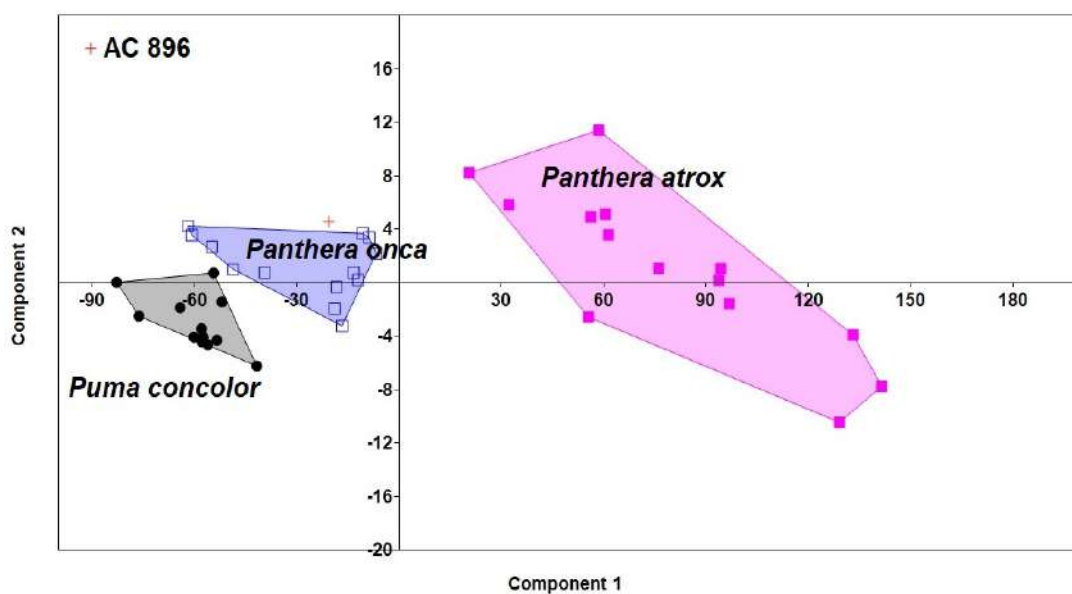


Gráfico de los primeros dos componentes principales.

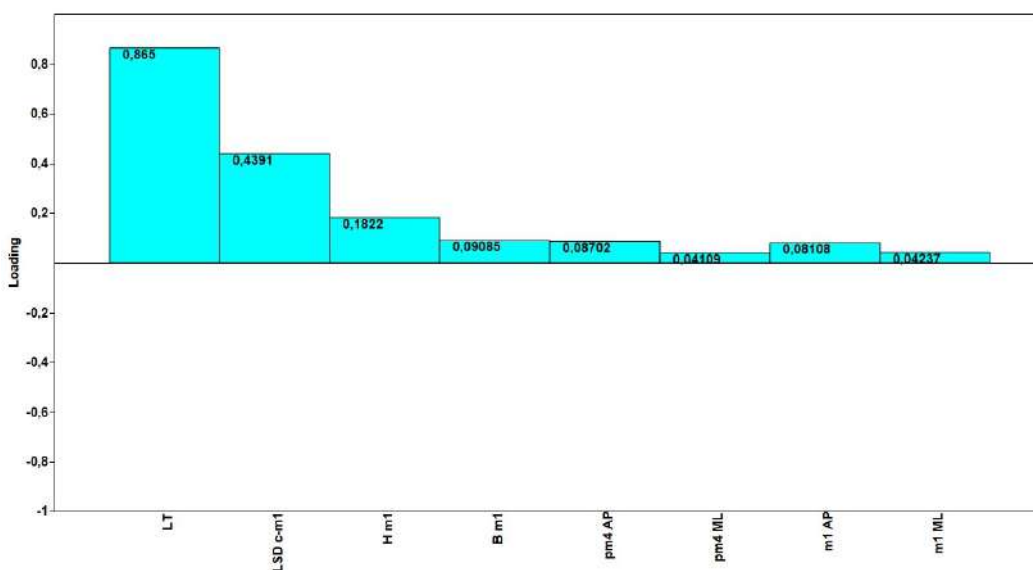
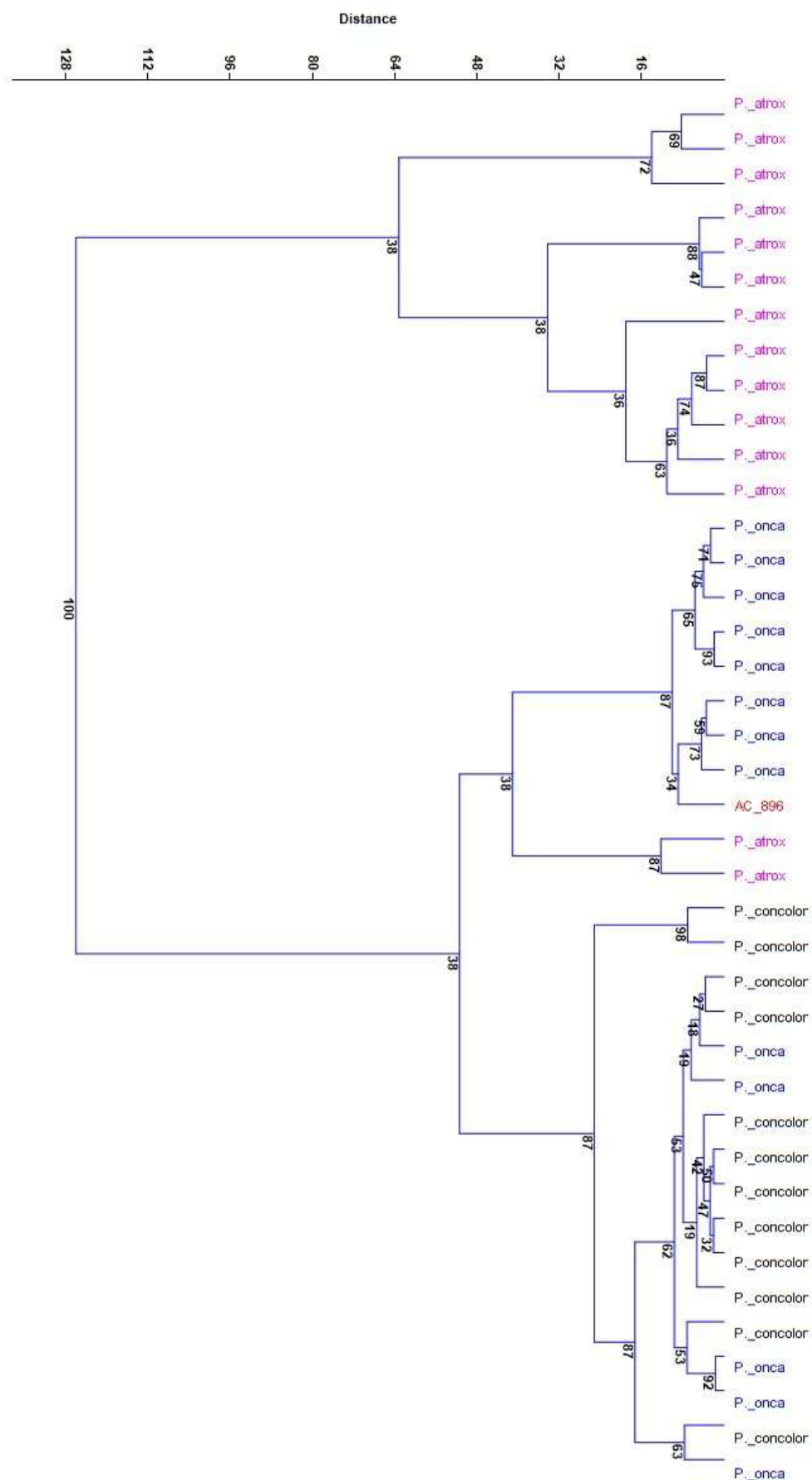


Gráfico de coeficientes de carga del componente principal 1, para todas las variables.



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 3351

Medidas utilizadas: Hm1, Bm1, m1AP, m1ML. Los datos de los ejemplares comparativos provienen de la bibliografía (Merriam y Stock, 1932).

PC	Eigenvalue	% variance
1	209,217	98,194
2	2,02933	0,95244
3	1,65615	0,7773
4	0,162492	0,076264

Valores de la varianza para cada componente principal.

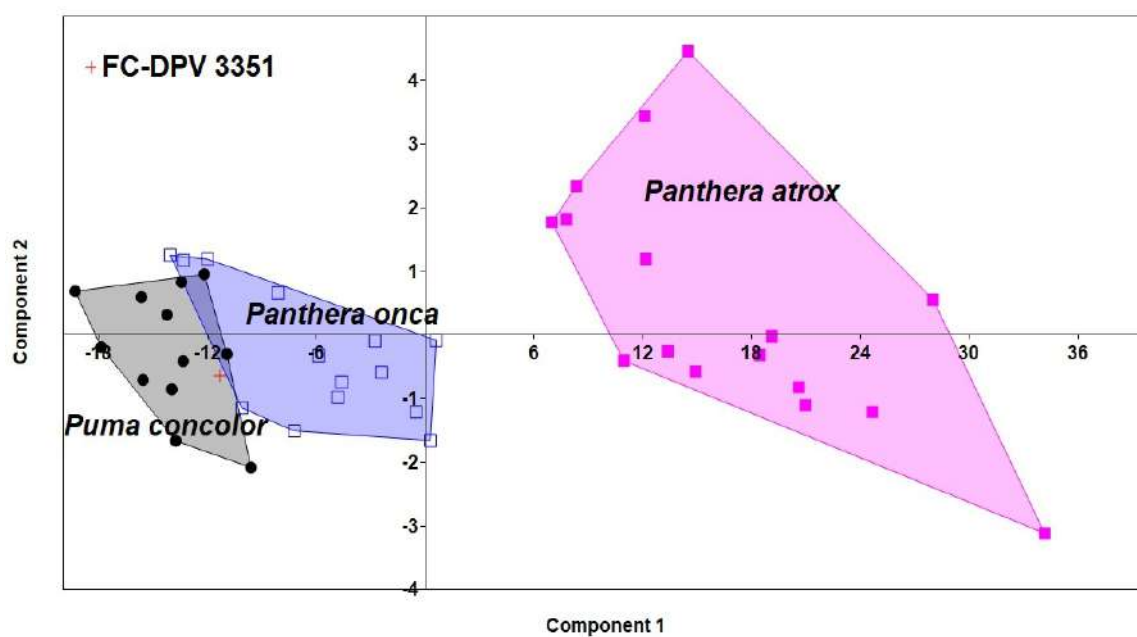


Gráfico de los primeros dos componentes principales.

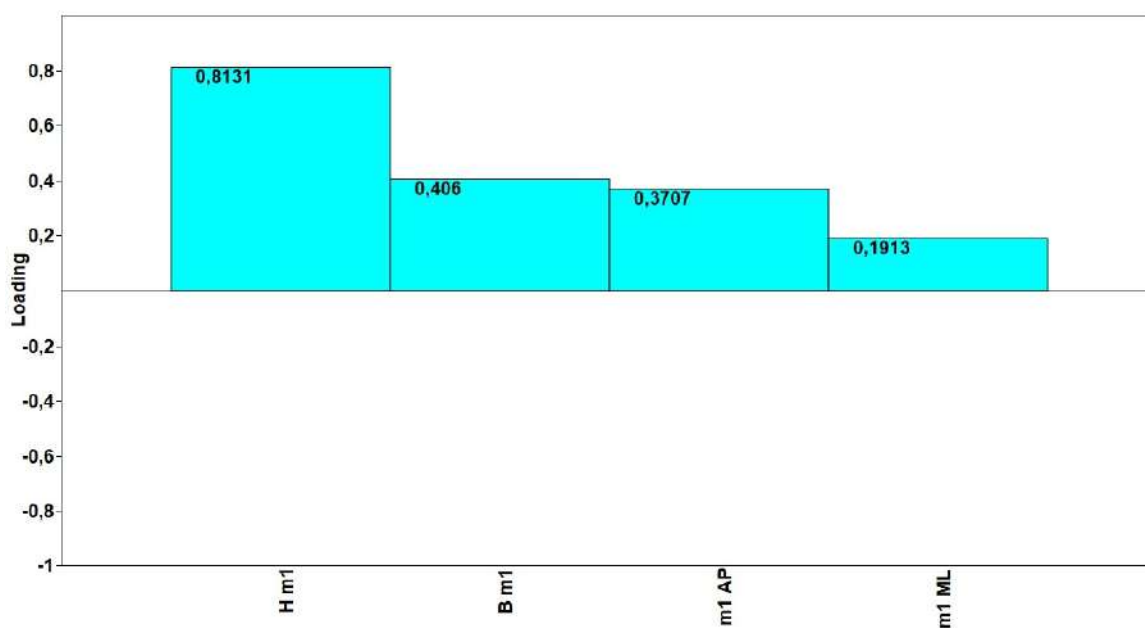
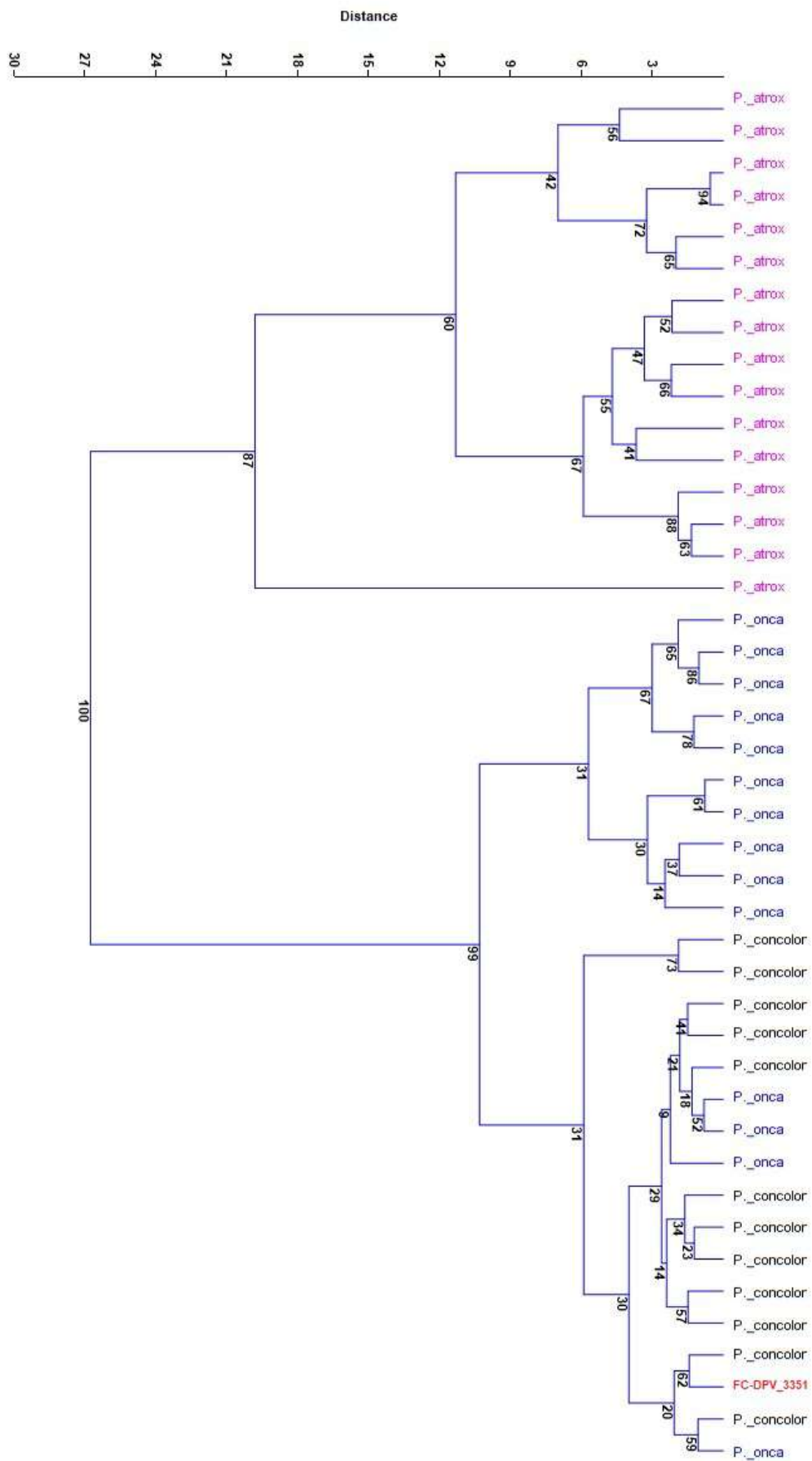


Gráfico de coeficientes de carga del componente principal 1, para todas las variables.



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.

IC 256

Medidas utilizadas: pm3AP, pm3ML, pm4AP, pm4ML. Los datos de los ejemplares comparativos provienen de la bibliografía (Merriam y Stock, 1932; Méndez-Alzola, 1941; Seymour, 1999).

PC	Eigenvalue	% variance
1	80,541	98,027
2	1,0387	1,2642
3	0,420302	0,51155
4	0,162346	0,19759

Valores de la varianza para cada componente principal.

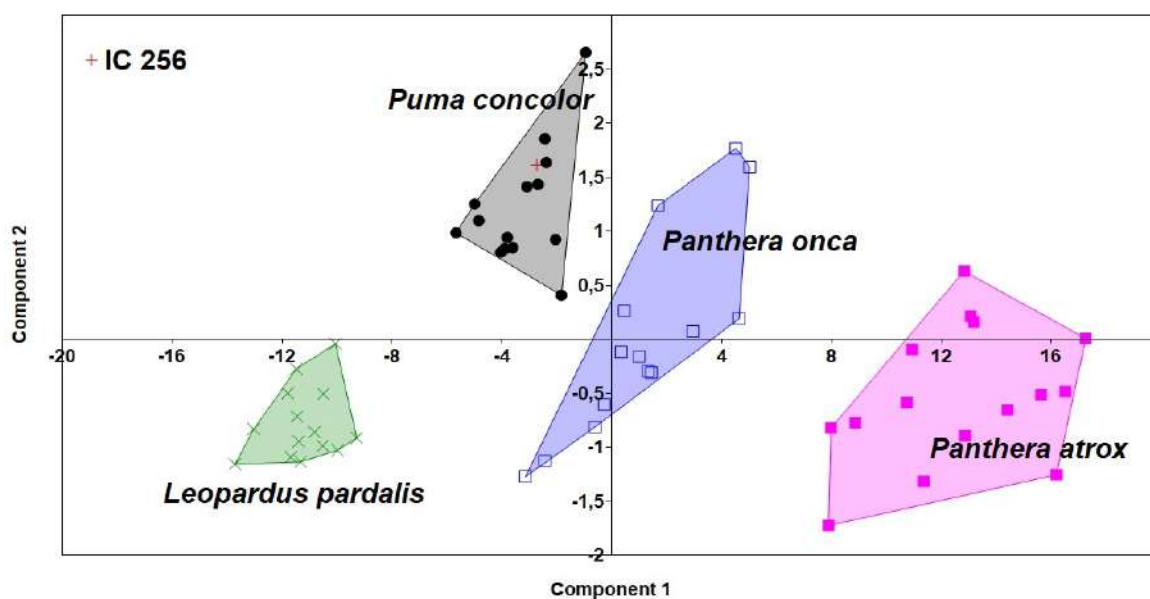


Gráfico de los primeros dos componentes principales.

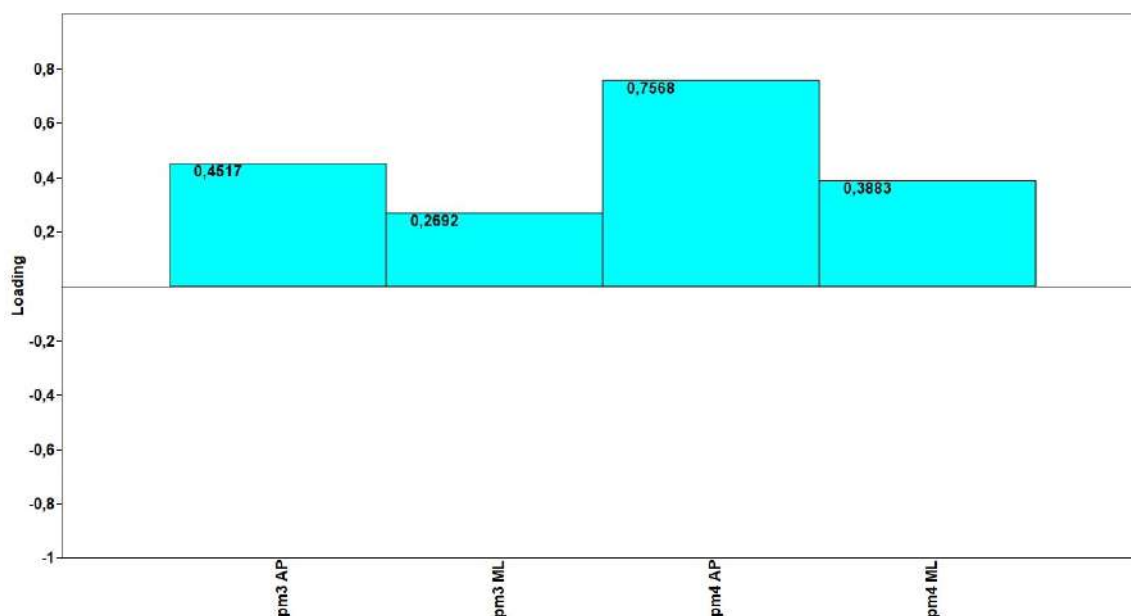
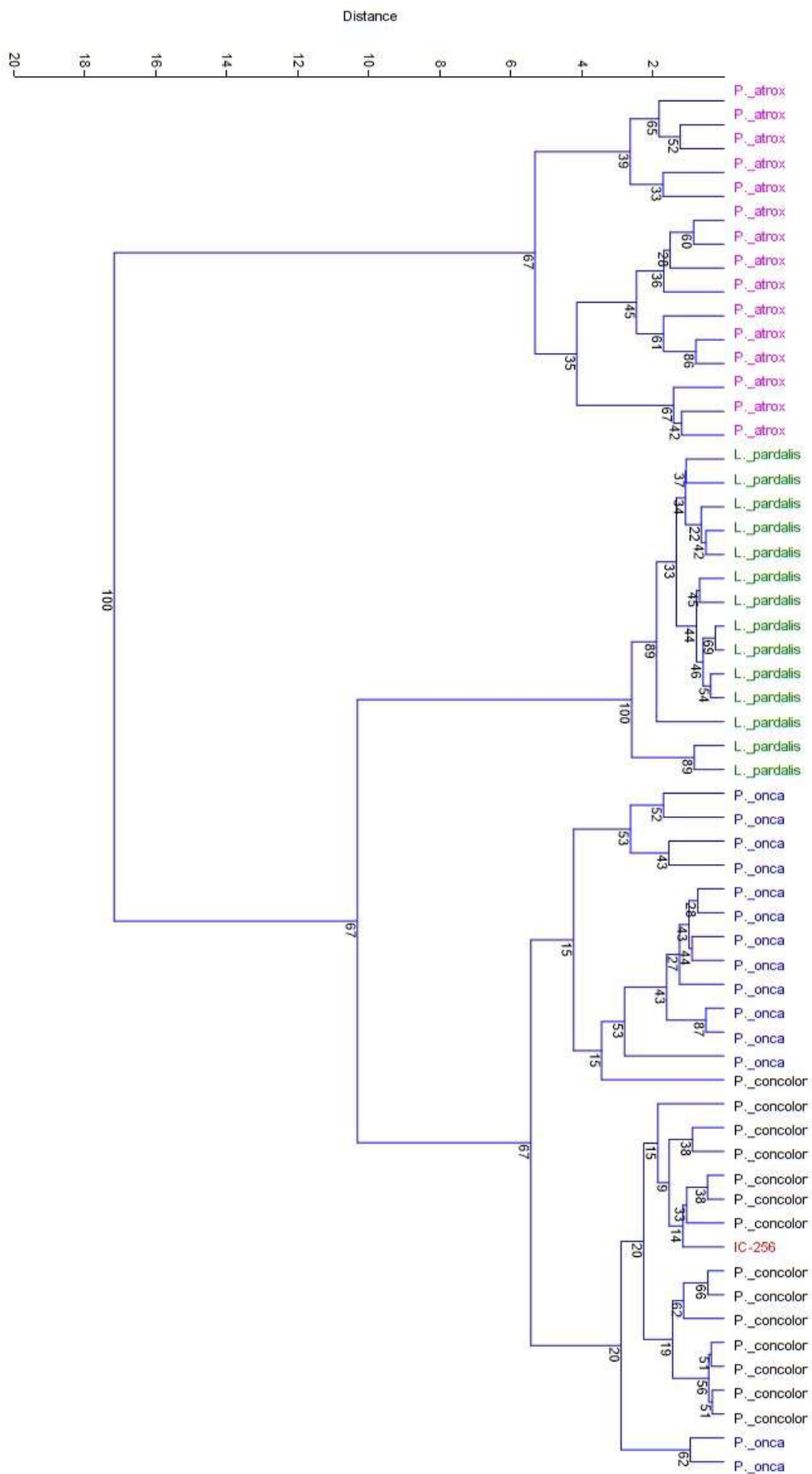


Gráfico de coeficientes de carga del componente principal 1, para todas las variables.



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.

IC 651, IC 653, IC 656, IC 1064, CJG SN, CRB 27, CRB 28

Medidas utilizadas: LT, DML-P, DML-D. Los datos de los ejemplares comparativos provienen de la bibliografía (Merriam y Stock, 1932; Méndez-Alzola, 1941; Churcher, 1967; Berta, 1995).

PC	Eigenvalue	% variance
1	3660,7	97,849
2	71,4033	1,9086
3	9,07236	0,2425

Valores de la varianza para cada componente principal.

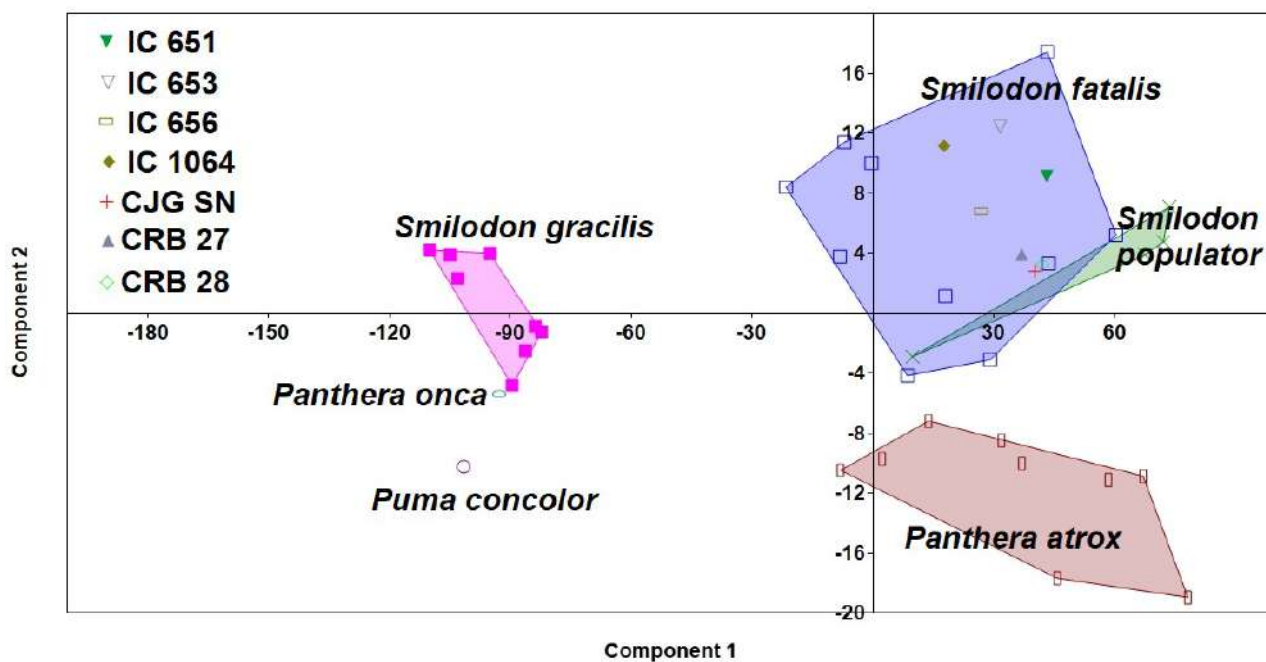


Gráfico de los primeros dos componentes principales.

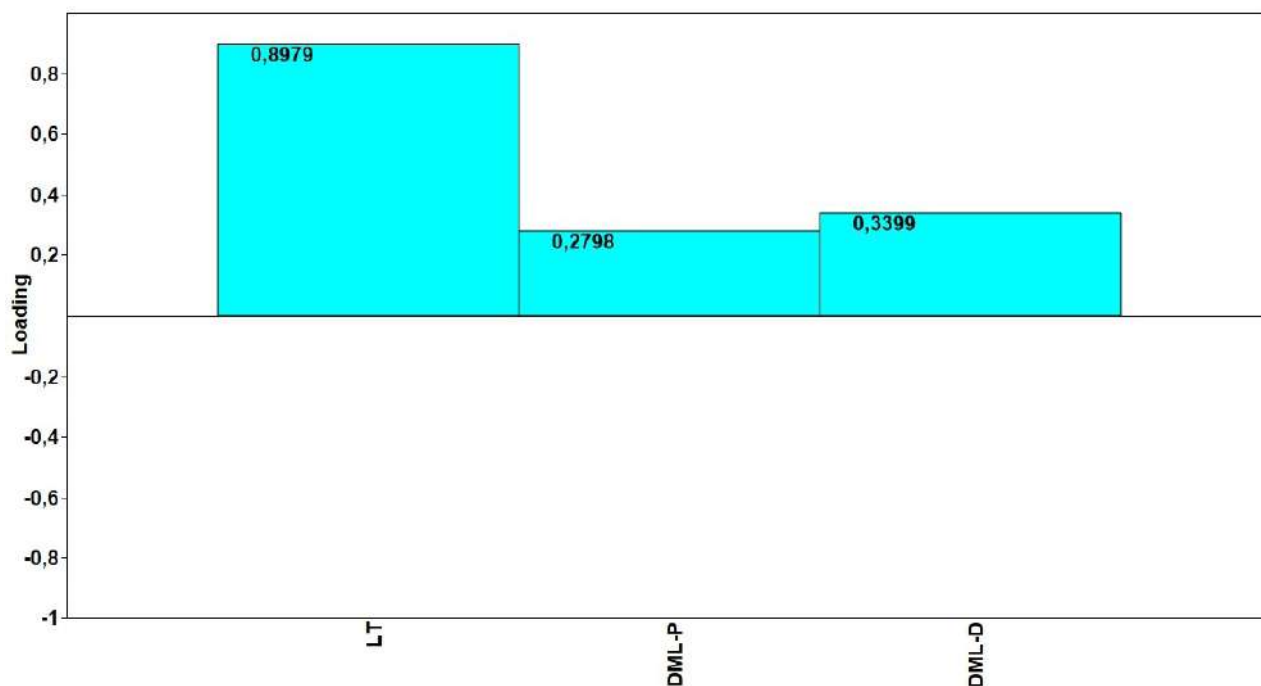
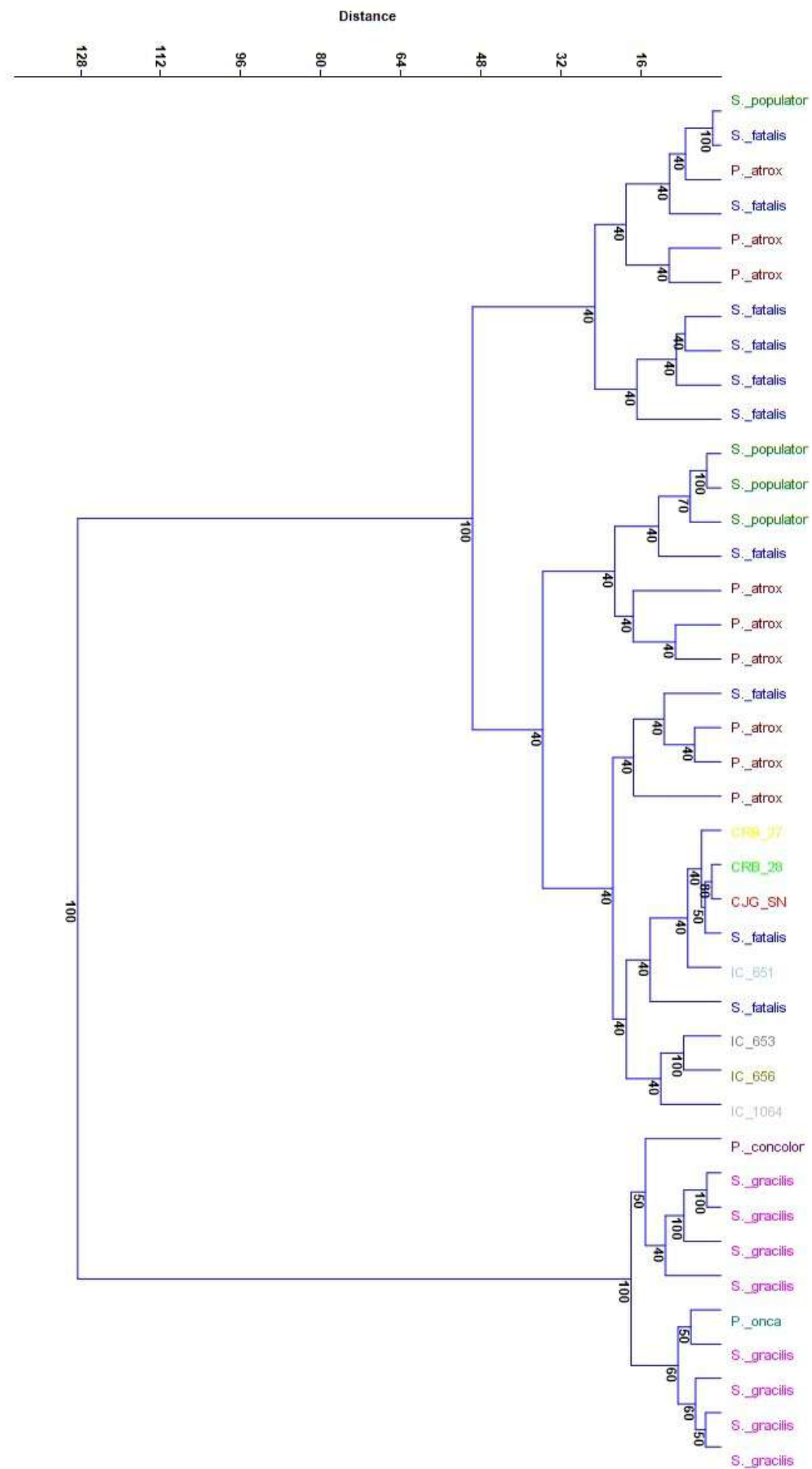


Gráfico de coeficientes de carga del componente principal 1, para todas las variables.



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 3362

Medidas utilizadas: LCB, AM, AR, AIO. Los datos de los ejemplares comparativos provienen de la bibliografía (Merriam y Stock, 1932; Méndez-Alzola, 1941; Churcher, 1967; Kurtén y Werdelin, 1990; Manzuetti *et al.*, 2018b, 2020c).

PC	Eigenvalue	% variance
1	1171,21	88,831
2	117,073	8,8795
3	16,6364	1,2618
4	13,5525	1,0279

Valores de la varianza para cada componente principal.

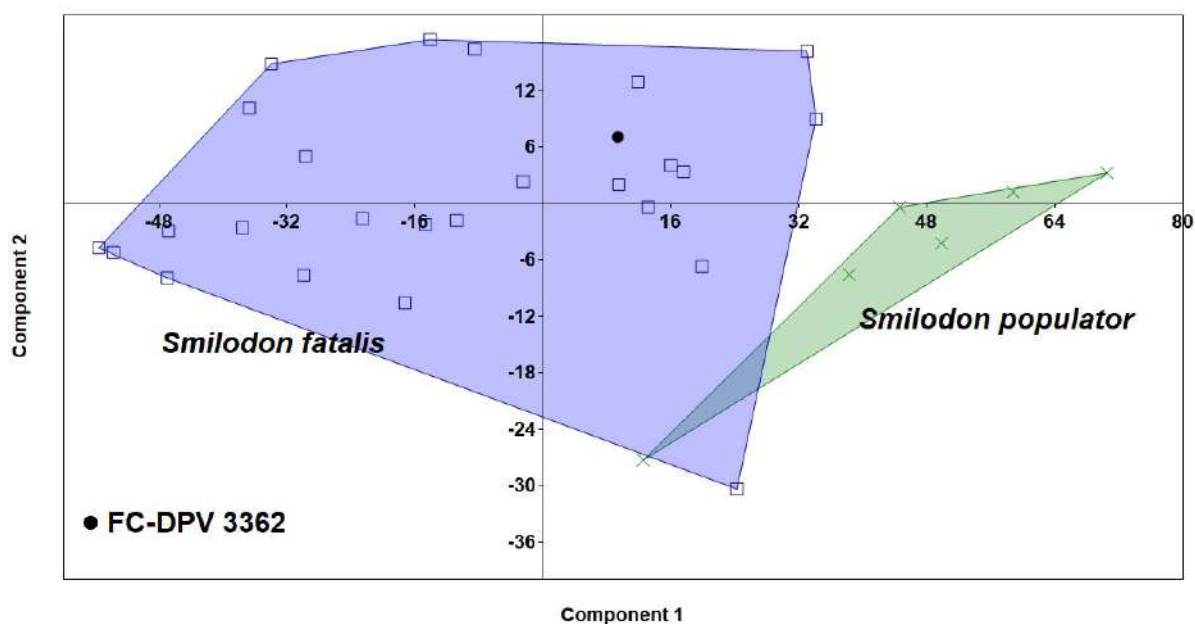


Gráfico de los primeros dos componentes principales.

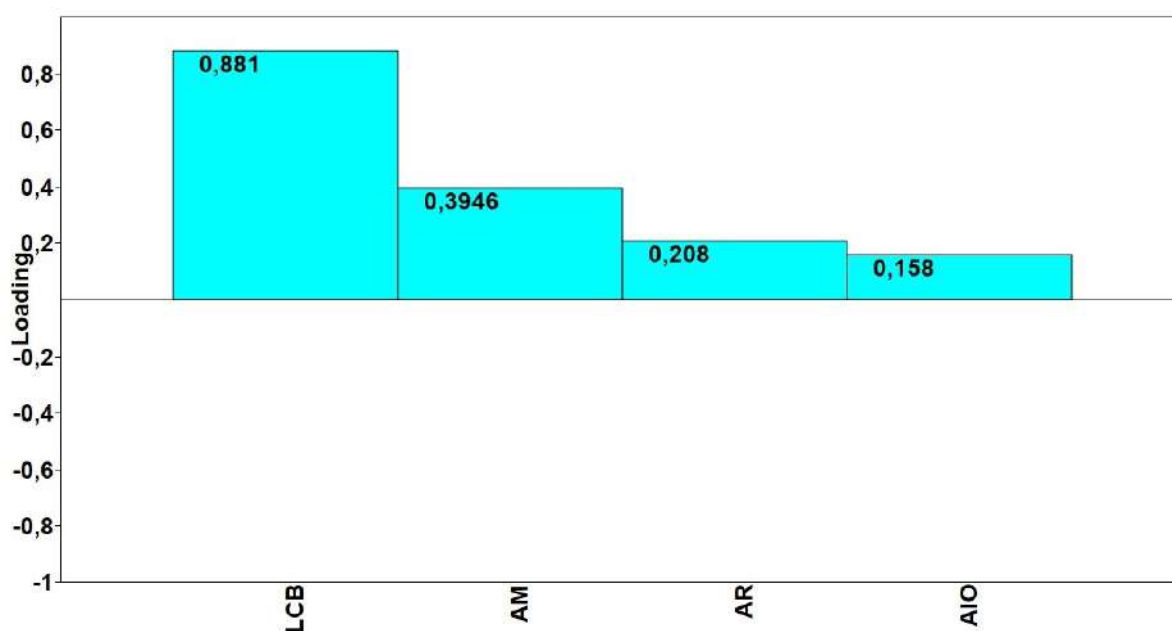
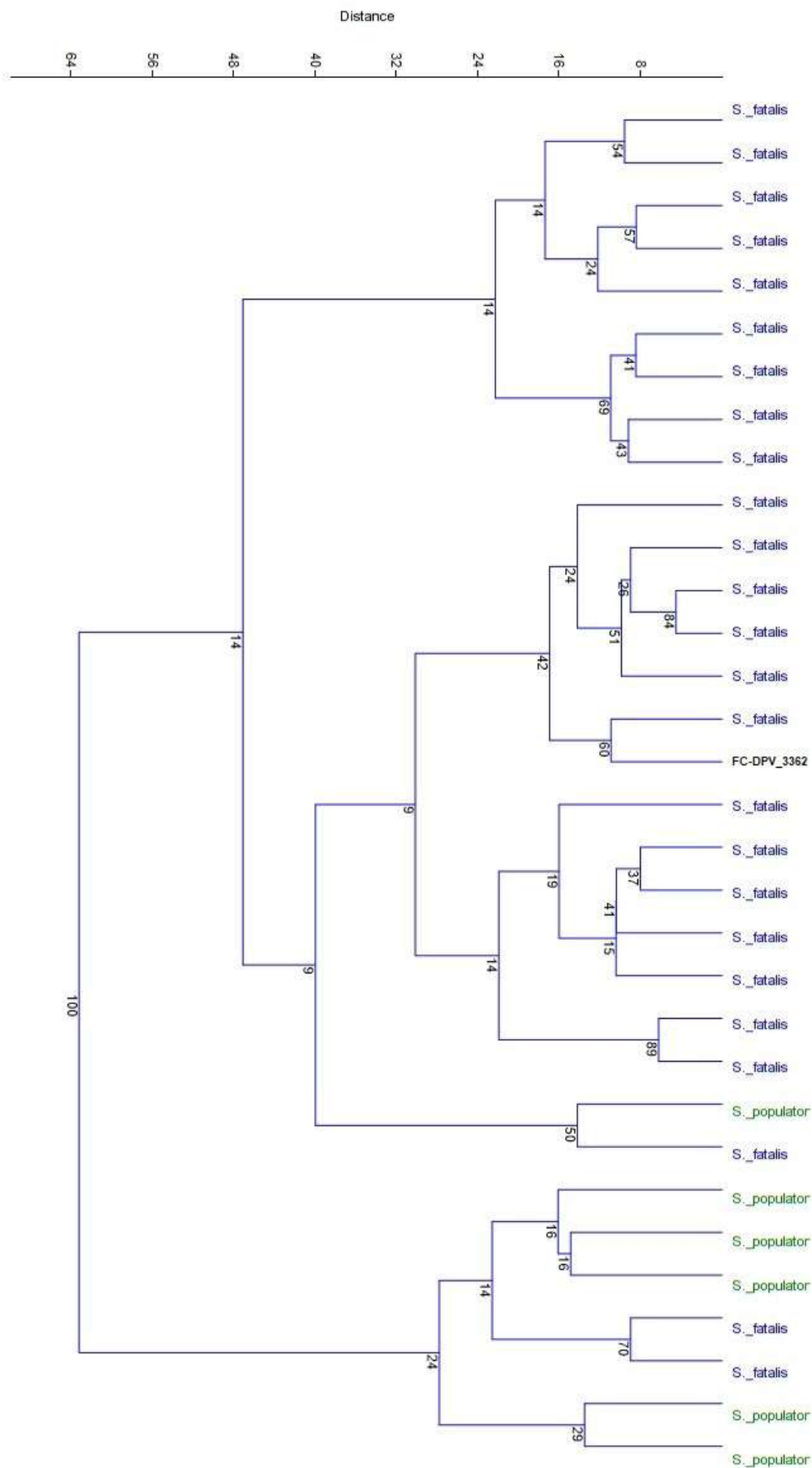


Gráfico de coeficientes de carga del componente principal 1, para todas las variables.



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.

IC 1444

Medidas utilizadas: pm4AP, pm4ML, m1AP, m1ML. Los datos de los ejemplares comparativos provienen de la bibliografía (Merriam y Stock, 1932; Méndez-Alzola, 1941; Berta, 1987, 1995; Kurtén y Werdelin, 1990).

PC	Eigenvalue	% variance
1	21,3791	88,733
2	2,1807	9,0509
3	0,380368	1,5787
4	0,153499	0,6371

Valores de la varianza para cada componente principal.

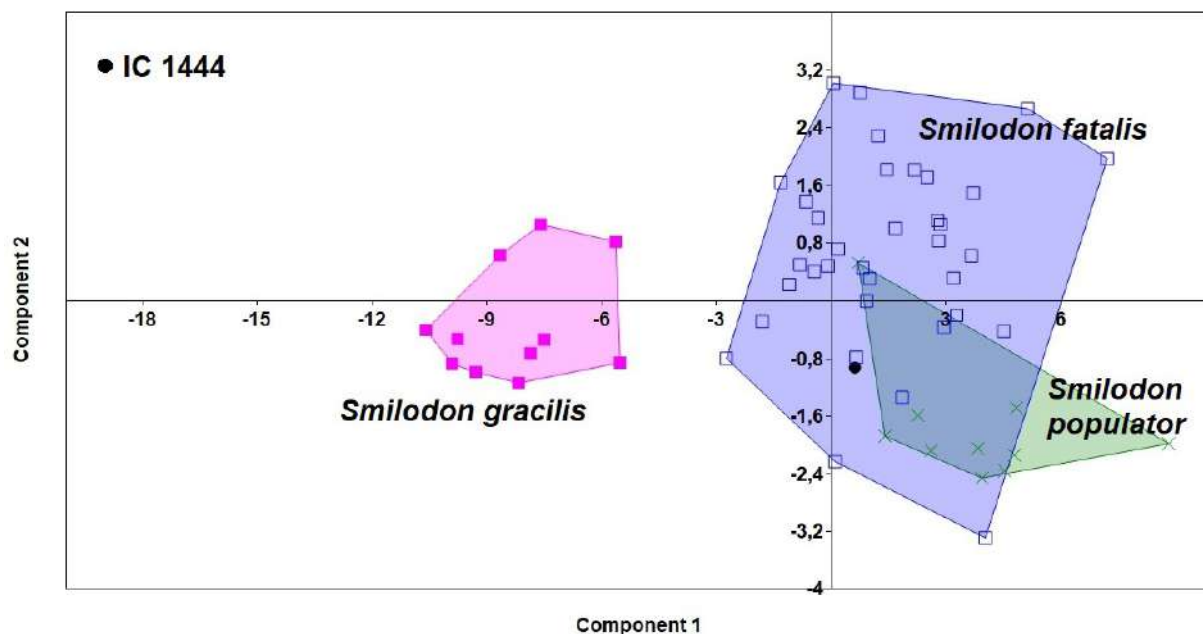


Gráfico de los primeros dos componentes principales.

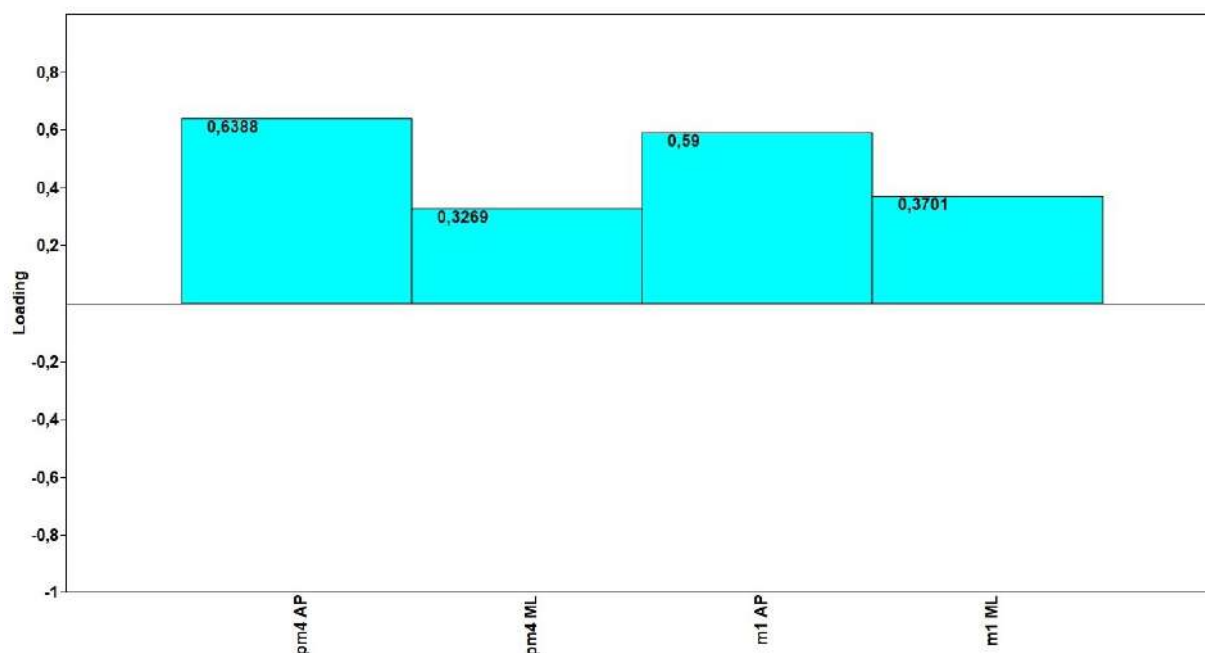


Gráfico de coeficientes de carga del componente principal 1, para todas las variables.

IC 654

Medidas utilizadas: LT, DML-P, DML-Di, DDV-Di, DML-D. Los datos de los ejemplares comparativos provienen de la bibliografía (Merriam y Stock, 1932; Méndez-Alzola, 1941; Churcher, 1967; Berta, 1995; Castro y Langer, 2008; Werdelin *et al.*, 2018).

PC	Eigenvalue	% variance
1	2759,67	96,782
2	54,0811	1,8966
3	32,9206	1,1545
4	3,44506	0,12082
5	1,30272	0,045687

Valores de la varianza para cada componente principal.

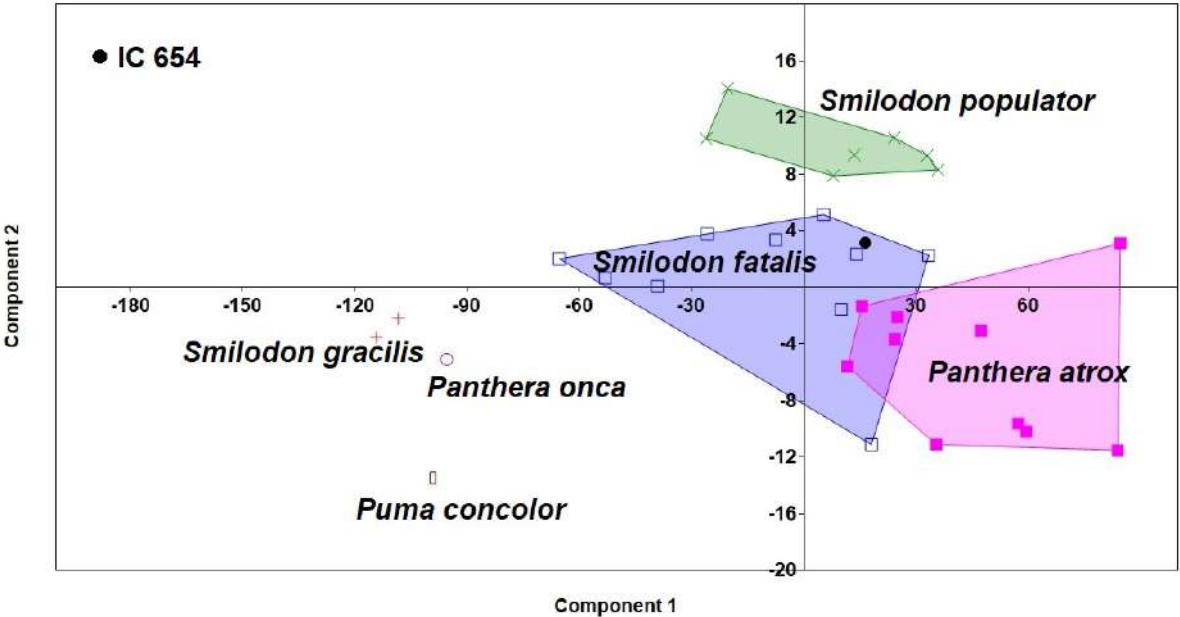


Gráfico de los primeros dos componentes principales.

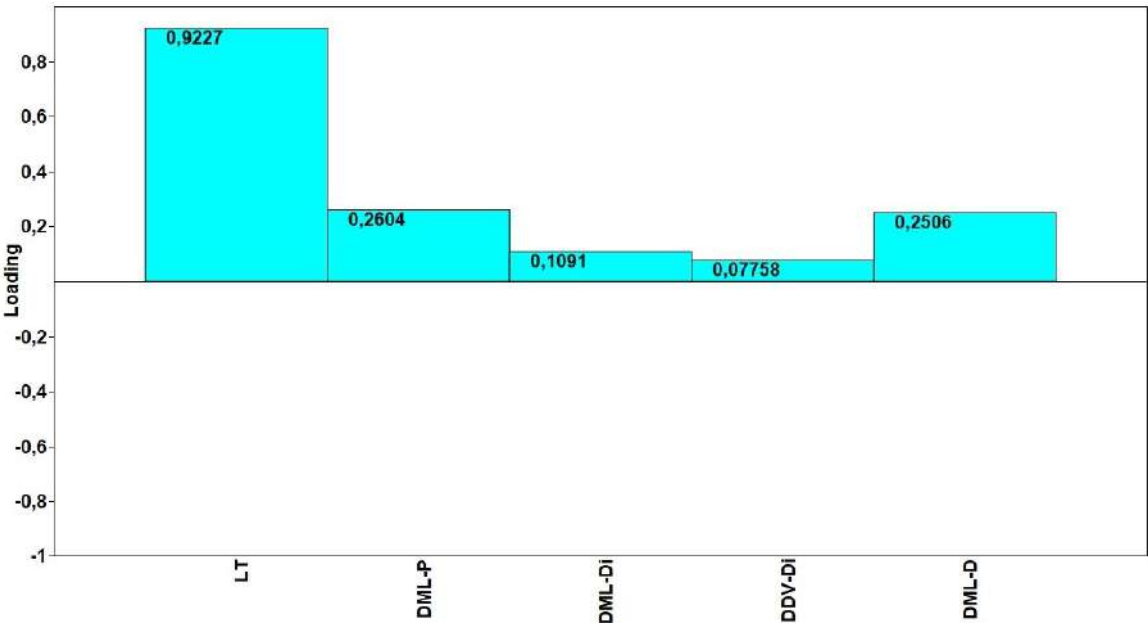


Gráfico de coeficientes de carga del componente principal 1, para todas las variables.

IC 652

Medidas utilizadas: LT, DML-P, DML-Di, DML-D. Los datos de los ejemplares comparativos provienen de la bibliografía (Merriam y Stock, 1932; Méndez-Alzola, 1941; Churcher, 1967; Berta, 1995; Werdelin *et al.*, 2018).

PC	Eigenvalue	% variance
1	2613,21	96,627
2	83,882	3,1016
3	4,55733	0,16851
4	2,79376	0,1033

Valores de la varianza para cada componente principal.

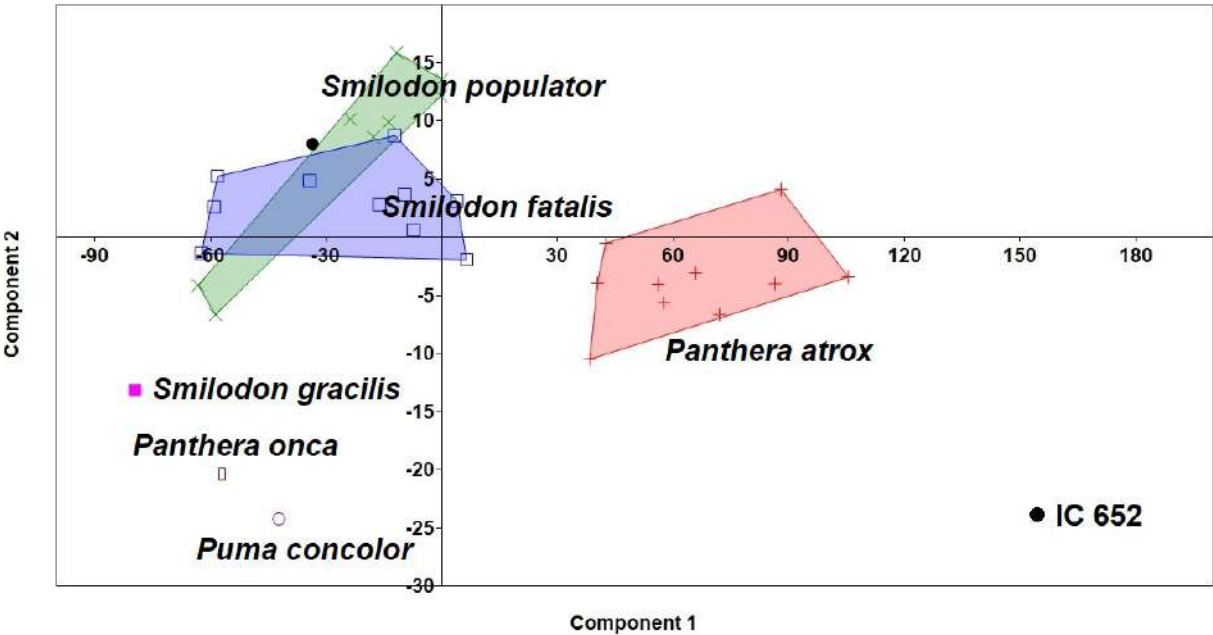


Gráfico de los primeros dos componentes principales.

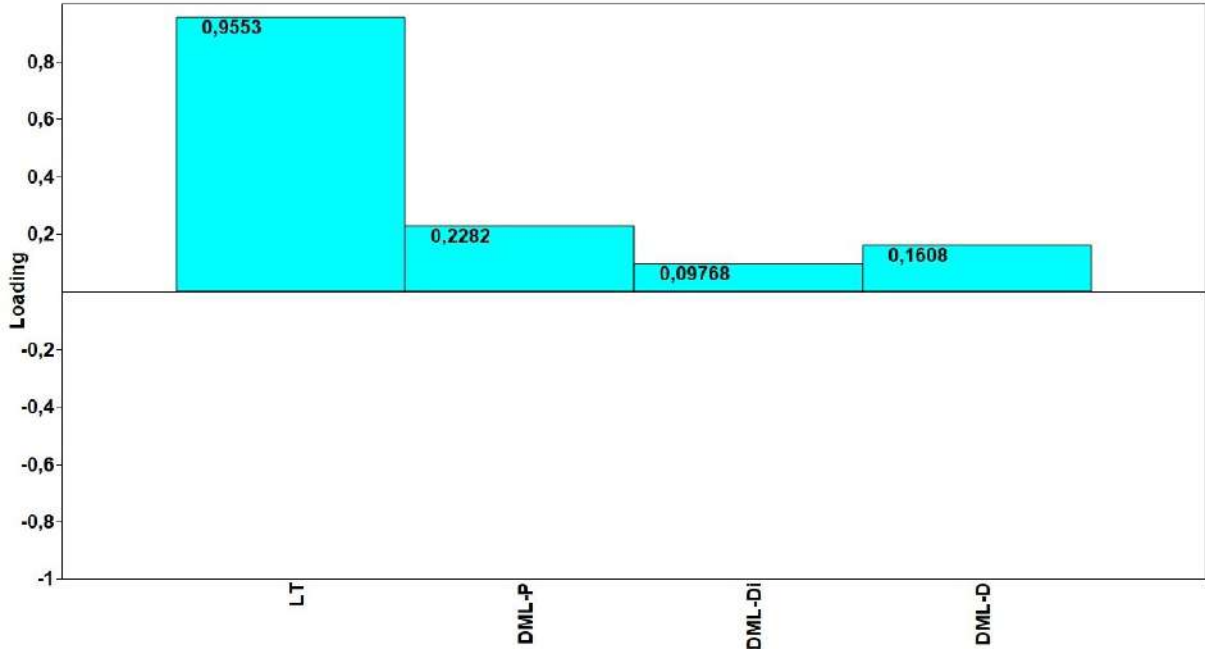
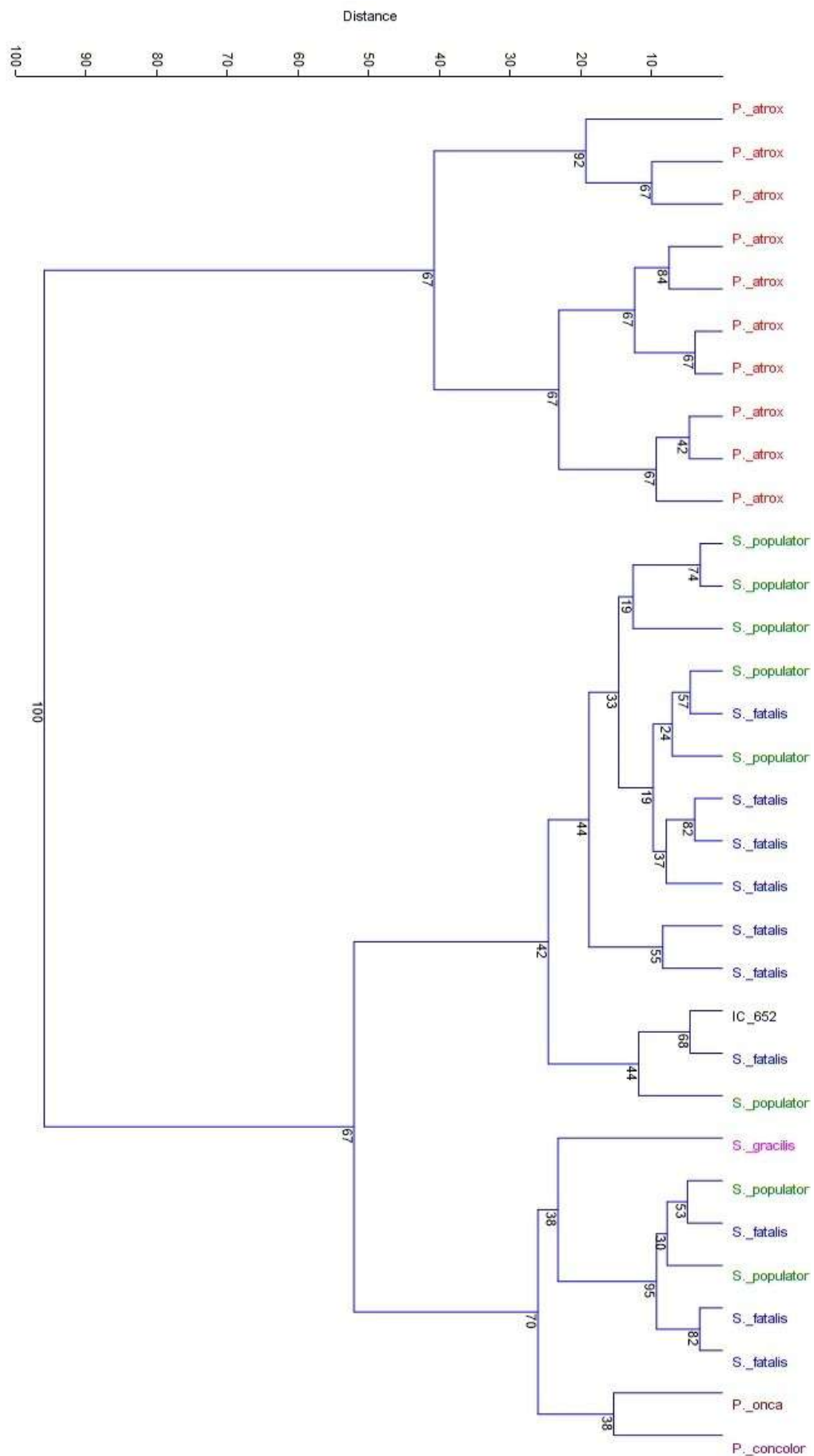


Gráfico de coeficientes de carga del componente principal 1, para todas las variables.



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.

IC 192

Medidas utilizadas: cAP, cML, pm2AP, pm2ML, pm3AP, pm3ML, pm4AP, pm4ML, m1AP, m1ML, m2AP, m2ML. Los datos de los ejemplares comparativos provienen de la bibliografía (Prevosti *et al.*, 2009, 2015).

PC	Eigenvalue	% variance	PC	Eigenvalue	% variance
1	9,18781	75,289	7	0,152865	1,2526
2	1,13644	9,3126	8	0,0935503	0,7666
3	0,779079	6,3842	9	0,0638743	0,52342
4	0,308517	2,5281	10	0,0468571	0,38397
5	0,222573	1,8239	11	0,0166494	0,13643
6	0,179385	1,47	12	0,0157105	0,12874

Valores de la varianza para cada componente principal.

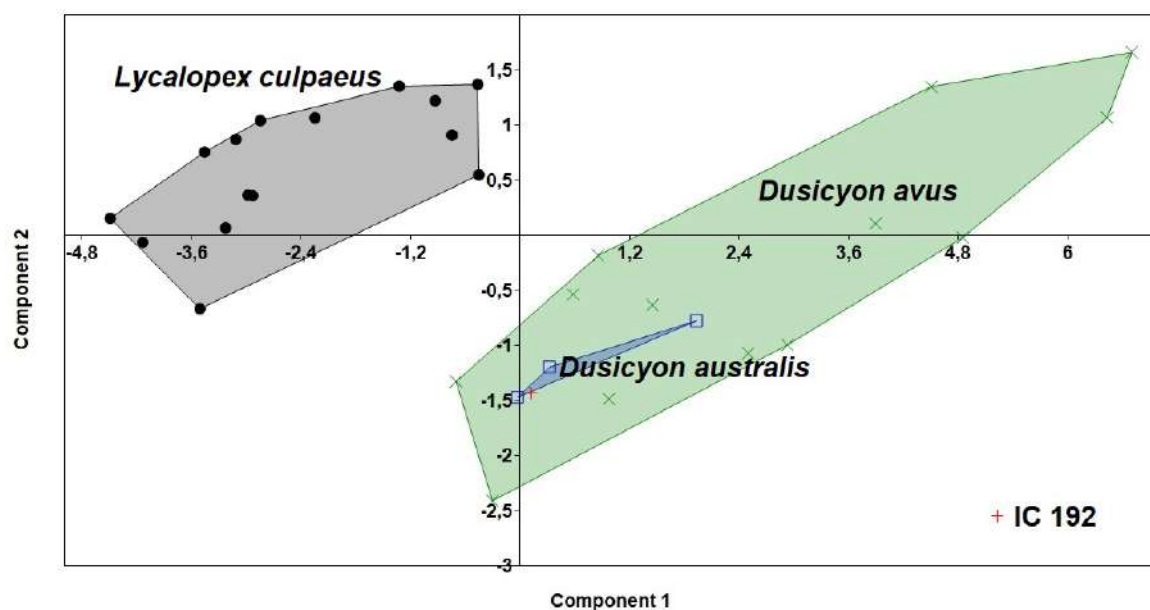


Gráfico de los primeros dos componentes principales.

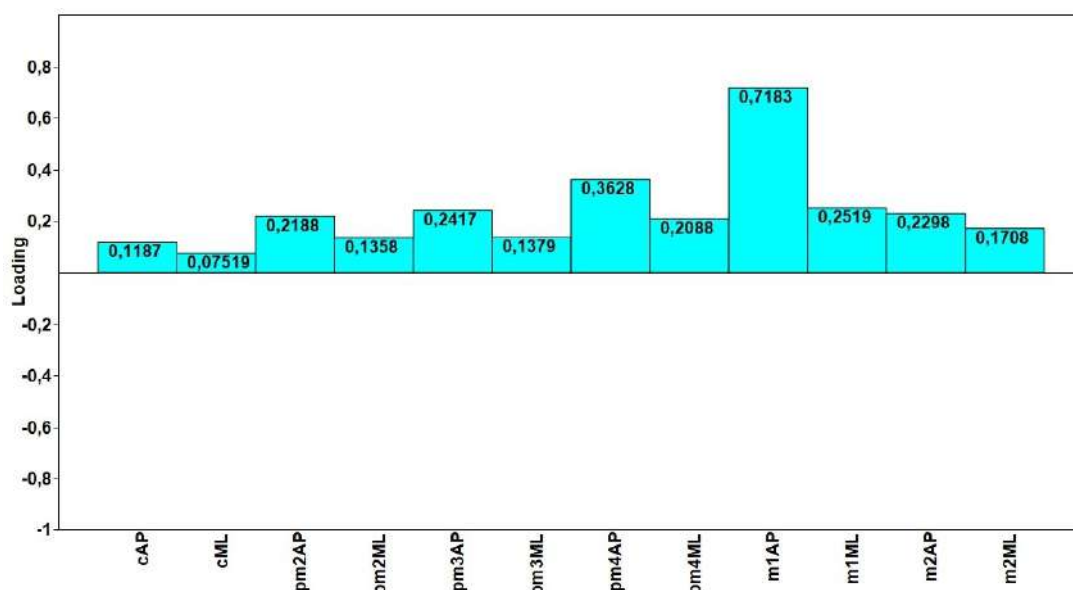


Gráfico de coeficientes de carga del componente principal 1, para todas las variables.

CPG 62-3

Medidas utilizadas: cAP, cML, pm2AP, pm2ML, pm3AP, pm3ML, pm4AP, pm4ML. Los datos de los ejemplares comparativos provienen de la bibliografía (Prevosti *et al.*, 2009, 2015).

PC	Eigenvalue	% variance	PC	Eigenvalue	% variance
1	3,22523	63,155	5	0,122812	2,4048
2	0,937936	18,366	6	0,0887785	1,7384
3	0,476352	9,3277	7	0,0433919	0,84968
4	0,189336	3,7075	8	0,0230346	0,45105

Valores de la varianza para cada componente principal.

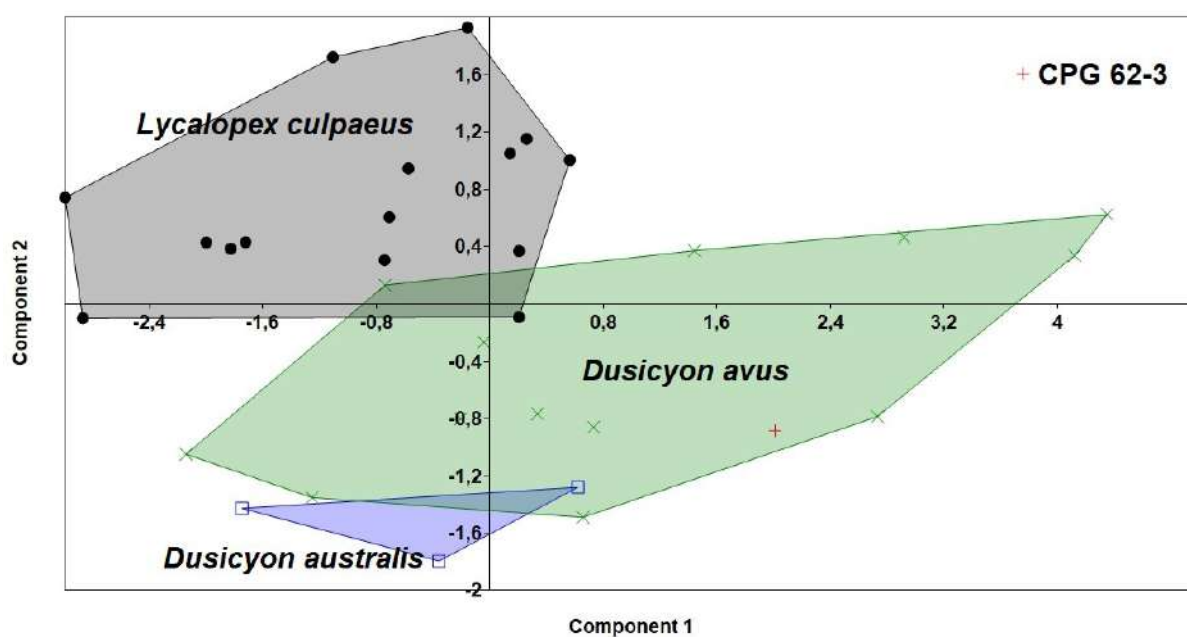


Gráfico de los primeros dos componentes principales.

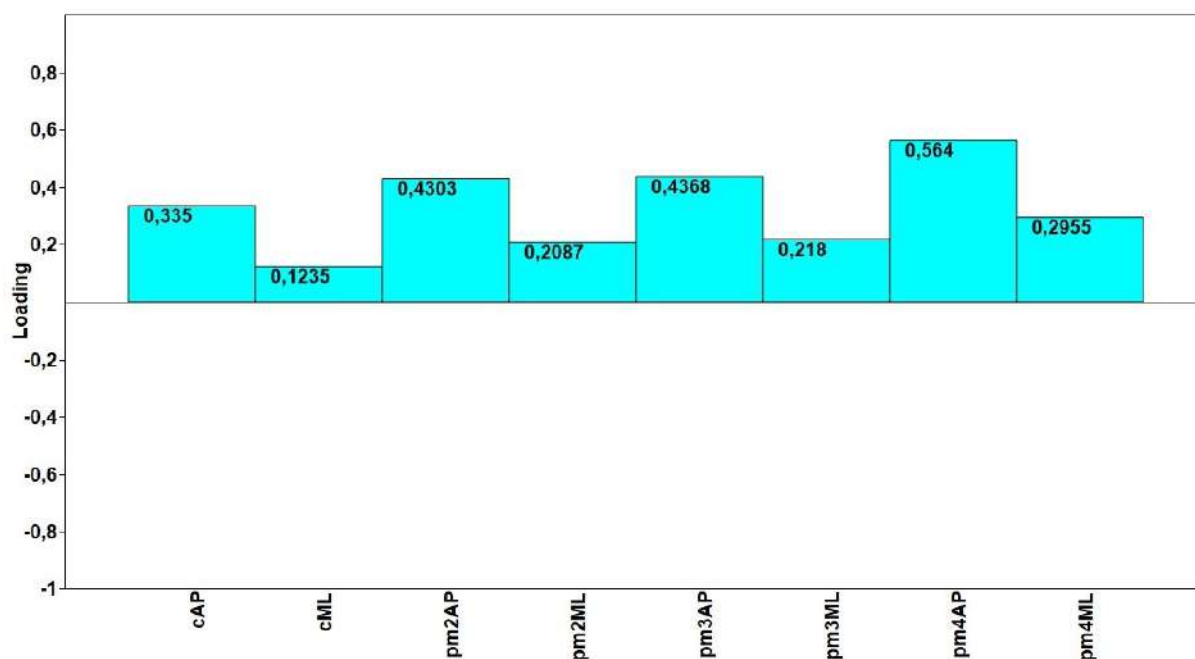
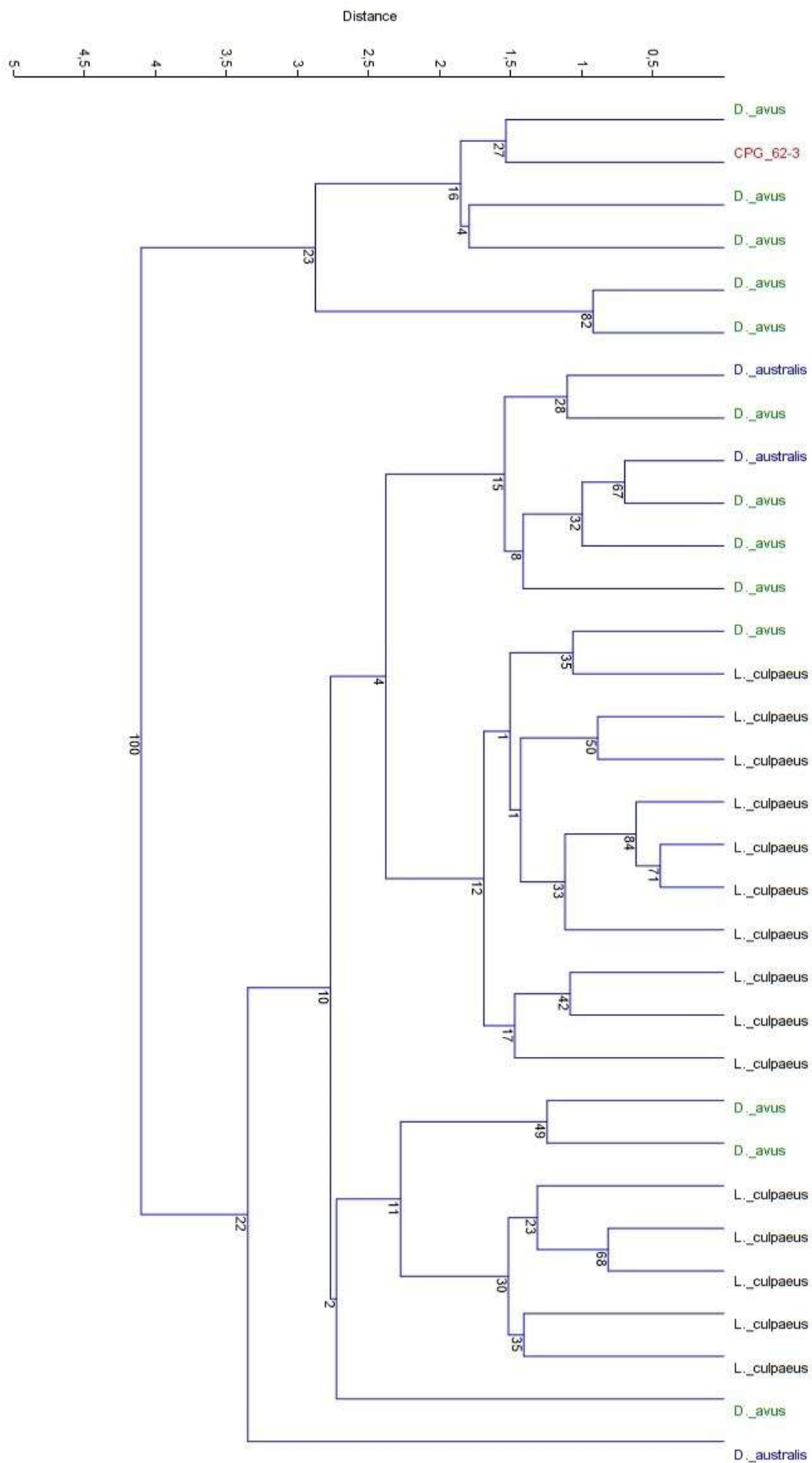


Gráfico de coeficientes de carga del componente principal 1, para todas las variables.



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 3000

Medidas utilizadas: m2AP, m2ML, m3AP, m3ML, m4AP, m4ML. Los datos de los ejemplares comparativos provienen de este trabajo (ver Anexo 4B).

PC	Eigenvalue	% variance
1	1,38738	81,617
2	0,146885	8,641
3	0,066098	3,8884
4	0,0429517	2,5268
5	0,0318302	1,8725
6	0,0247155	1,454

Valores de la varianza para cada componente principal.

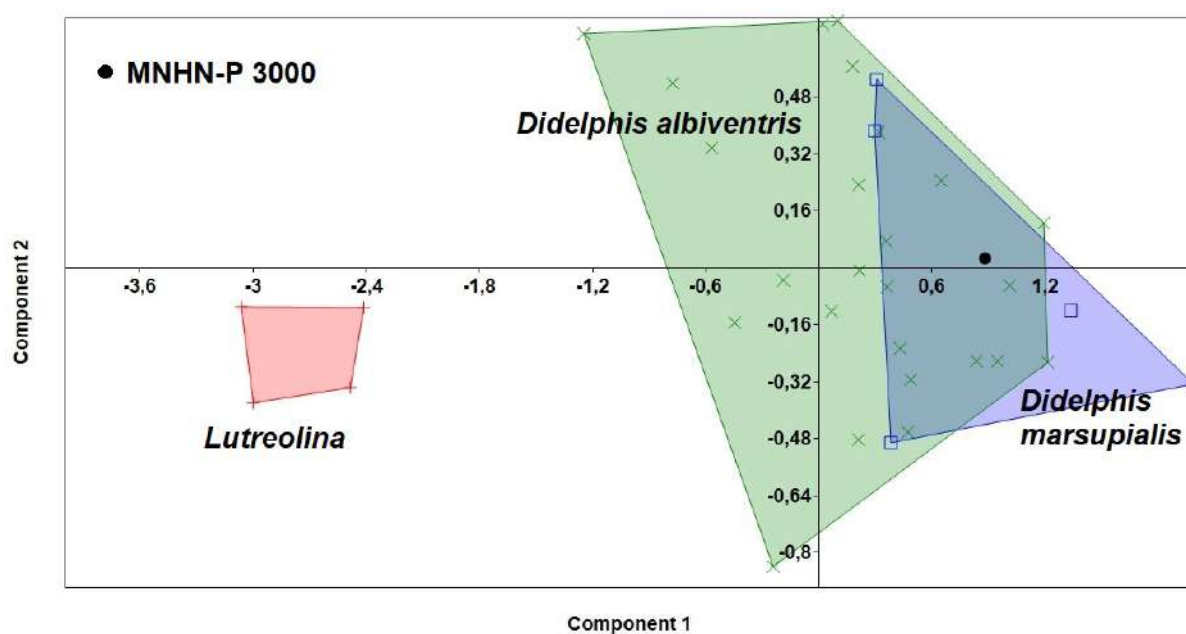


Gráfico de los primeros dos componentes principales.

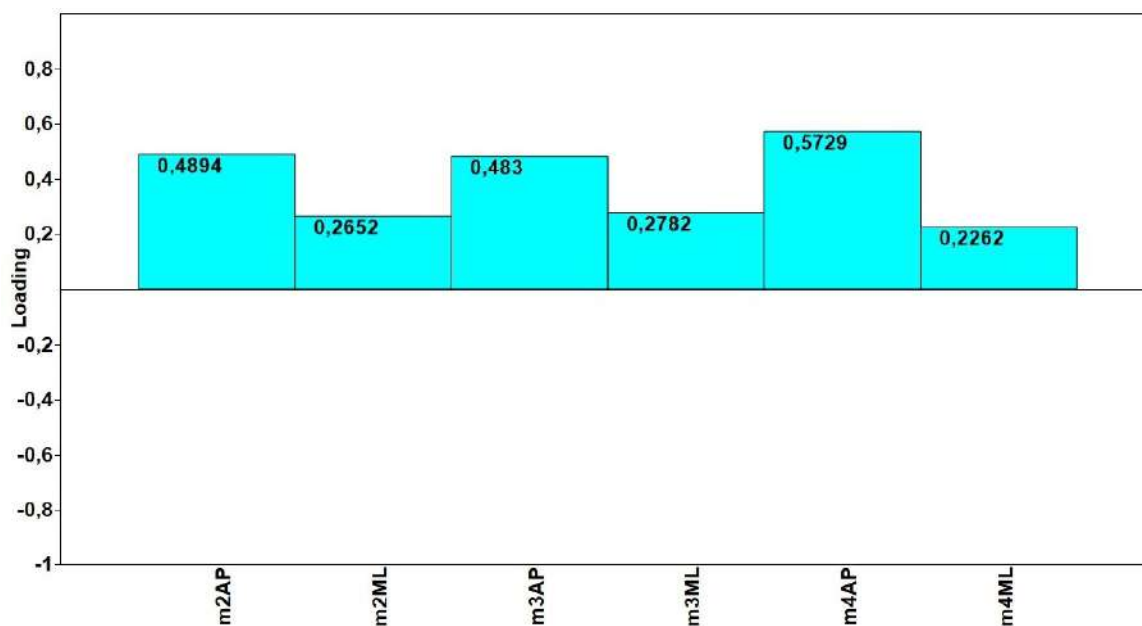
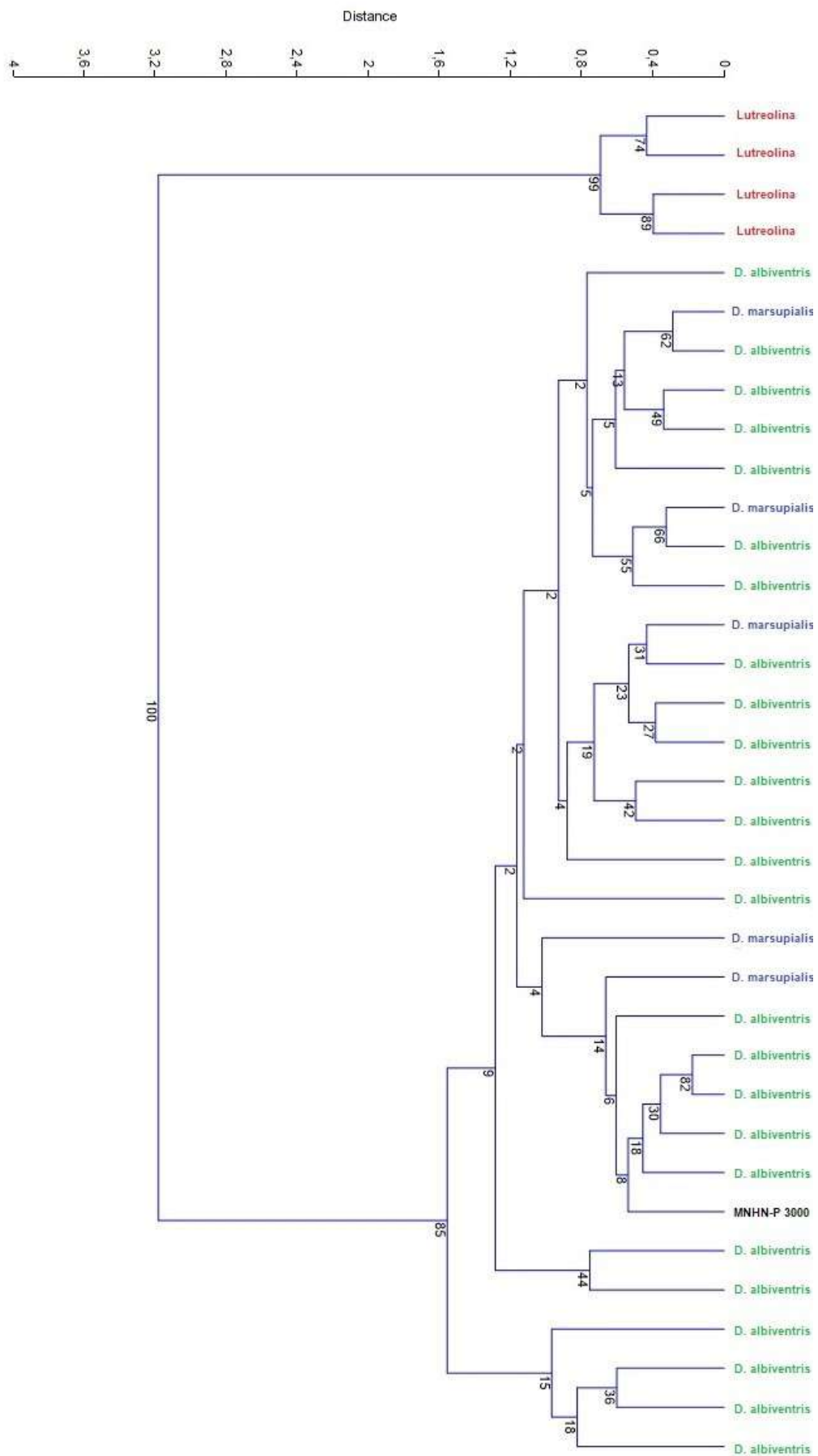


Gráfico de coeficientes de carga del componente principal 1, para todas las variables.



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.

CPG 80-1-2

Medidas utilizadas: Dh0, Dh1, Dh2, Dh3, Dh4, Wd, Dht, Ldc, Wap, Dc, Dtc, Def, Lof, Wlm. Los datos de los ejemplares comparativos provienen de la bibliografía (Vezzosi *et al.*, 2017) y de este trabajo (ver Anexo 4B).

PC	Eigenvalue	% variance	PC	Eigenvalue	% variance
1	360,555	96,441	8	0,538387	0,14401
2	4,9842	1,3332	9	0,343318	0,091831
3	3,19015	0,8533	10	0,231386	0,061891
4	1,65553	0,44282	11	0,146898	0,039292
5	0,762776	0,20403	12	0,105107	0,028114
6	0,633868	0,16955	13	0,0815228	0,021806
7	0,584043	0,15622	14	0,0471089	0,012601

Valores de la varianza para cada componente principal.

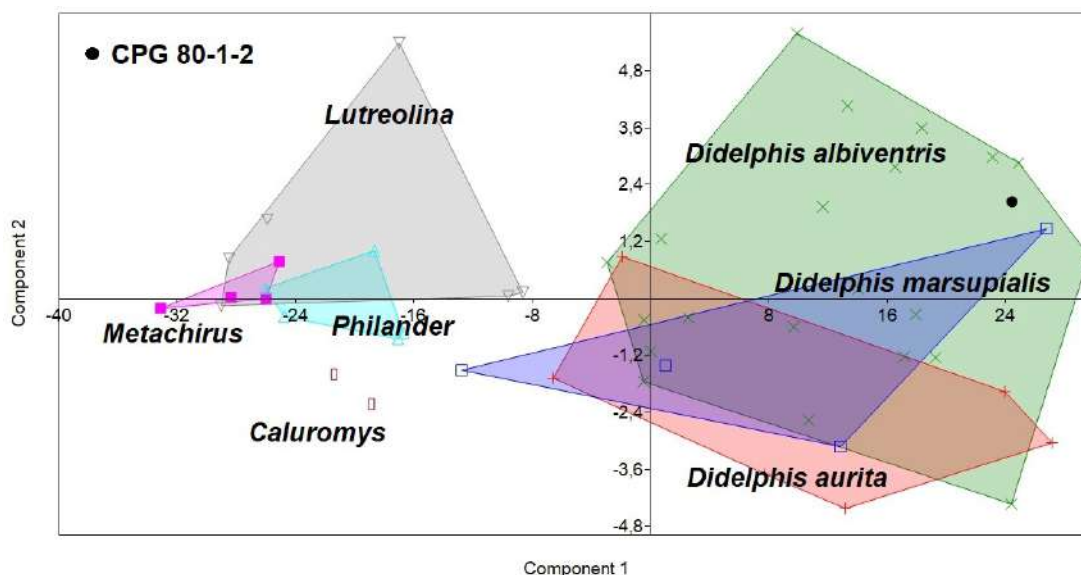


Gráfico de los primeros dos componentes principales.

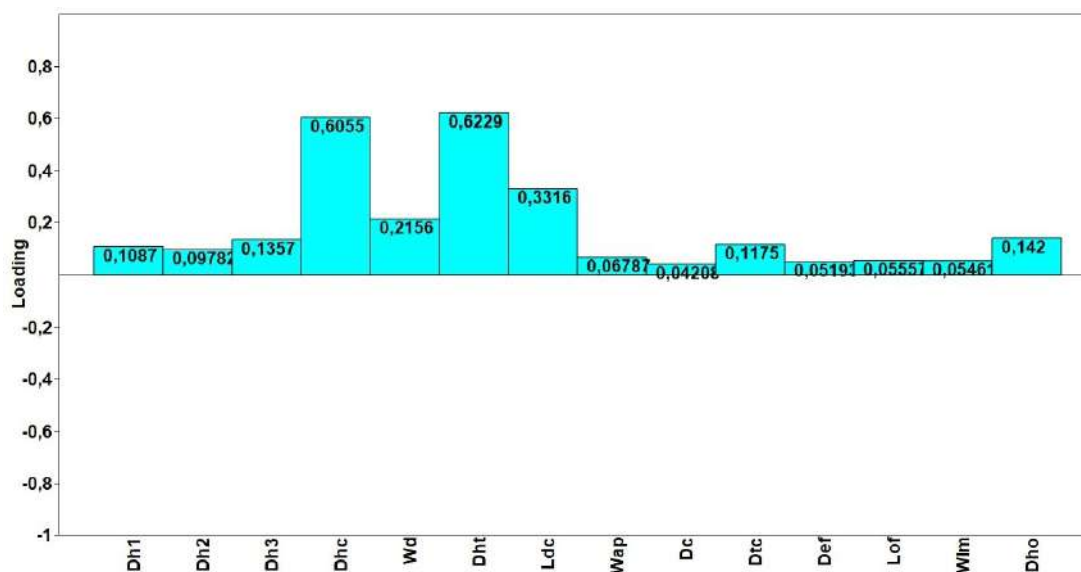


Gráfico de coeficientes de carga del componente principal 1, para todas las variables.

Anexo 4B: Especímenes y datos utilizados en los análisis multivariados

Medidas de la mandíbula de *Didelphis albiventris* tomadas de materiales alojados en MNHN. Mediciones en mm. Abreviaturas en Materiales y métodos.

MNHN	m2 AP	m2 ML	m3 AP	m3 ML	m4 AP	m4 ML
4302	4.38	3.17	4.86	3.09	5.33	3.00
2038	4.79	2.84	4.48	3.32	5.31	3.55
1267	4.35	2.90	4.79	3.33	5.17	3.50
2040	3.28	2.58	4.35	2.83	4.53	3.06
2541	4.52	3.01	5.23	3.11	5.61	3.30
3178	4.22	2.83	5.23	2.70	5.33	2.80
3961	3.81	2.72	4.40	3.25	5.12	2.63
4710	3.76	2.94	4.22	2.92	4.88	2.97
4712	4.21	2.71	4.85	2.91	4.79	2.61
3969	4.27	2.32	4.57	3.05	5.46	2.81
1929	4.70	2.93	4.68	3.15	5.62	2.83
5533	3.90	2.95	4.85	3.32	5.45	3.24
1161	4.27	2.61	5.30	3.13	5.35	2.88
103	5.20	2.81	4.50	2.95	5.25	2.79
4703	4.98	2.70	4.66	2.39	4.95	2.50
2642	3.96	2.94	4.31	2.92	5.87	3.35
5523	4.85	2.40	5.30	3.11	5.44	2.80

Medidas de la mandíbula de *Didelphis albiventris* tomadas de materiales alojados en MFA. Mediciones en mm. Abreviaturas en Materiales y métodos. Datos proporcionados por Raúl Vezzosi (ver Anexo 5).

MFA-Zv-M	m2 AP	m2 ML	m3 AP	m3 ML	m4 AP	m4 ML
1064	4.9	3.02	5.12	3.16	6.29	3.32
292	4.6	2.67	5.06	2.83	5.76	2.89
1358	4.98	2.97	5.31	3.11	5.84	2.92
1020	5.05	2.87	5.43	3.04	6.16	3.08
1129	5	3.01	5.19	3.05	5.73	2.94
658	4.66	2.92	4.82	3.14	5.44	3.08
872	4.86	3.1	5.17	3.16	6.06	2.99
970	4.89	2.64	5.11	2.98	5.47	2.99

Medidas de la mandíbula de *Didelphis marsupialis* tomadas de materiales alojados en MNHN. Mediciones en mm. Abreviaturas en Materiales y métodos.

MNHN	m2 AP	m2 ML	m3 AP	m3 ML	m4 AP	m4 ML
3409	4.30	3.32	4.87	2.98	5.46	3.16
5530	4.51	3.10	4.71	3.19	5.28	3.55

Medidas de la mandíbula de *Didelphis marsupialis* tomadas de materiales alojados en CML. Mediciones en mm. Abreviaturas en Materiales y métodos. Datos proporcionados por Raúl Vezzosi (ver Anexo 5).

CML	m2 AP	m2 ML	m3 AP	m3 ML	m4 AP	m4 ML
583	4.88	2.81	5.01	2.7	5.53	2.75
584	4.84	3.16	5.63	3.37	6.2	2.8
7575	5.54	3.26	5.72	3.24	6.54	3.16

Medidas de la mandíbula de *Lutreolina crassicaudata* tomadas de materiales alojados en ZVC-M. Mediciones en mm. Abreviaturas en Materiales y métodos.

ZVC-M	m2 AP	m2 ML	m3 AP	m3 ML	m4 AP	m4 ML
1163	3.3	2	3.7	2.1	3.9	2.1
41	3	2	3.1	2	3.7	2.1
194	3.1	1.9	3.4	2	3.6	1.9
1588	3.3	2	3.6	2	4	2.5

Medidas del húmero de *Lutreolina crassicaudata* (ZVC-M 1588) y *Didelphis albiventris* (ZVC-M 203, ZVC-M 821, ZVC-M 822) tomados de materiales alojados en ZVC-M. Mediciones en mm. Abreviaturas en Anexo 6.

	ZVC-M 1588	ZVC-M 203	ZVC-M 821	ZVC-M 822
Dh1	7.4	10	10	10
Dh2	6	10.8	10	10
Dh3	8	12.9	12	12
Dhc	42.4	59	65.6	62
Wd	12.1	17	18	18
Dht	43.4	60.3	66	62.5
Ldc	25.5	32	34.8	33
Wap	4.8	10.9	8.8	8.4
Dc	3	5	5.6	4.5
Dtc	7.5	9.6	12	12
Def	4.8	6.3	7.7	8.5
Lof	6	8	8.1	8
Wlm	3.3	4.6	5	5
Dh0	9.6	14.5	12.2	12

ANEXO 5

Publicaciones



First record of *Smilodon fatalis* Leidy, 1868 (Felidae, Machairodontinae) in the extra-Andean region of South America (late Pleistocene, Sopas Formation), Uruguay: Taxonomic and paleobiogeographic implications

Aldo Manzuetti^{a,*}, Daniel Perea^a, Martín Ubilla^a, Andrés Rinderknecht^b

^a Facultad de Ciencias (UdelaR), Igúá 4225, CP 11400, Montevideo, Uruguay

^b Museo Nacional de Historia Natural, 25 de Mayo 582, CP 11000, Montevideo, Uruguay

ARTICLE INFO

Article history:

Received 20 July 2017

Received in revised form

31 October 2017

Accepted 18 November 2017

Keywords:

Pleistocene

South America

Smilodon fatalis

Sopas Formation

Uruguay

ABSTRACT

The Felidae are known in South America from the Ensenadan Stage/Age onwards. Among them, machairodonts of the genus *Smilodon* stand out. Three species are recognized, and all three are present on the continent: *S. gracilis* from the early-middle Pleistocene in north-east Venezuela; *S. fatalis*, found only in Lujanian sediments on the west side of the Andes (north-west of Peru and south-west of Ecuador); and *S. populator*, which inhabited the eastern part of the Andes during the Ensenadan and Lujanian. This distribution has led to the suggestion that the last two felids were allopatric during the Lujanian. Here, we report the first evidence of *S. fatalis* in the eastern part of the continent (Sopas Formation, late Pleistocene of Uruguay), based on an almost complete skull. This finding not only enlarges its distribution in South America but questions the idea of allopatric distribution. It also adds a new component to the mammalian predator trophic level of Uruguay, with the capacity to predate large South American herbivores and megaherbivores. A revision of materials previously assigned to *S. populator* in the extra-Andean zone of South America will be required.

© 2017 Elsevier Ltd. All rights reserved.

1. Introduction

The fossil record of carnivorous land mammals (order Carnivora) in South America began in the late Miocene and exhibits a remarkable dispersion around 3 million years ago (mya), when the Isthmus of Panama arose in an event known as the Great American Biotic Interchange (G.A.B.I.) (see Soibelzon and Prevosti, 2007; Woodburne, 2010; Rincón et al., 2011; Ubilla et al., 2011; Cione et al., 2015). This amalgamation of faunas occurred as dispersal pulses, mainly in two stages according to the fossil record (late Pliocene and early Pleistocene) (Soibelzon and Prevosti, 2007; Woodburne, 2010). Other events where carnivorous land mammals entered the continent took place during the middle and late Pleistocene but were less important (Woodburne, 2010). Once in South America, an adaptive radiation of the immigrant clades occurred, along with extinction events, leading to the origin of the diverse native species that inhabit the continent today (Soibelzon and Prevosti, 2007).

The fossil record for large felids in South America is quite scarce, relative to other mammalian carnivores and compared with other continents. They are reliably known since the Ensenadan (early-middle Pleistocene) (Prevosti and Pomi, 2007; Soibelzon and Prevosti, 2007; Rincón et al., 2011; Chimento et al., 2014 and references therein). At least seven taxa have been identified: *Smilodon populator* Lund, 1842; *S. fatalis* (Leidy, 1868); *S. gracilis* Cope, 1880 (Fig. 1A); *Homotherium venezuelensis* Rincón et al., 2011; *Xenosmilus* Martin et al., 2000; *Panthera onca* Linnaeus, 1758; and *Puma concolor* (Linnaeus, 1771) (Méndez-Alzola, 1941; Churcher, 1967; Currier, 1983; Seymour, 1989; Kurtén and Werdelin, 1990; Mones and Rinderknecht, 2004; Prevosti and Pomi, 2007; Rincón et al., 2011).

In Uruguay, remains (mostly fragmentary but still informative) belonging to *Panthera onca*, *Puma concolor* and the machairodonts *Smilodon populator* and cf. *Xenosmilus* sp. have been found (Mones and Rinderknecht, 2004; Ubilla et al., 2011; Ubilla and Martínez, 2016).

In the present contribution, an almost complete skull from late Pleistocene sediments from northern Uruguay (Sopas Formation) (Fig. 1B) is described, which belonged to the saber-toothed cat *Smilodon fatalis*. This is the first evidence of this species on the

* Corresponding author.

E-mail address: aldomanzuetti@adinet.com.uy (A. Manzuetti).



Fig. 1. A) Distribution of *S. gracilis* (according to Rincón et al., 2011), *S. fatalis* (according to Kurtén and Werdelin, 1990) and *S. populator* (according to Berta, 1985; Kurtén and Werdelin, 1990; Soibelzon and Prevosti, 2007, 2013; Shockey et al., 2009; Prieto et al., 2010) in South America. B) Geographic location of the zone of the discovery: Tres Cruces Grande Creek, Department of Artigas (Sopas Formation).

eastern slope of the Andes. The implications that this discovery has for taxonomy and paleobiogeography are discussed based on the present state of knowledge.

2. Geological context

The Sopas Formation, located in northern Uruguay, is characterized by conglomerates with clay and calcareous matrices, conglomerate-sandstones, siltstones and sandy siltstones. This unit is predominantly brownish with a 5–8 m thickness (Martínez and Ubilla, 2004; Ubilla et al., 2016). The bearing outcrop comprises sandy siltstones with an intercalated conglomerate level with channel geometry and alternating sandy layers with planar and convolute stratification. At the top of the section are carbonatic levels (Appendix A). Based on the mammalian assemblage, this unit is correlated with the Lujanian Stage/Age (late Pleistocene–early Holocene) (Ubilla et al., 2011). Multiple absolute dates based on radiocarbon and OSL/TL methods indicate that this unit is correlated mainly with MIS-3 (60–25 ka), with some outcrops at approximately 14 ka (Ubilla et al., 2016). Based on the paleontological content of the Sopas Formation, a wide range of environments can be suggested (lacustrine-fluvial, open areas, semi-forested and dense vegetation) (Ubilla and Martínez, 2016). In this unit, several taxa of the order Carnivora are recorded. The large Felidae include *P. concolor*, *P. cf. P. onca* and *S. populator* (Ubilla et al., 2016).

3. Materials and methods

3.1. Institutional abbreviations

CBM, Colección particular Brum-Martínez, Montevideo, Uruguay; **FC-DPV**, Facultad de Ciencias- Colección Paleontológica (Vertebrados fósiles), Montevideo, Uruguay; **MNHN-P**, Museo Nacional de Historia Natural, Departamento de Paleontología, Montevideo, Uruguay.

3.2. Comparative sample

For comparative analysis, materials of *S. populator* housed in the Colección Paleontológica (Vertebrados fósiles) of the Facultad de Ciencias (UdelaR) and the Museo Nacional de Historia Natural (Montevideo) were used. Bibliographic material for *S. gracilis*, *S. fatalis* and *S. populator* according to Merriam and Stock (1932), Méndez-Alzola (1941), Churcher (1967), Berta (1985, 1987, 1995), Kurtén and Werdelin (1990) and Rincón et al. (2011) were also used. Dental nomenclature follows Berta (1987).

3.3. Analyses

Body mass estimations were made based on allometric equations formulated for extant felids (Van Valkenburgh, 1990) (Appendix B), using measurements of the skull according to the preservation of the material. Bivariate graphs were used to highlight quantitative differences between taxa. The multivariate analyses (principal components analysis or PCA, and hierarchical cluster) were performed on the variance-covariance matrix measurements, using the statistical program PAST Version 2.09 (Hammer et al., 2001). The data for *S. gracilis*, *S. fatalis* and *S. populator* came from the literature (Merriam and Stock, 1932; Méndez-Alzola, 1941; Churcher, 1967; Berta, 1987, 1995; Kurtén and Werdelin, 1990; Prieto et al., 2010; Rincón et al., 2011) and from this paperwork (see Appendix C).

3.4. Measurements

All measurements were taken by one of us (A. M.) following Méndez-Alzola (1941), Churcher (1967) and von den Driesch (1976), with manual calipers accurate to 0.01 mm and expressed in millimeters (Appendix D).

Skull measurements: total length (TL), condylobasal length (CBL), orbito-occipital length (OOL), zygomatic width (ZW), rostral width (RW), interorbital width (IOW), width at the post-orbital constriction (PCW), greatest mastoid breadth (GMB), greatest breadth at the occipital condyles (GBC), greatest breadth of the foramen magnum (FMB), height of the foramen magnum (FMH).

Dental measurements (right side): tooth row length I1-PM4 (TRL I1-PM4), diastema canine-PM3 (Diast), antero-posterior diameter of the canine (CAP), transverse diameter of the canine (CML), crown height of the canine (CH), antero-posterior diameter of the PM3 (PM3AP), transverse diameter of the PM3 (PM3ML), antero-posterior diameter of the PM4 (PM4AP), transverse diameter of the PM4 (PM4ML).

4. Results

4.1. Systematic paleontology

Carnivora Bowdich, 1821
 Felidae Fischer de Waldheim, 1817
 Machairodontinae Gill, 1872
 Smilodontini Kretzoi, 1929
Smilodon Lund, 1842
Smilodon fatalis Leidy, 1868

4.2. Referred material

CBM 13, almost complete skull (Fig. 2).

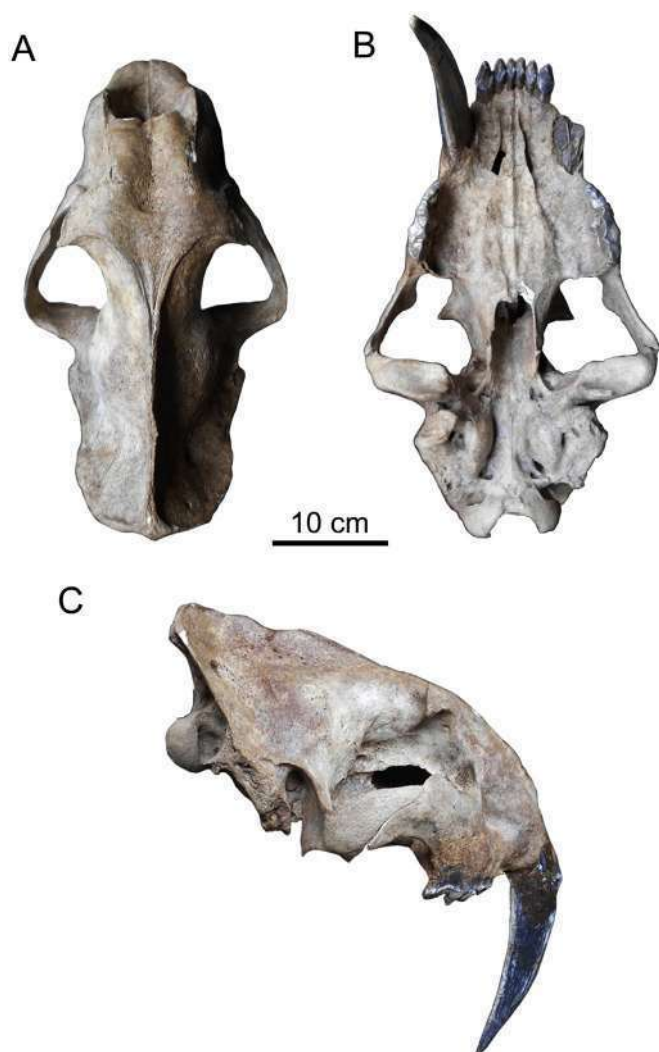


Fig. 2. Skull of *Smilodon fatalis* (CBM 13) in A) dorsal, B) ventral and C) right lateral view. Scale 10 cm.

4.3. Geographic and stratigraphic location

Tres Cruces Grande Creek (Department of Artigas, Uruguay). Sopas Formation, late Pleistocene.

4.4. Comparative description

Dorsal view: elongated and rather narrow skull with rostral region shorter than postorbital region, more similar to *S. populator* than to *S. fatalis*. Skull with a small braincase, wide postorbital region and marked postorbital constriction. Nasals are anteriorly wide and the naso-frontal suture is “U”-shaped. Lateral view: differing from *S. populator* and similar to *S. fatalis*, nasals are not high and the large lambdoid crest is anteroventrally straight, converging in the same plane as the mastoid process (Fig. 3). Ventral view: anteriorly narrow and elongated palatine foramina; antero-posteriorly elongated and transversely compressed auditory bullae. Tooth rows very well preserved but lacking M1 and with cracked left canine. Conical and prominent principal cusp in the incisors, which are slightly posteriorly recurved and procumbent and accompany the alveolar margin of the anteriorly oriented premaxilla. The preserved canine has the typical blade shape of smilodontins (antero-posteriorly wide, laterally compressed, posteriorly curved and highly hypertrophied) (Merriam and Stock, 1932; Méndez-Alzola, 1941). It is longer, curved and much more trenchant than in *S. gracilis*. The PM3 is tricuspidate and slightly

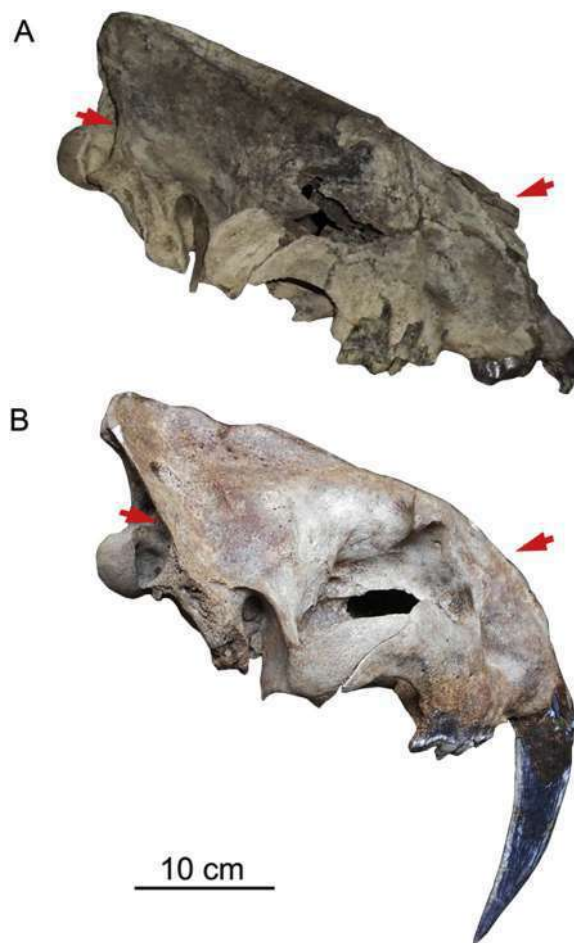


Fig. 3. Comparison, in right lateral view, of the skull of A) *S. populator* (MNHN-P 957) and B) *S. fatalis* (CBM 13). The arrows shows the main differences between both of them. Explanation in section 4.4. Scale 10 cm.

oblique with respect to the corresponding PM4, with a dominant central cusp along with anterior and posterior minor cusps. In occlusal view, the posterior half is wider than the mesial half. The PM4 is secodont and has the typical configuration of the genus (Appendix E). The principal cusps are well preserved, the secondary ectoparastyle is anterior to the parastyle. The protocone is reduced like in *S. fatalis* and *S. populator* compared with *S. gracilis*. Judging from the degree of wear of the teeth, specially PM4, the analyzed specimen belongs to an adult.

4.5. Remarks

The body mass estimations calculated over measurements of the skull are consistent with this taxon, averaging around 165 kg (see section 5.1., see also Appendix F). Bivariate analysis based on dentition (Fig. 4), shows significant differences with the comparative set of *S. gracilis* and with *S. populator*. In terms of size, the canine and PM4 are smaller than in *S. populator* (Méndez-Alzola, 1941) and larger than in *S. gracilis* (Berta, 1987, 1995) falling

within the size variability of *S. fatalis* (Merriam and Stock, 1932). The PCA and cluster analyses performed over several skull measurements are congruent with the above-mentioned results (see Appendix G).

4.6. Measurements (in mm)

Skull measurements: TL, 319.6; CBL, 289.5; OOL, 183; ZW, 188; RW, 94; IOW, 88; PCW, 61; GMB, 128; GBC, 67.5; FMB, 30; FMH, 21.

Dental measurements (right side): TRL I-PM4, 143; Diast, 22.5; CAP, 42; CML, 21; CH, 140; PM3AP, 16.5; PM3ML, 8; PM4AP, 35; PM4ML, 14.5.

5. Discussion

5.1. Morphology and taxonomy

Within the genus *Smilodon*, and despite the controversies surrounding its specific taxonomy, three species are now recognized:

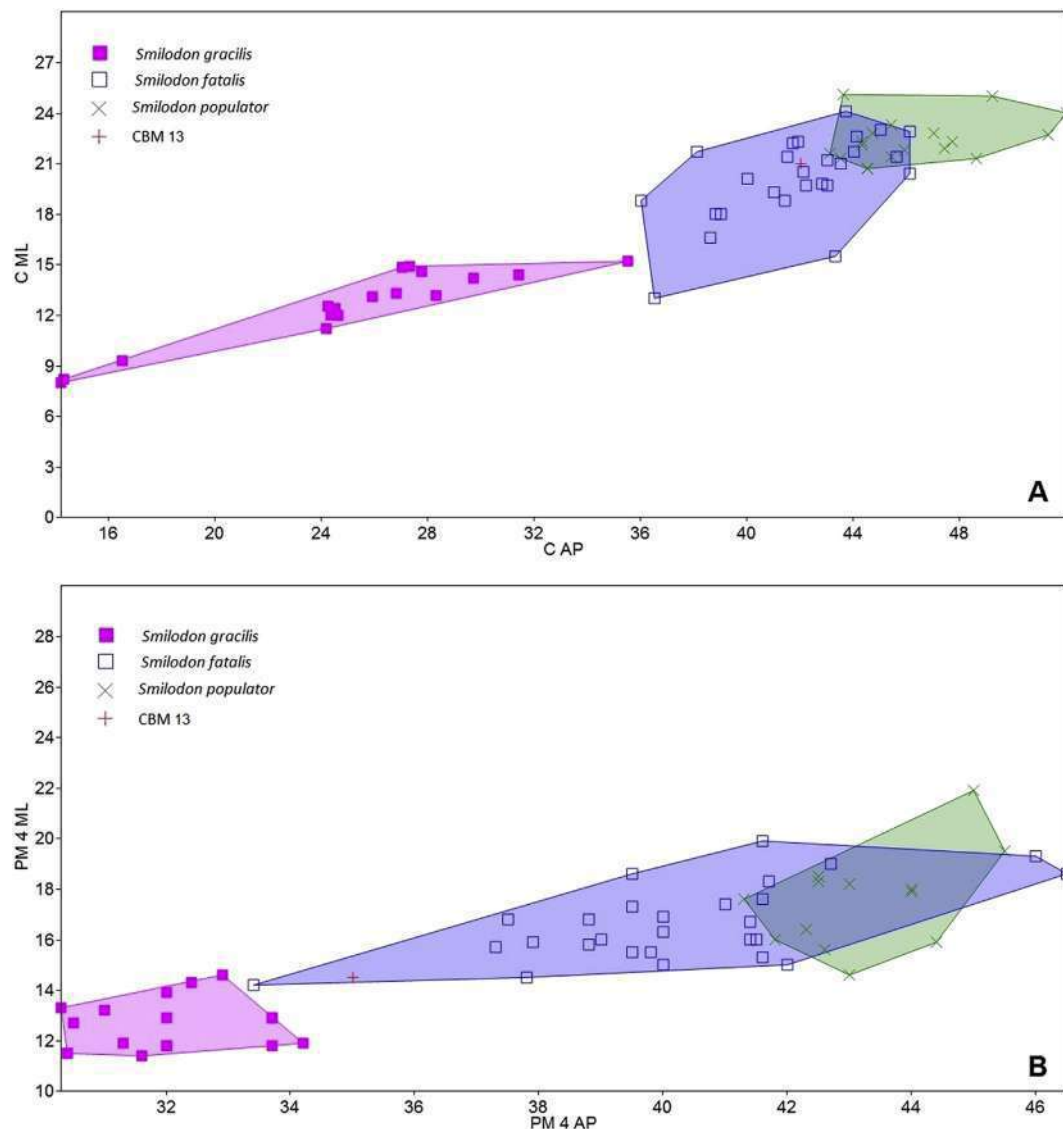


Fig. 4. Bivariate graphs for A) canine and B) PM4 for the material of *Smilodon fatalis* (CBM 13). The data of *S. gracilis* according to Berta (1987, 1995) and Rincón et al. (2011); *S. fatalis* according to Merriam and Stock (1932) and Kurtén and Werdelin (1990); *S. populator* according to Méndez-Alzola (1941), Churcher (1967), Kurtén and Werdelin (1990), Prieto et al. (2010) and this paperwork.

S. gracilis, *S. populator*, and *S. fatalis* (Kurtén and Werdelin, 1990; Turner and Antón, 1997).

According to body size, *S. gracilis* was similar to the extant jaguar (55–100 kg) (Christiansen and Harris, 2005), and was restricted mainly to the late Pliocene-middle Pleistocene of North America (Berta, 1985, 1987, 1995; Kurtén and Werdelin, 1990). It has also recently been recorded in northern South America (Venezuela), which, according to the age of the sediments, implies that it entered the continent at least in the early stages of the G.A.B.I. (early-middle Pleistocene) (Rincón et al., 2011). As noted by several authors, *S. populator* may have originated in South America from *S. gracilis* or from an ancestor common to both species (Turner and Antón, 1997; Rincón et al., 2011). *Smilodon populator*, endemic to South America, is the most frequently found on that continent, in Ensenadan to Lujanian deposits (early Pleistocene-early Holocene), particularly towards the center and east (Brazil, Bolivia, Paraguay, Venezuela, Argentina, Uruguay, southern Chile and eastern Peru) (Berta, 1985; Kurtén and Werdelin, 1990; Rincón, 2006; Soibelzon and Prevosti, 2007, 2013; Shockey et al., 2009; Prieto et al., 2010). This was the largest species of the genus, with a body mass of approximately 220–360 kg (Christiansen and Harris, 2005), although some individuals could exceed 400 kg (Christiansen and Harris, 2005; Sorkin, 2008). Finally, *S. fatalis*, from the mid-late Pleistocene of North America, has a mass intermediate between the aforementioned species, similar to that of the extant siberian tiger, weighing approximately 160–280 kg (Christiansen and Harris, 2005). This species has also been found in late Pleistocene sediments in northwestern South America (Coralito in Ecuador, and Talara in Peru, see Kurtén and Werdelin, 1990), which would have represented a new immigration, in this case late, of large felids to South America, along with other carnivores (for example *Canis dirus*) along the Pacific coast during the Lujanian (Kurtén and Werdelin, 1990; Soibelzon and Prevosti, 2007, 2013). Beyond sharing a common body plan in broad outline, these species differ from each other body size, as mentioned above, as well as in several other morphological characteristics. *Smilodon populator* is distinguished from *Smilodon fatalis* by a more elongated and narrow skull, with a postorbital region that is elongated compared to its facial region. Its nasals are prominent and determine a lateral rostral contour that is higher than in *S. fatalis*, while in its posterior region, an angle is formed between the lambdoid crest and the mastoid process (Kurtén and Werdelin, 1990). Based on these last two characteristics, the studied material presents a pattern congruent with that evidenced in *S. fatalis*. Nevertheless, the dorsal view shows a morphotype that is more similar to *S. populator*. This same cranial variation has already been observed in other specimens of *S. fatalis*, particularly among those recorded in Talara (Peru); therefore, it is interpreted as an intraspecific differentiation between these populations and those of North American *S. fatalis* (Kurtén and Werdelin, 1990). For the aforementioned species, the variant found here presents characteristics more consistent with those present in the sample of *S. fatalis* recorded in Talara (Peru) than with the purely North American lineage.

5.2. Paleobiogeographical and chronological connotations

In South America, there are no records of coexistence between *S. fatalis* and *S. populator*, which has led to the interpretation of an allopatric distribution of these felids (see Fig. 1A), with the Mountain Range of the Andes acting as a barrier to dispersal (Kurtén and Werdelin, 1990; Turner and Antón, 1997; Soibelzon and Prevosti, 2007, 2013; Castro and Langer, 2008; Prieto et al., 2010). The finding reported here implies that the geographic range of *Smilodon fatalis* is expanded (in this case approximately 5000 km to the southeast of the continent). In addition, the idea of allopatric

distribution may also be discredited.

The radiocarbon ages available for the Talara deposits are 13–14 ka uncalibrated (Churcher, 1966), and there are no ages available for Coralito (Ecuador) (Lindsey and Seymour, 2015).

However, most of the Sopas Formation involves the interval 60 to 25 ka (Ubilla et al., 2016) and although numerical ages are not available for the levels of the Tres Cruces Creek, it is possible that the Uruguayan record may be older than that of Peru, or at least isochronous.

The predatory trophic level thus far described for the Sopas Formation comprises the above-mentioned felids and is accompanied by hypercarnivorous canids, short-faced bears and some birds (Prevosti et al., 2009; Ubilla et al., 2016). It is thus enriched by the presence of *S. fatalis*. The action of these large felids, like that of any carnivore, would have been decisive in exerting a regulatory effect, mainly by controlling prey populations (in this case, large herbivores and megaherbivores of the late Pleistocene) (Prevosti and Vizcaíno, 2006), and secondarily from other carnivores, thus maintaining the trophic structure in the respective environments they inhabited (Pérez Irineo, 2008 and references cited there).

Finally, based on this finding, it can not be ruled out that some materials previously determined as *S. populator* in the extra-Andean zone of South America might not belong to this species but to *S. fatalis*; so a review of these materials is necessary.

6. Conclusions

The saber-toothed cat cranium described in this paper is attributed to the extinct species *Smilodon fatalis*, from the late Pleistocene of Uruguay (Sopas Formation), based on several morphological characteristics that enable it to distinguish it from *S. populator*. These features include nasal bones that are not risen in a marked way and a lambdoid crest that forms a straight line to the mastoid process. The studied material also shows dental measures that fall in the range of size variability of *S. fatalis*. The specimen described here represents the first evidence of this taxon in the eastern part of South America and discredits the idea of allopatric distribution between the above-mentioned felids during the Lujanian. Based on this finding, a review of the materials of *Smilodontins* in the extra-Andean zone of the continent is necessary.

Acknowledgements

We thank the following: family Brum-Martínez for allowing us to study the material; Alejandra Rojas (FC-DPV) for permitting access and study of the fossil remains of *Smilodon populator* in the collection under her care; Felipe Montenegro for providing important bibliographic material and for encouraging the publication of this paper; Pablo Toriño for his helpful comments and suggestions about the use of PAST Versión 2.09. Two anonymous reviewers significantly improved the original manuscript. This paper is a contribution to ANII project POS_NAC_2014_1_102656 (A. Manzuetti).

Appendix A. Supplementary data

Supplementary data related to this article can be found at <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2017.11.024>.

References

- Berta, A., 1985. The status of *Smilodon* in North and South America. *Cont. Sci. Nat. Hist. Mus. Los Angel. Co.* 370, 1–15.
- Berta, A., 1987. The sabercat *Smilodon gracilis* from Florida and a discussion of its relationships (Mammalia, Felidae, Smilodontini). *Bull. Fla. State Mus. Biol. Sci.* 31 (1), 1–63.

- Berta, A., 1995. Fossil carnivores from the leisey shell pits, hillsborough county, Florida. *Bull. Fla. Mus. Nat. Hist.* 37 (14), 463–499.
- Castro, M., Langer, M., 2008. New postcranial remains of *Smilodon populator* Lund, 1842 from south-central Brazil. *Rev. Bras. Paleontol.* 11 (3), 199–206.
- Chimento, N., Derguy, M., Hemmer, H., 2014. *Puma (Herpailurus) pumoides* (Castellanos, 1958) nov. comb. Comentarios sistemáticos y registro fósil. *Estud. Geol.* 30 (2), 92–134.
- Christiansen, P., Harris, J., 2005. Body size of *Smilodon* (mammalia: Felidae). *J. Morphol.* 266 (3), 369–384.
- Churcher, C., 1966. The insect fauna from the Talara tar-seeps, Peru. *Can. J. Zool.* 44 (6), 985–993.
- Churcher, C., 1967. *Smilodon neogaeus* en las barrancas costeras de Mar del Plata, provincia de Buenos Aires. *Publ. Mus. Munic. Ci. Nat. Mar del Plata* 1 (8), 245–262.
- Cione, A., Gasparini, G., Soibelzon, L., Soibelzon, E., Tonni, E., 2015. The Great American Biotic Interchange. A South American Perspective. Springer Netherlands, Dordrecht.
- Currier, M., 1983. *Felis concolor*. *Mammal. Species* 200, 1–7.
- Hammer, O., Harper, D., Ryan, P., 2001. PAST: paleontological Statistics software package for education and data analysis. *Palaeontol. Electron* 4 (1), 9.
- Kurtén, B., Werdelin, L., 1990. Relationships between North and South American *Smilodon*. *J. Vert. Paleontol.* 10 (2), 158–169.
- Lindsey, E., Seymour, K., 2015. “Tar pits” of the western neotropics: paleoecology, taphonomy, and mammalian biogeography. In: Harris, J.M. (Ed.), *La Brea and beyond: the Paleontology of Asphalt-preserved Biotas*. Natural History Museum of Los Angeles County—Science Series, Los Angeles, pp. 111–123.
- Martínez, S., Ubilla, M., 2004. El Cuaternario en Uruguay. In: Veroslavsky, G., Ubilla, M., Martínez, S. (Eds.), *Cuencas Sedimentarias de Uruguay. Geología, Paleontología y recursos naturales. Cenoicoico. Ediciones DI.R.A.C. Universidad de la República-Facultad de Ciencias, Montevideo*, pp. 195–228.
- 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.
- Merriam, J.C., Stock, C., 1932. The Felidae of rancho La brea. *Publ.-Carnegie instit. Wash* 422, 1–231.
- Mones, A., Rinderknecht, A., 2004. The first South American homotheriini (mammalia: Carnivora: Felidae). *Com. Paleont. Mus. Nac. Hist. Nat. Antrop.* 35 (2), 201–212.
- Pérez Irineo, G., 2008. Diversidad de mamíferos carnívoros terrestres en una selva mediana en el Distrito de Tuxtepec, Oaxaca. Unpublished M.Sc. Thesis. Instituto Politécnico Nacional.
- Prevosti, F., Vizcaíno, S., 2006. Paleoecology of the large carnivore guild from the late Pleistocene of Argentina. *Acta Palaeontol. Pol.* 51 (3), 407–422.
- Prevosti, F., Pomi, L., 2007. Revisión sistemática y antigüedad de *Smilodontidion ruggii*. *Rev. Mus. Argent. Cienc. Nat.* 9 (1), 67–77.
- Prevosti, F., Ubilla, M., Perea, D., 2009. Large extinct canids from the Pleistocene of Uruguay: systematics, biogeographic and palaeoecological remarks. *Hist. Biol.* 21, 79–89.
- Prieto, A., Labarca, R., Sierpe, V., 2010. New evidence of the sabertooth cat *Smilodon* (Carnivora: Machairodontinae) in the late Pleistocene of southern Chilean patagonia. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 83, 299–307.
- 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., Prevosti, F., Parra, G., 2011. New saber-toothed cats records (Felidae: machairodontinae) for the Pleistocene of Venezuela, and the Great American biotic Interchange. *J. Vert. Paleontol.* 31 (2), 468–478.
- 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. *Palaeontol. Electron* 12 (3), 15.
- Seymour, K., 1989. *Panthera onca*. *Mammal. Species* 340, 1–9.
- Soibelzon, L., Prevosti, F., 2007. Los carnívoros (Carnivora, Mammalia) terrestres del Cuaternario de América del Sur. In: Pons, G.X., Vicens, D. (Eds.), *Geomorfología Litoral I Cuaternario. Homenaje a Joan Cuerda Barceló*. Societat D'Historia Natural De Les Balears, Palma de Mallorca, pp. 49–68.
- Soibelzon, L., Prevosti, F., 2013. Fossil of South American land carnivores (Carnivora, mammalia). In: Ruíz-García, M., Shostell, J.M. (Eds.), *Molecular Population Genetics, Evolutionary Biology and Biological Conservation of Neotropical Carnivores*. Nova Science Publishers, New York, pp. 509–527.
- Sorkin, B., 2008. A biomechanical constraint on body mass in terrestrial mammalian predators. *Lethaia* 41, 333–347.
- 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.
- Ubilla, M., Perea, D., Lorenzo, N., Gutierrez, M., Rinderknecht, A., 2011. Fauna cuaternaria continental. In: Perea, D. (Ed.), *Fósiles de Uruguay. Edición DI.R.A.C.-Facultad de Ciencias, Montevideo*, pp. 283–314.
- Ubilla, M., Martínez, S., 2016. Continental beds. In: Lohmann, G., Mysak, L.A., Notholt, J., Rabassa, J., Unnithan, V. (Eds.), *Geology and Paleontology of the Quaternary of Uruguay*. Springer International Publishing, Basel, pp. 29–61.
- Ubilla, M., Corona, A., Rinderknecht, A., Perea, D., Verde, M., 2016. Marine isotope Stage 3 (MIS 3) and continental beds of northern Uruguay (Sopas Formation): paleontology, chronology and climate. In: Gasparini, G., Rabassa, J., Deschamps, C., Tonni, E. (Eds.), *Marine Isotope Stage 3 in Southern South America, 60 ka B.P.-30 ka B.P.* Springer International Publishing, Basel, pp. 183–205.
- Van Valkenburgh, B., 1990. Skeletal and dental predictors of body mass in carnivores. In: Damuth, J., Macfadden, B.J. (Eds.), *Body Size in Mammalian Paleobiology: Estimation and Biological Implication*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 181–205.
- von den Driesch, A., 1976. *A Guide to the Measurement of Animal Bones from Archaeological Sites*. Harvard University Press, Cambridge.
- Woodburne, M.O., 2010. The Great American biotic Interchange: dispersals, tectonics, climate, sea level and holding pens. *J. Mammal. Evol.* 17, 245–264.



The large American opossum *Didelphis* (Didelphimorphia, Didelphidae) in the Late Pleistocene of Uruguay, and paleoecological remarks

Aldo Manzuetti^{a,*}, Martín Ubilla^a, Daniel Perea^a, Raúl I. Vezzosi^b, Andrés Rinderknecht^c,
Martín Ghizzoni^d, Washington Jones^c

^a Facultad de Ciencias (UdelaR). Igúá 4225, CP, 11400, Montevideo, Uruguay

^b Laboratorio de Paleontología de Vertebrados, Centro de Investigaciones Científicas y Transferencia de Tecnología a la Producción (CONICET, Gob. E.R., UADER), Materi y España, E3105BWA Diamante, Argentina, and Facultad de Ciencia y Tecnología, Universidad Autónoma de Entre Ríos, Ruta Nacional 11 km 10,5, E3100XAD, Oro Verde, Entre Ríos, Argentina

^c Museo Nacional de Historia Natural. 25 de Mayo 582, CP, 11000, Montevideo, Uruguay

^d Escuela Tecnológica Superior de Administración y Servicios, Juan Carlos Gómez 351, CP, 50000, Salto, Uruguay

ARTICLE INFO

Keywords:

Didelphidae
Late Pleistocene
Uruguay
Body mass
Paleoecology

ABSTRACT

The fossil record of the genus *Didelphis*, despite its current diversity (6 species, 5 occurring in South America) and wide distribution (from southern Canada to Patagonia, Argentina), is very scarce. The oldest record of the genus in South America comes from Late Miocene sediments and the youngest records from the Late Holocene and historical times. In Uruguay, the only record is stratigraphically questionable because the material has been lost. The present contribution describes the first materials with a precise stratigraphic context assigned to *Didelphis* cf. *D. albiventris*, based on comparative morphological and numerical analysis. The materials were unearthed from several outcrops of the Sopas Formation (Late Pleistocene, northern Uruguay) and consist of an associated skull and mandible, right hemimandible, and postcranial material. These findings allow us to discuss several aspects related to the biology and ecology of *Didelphis*. These animals, which exhibit a mixed diet, were able to feed at intermediate levels of the food chain in highly diverse environments during the Late Pleistocene.

1. Introduction

The Didelphidae (Metatheria, Didelphimorphia) are the oldest marsupial mammals of the Neotropics (Pasquali and Tonni, 2004; Goin et al., 2007; Rocha and Rumiz, 2010). Extant didelphids include 19 genera and more than 90 species (Astúa, 2010; Rocha and Rumiz, 2010; Goin et al., 2016; Vezzosi et al., 2017) and vary in shape and size, ranging from 10–15 g and up to 2–6 kg (Goin et al., 2009 and references therein; Astúa, 2010; Rocha and Rumiz, 2010). They were grouped into four subfamilies: Caluromyinae, Glironiinae, Hyladelphinae and Didelphinae (Voss and Jansa, 2009; see also Goin et al., 2016).

The genus *Didelphis* has a South American origin (Dias and Perini, 2018) and a wide geographic distribution from southern Canada to Patagonia (Rocha and Rumiz, 2010; Goin et al., 2016; Dias and Perini, 2018). This clade has a controversial systematic history in which most mid- to large-sized American opossums (Didelphinae) have been classified under the genus *Didelphis* (e.g., Thomas, 1888, 1901; Allen, 1901, 1902; Rebin, 1901). Allen (1901, 1902) restricted the name *Didelphis* to

a species complex, recognizing two groups from South America with wide distributional ranges (Cerqueira, 1980; Ventura et al., 2002; Flores, 2003; Flores et al., 2007; Cerqueira and Tribe, 2007): the *Didelphis marsupialis* group, with 2 allopatric species (*D. marsupialis* Linnaeus, 1758 and *D. aurita* Wied-Neuwied, 1826); and the *D. albiventris* group, with three species (*D. albiventris* Lund, 1840; *D. pernigra* Allen, 1900, and *D. imperfecta* Mondolfi and Pérez-Hernández, 1984).

Despite the current controversy, five extant species are recognized in South America (*D. albiventris*, *D. aurita*, *D. imperfecta*, *D. marsupialis*, and *D. pernigra*) in a wide diversity of environments (Cerqueira and Tribe, 2007; Gardner, 2007 and references therein).

Unlike North America (see Ferrusquía-Villafranca et al., 2010), South America has a scarce fossil record of large-sized opossums of the genus *Didelphis*. Didelphid remains come from the Late Miocene of Brazil (*Didelphis solimoensis*, Cozzuol et al., 2006) and the Pliocene-Pleistocene of Argentina and Brazil (Ameghino, 1904; Goin, 1991; Villa Nova et al., 2015; Vezzosi et al., 2017). Additionally, there are records of this genus from the Late Holocene and historical times in southern

* Corresponding author.

E-mail addresses: aldomanzuetti@adinet.com.uy (A. Manzuetti), ubilla@fcien.edu.uy (M. Ubilla), perea@fcien.edu.uy (D. Perea), vezzosiraul@gmail.com (R.I. Vezzosi), apaleorinder@yahoo.com (A. Rinderknecht), martinghizzoni@gmail.com (M. Ghizzoni), wawijo@yahoo.com.ar (W. Jones).

<https://doi.org/10.1016/j.jsames.2019.102437>

Received 10 October 2019; Received in revised form 20 November 2019; Accepted 21 November 2019

Available online 22 November 2019

0895-9811/ © 2019 Elsevier Ltd. All rights reserved.

South America (Hadler et al., 2009; Vezzosi et al., 2017 and references therein). In Argentina, the Didelphinae group is represented by three species: *D. crucialis* (Ameghino, 1904) from the Late Pliocene and *D. reigi* Simpson, 1972 from the Late Pliocene-Early Pleistocene of Buenos Aires (Goin, 1991, 1999) and *Didelphis* cf. *D. marsupialis* from the early Late Pleistocene of Santa Fe (Vezzosi et al., 2017). In Brazil, this group is represented by *Didelphis* cf. *D. albiventris* and the first possible record of *Didelphis* cf. *D. aurita*; both of these species were recently recovered from Late Pleistocene deposits in northern Brazil (Villa Nova et al., 2015).

The fossil record of opossums in Uruguay is restricted to a single reference from Berro (1929), who reported the identification of *Didelphis* in “pampean sediments” (“Formación Pampeana”) but without precise stratigraphic data. Unfortunately, this material is currently lost, precluding taxonomic revision, which adds to its stratigraphic uncertainty (Mones and Rinderknecht, 2004).

In the present contribution, the first fossil remains with stratigraphic context of opossums of the genus *Didelphis* in Uruguay are described, which allows us to discuss different aspects related to its paleobiology and paleoecology. These records came from several fossiliferous outcrops of the Sopas Formation (Late Pleistocene) of northern Uruguay (Fig. 1).

2. Geological context

The Sopas Formation, located in northern Uruguay (in particular Artigas, Salto, Tacuarembó and Paysandú departments), is characterized by conglomerates with clay and calcareous matrices, conglomeratic sandstone, siltstone and sandy siltstone. This unit is predominantly brownish with a thickness of 5–8 m and the sedimentary facies were developed mostly under fluvial and associated depositional context (Martínez and Ubilla, 2004; Ubilla et al., 2016). Based on the mammalian fossil assemblage, this unit is correlated with deposits from the Late Pleistocene sequence of the Pampean region (Lujanian Stage/Age) (Cione and Tonni, 2005; Ubilla et al., 2011). Radiocarbon and optically stimulated luminescence (OSL) ages in some outcrops correlated mainly with MIS-3 (60–25 ka; Cohen et al., 2013; ICC, 2018), and it also includes outcrops at approximately 14 ka (Ubilla et al., 2016). Based on the paleontological content of the Sopas Formation, a wide range of environments can be suggested (lacustrine-fluvial, open areas,

semiforested and dense vegetation) (Ubilla and Martínez, 2016).

3. Materials and methods

3.1. Institutional abbreviations

FC-DPV, Facultad de Ciencias- Colección Paleontológica (Vertebrados Fósiles), Montevideo, Uruguay; **MNHN-P**, Museo Nacional de Historia Natural, Sección Paleontología, Montevideo, Uruguay; **CPG**, Colección Paleontológica Ghizzoni, Salto, Uruguay; **MFA-ZV**, Museo Provincial de Ciencias Naturales “Florentino Ameghino”, Área Zoología de Vertebrados, Mamíferos, Santa Fe, Argentina; **MFA-PV**, Museo Provincial de Ciencias Naturales “Florentino Ameghino”, Área Paleontología de Vertebrados, Mamíferos, Santa Fe, Argentina; **CML**, Colección Mamíferos Lillo, Universidad Nacional de Tucumán-Fundación Miguel Lillo, Tucumán, Argentina; **MNHN**, Museo Nacional de Historia Natural, Sección Mamíferos, Montevideo, Uruguay; **ZVC-M**, Colección de Vertebrados de Facultad de Ciencias-Sección Mamíferos, Montevideo, Uruguay.

3.2. Comparative sample

To determine the systematic status of the studied specimens, different extant didelphids with diverse habitats and locomotor habits were analyzed: *Didelphis albiventris*, *D. aurita*, *D. marsupialis*, *Monodelphis dimidiata* (Wagner, 1847) and *Lutreolina crassicaudata* (Desmarest, 1804). Materials that were not available in hand for comparison were consulted through the literature (Voss et al., 2004; Flores, 2009; Flores and Díaz, 2009; Rincón et al., 2009; Villa Nova et al., 2015; Vezzosi et al., 2017). The dental nomenclature follows Goin and Pardiñas (1996) and Villa Nova et al. (2015).

3.3. Analyses

The body mass estimations followed the equations reported by Gordon (2003) based on upper and lower molar measurements of extant didelphids. The humeral robustness index was obtained following the methodology used by Vezzosi et al. (2017) (Supplementary material 1).

Multivariate analyses (principal component analysis, or PCA, and

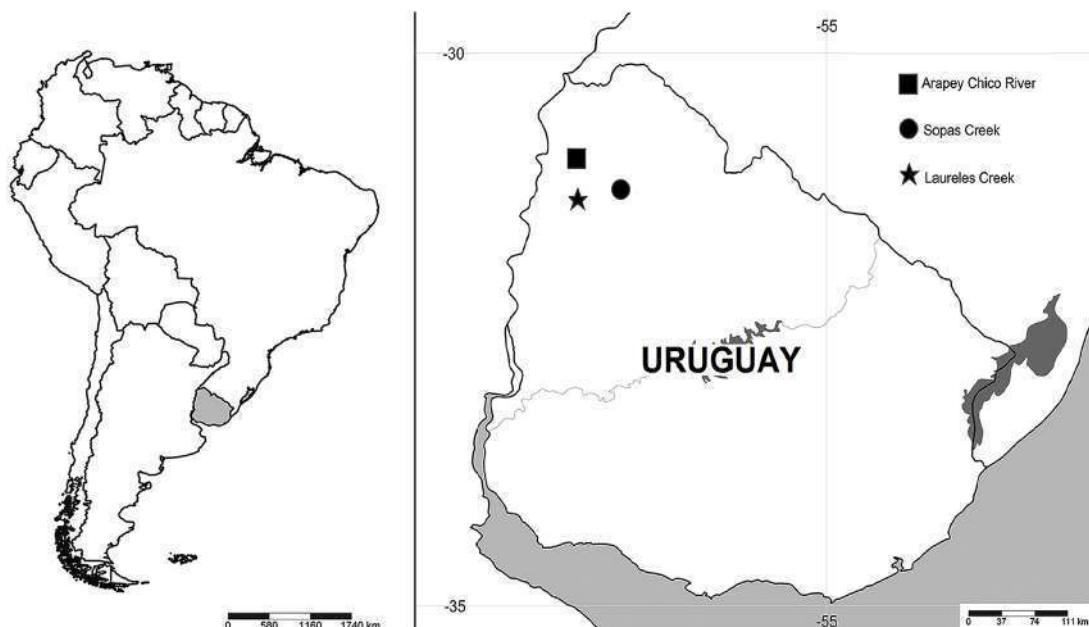


Fig. 1. Map of Uruguay showing the location of the findings: Arapey Chico River, Sopas Creek, Laureles Creek (department of Salto) (Sopas Formation).

hierarchical clustering) were performed on the variance-covariance matrix measurements using the statistical program PAST Version 3.19 (Hammer et al., 2001).

The material used in the numerical and comparative analyses is housed in the following collections: CML, MFA, MNHN, ZVC-M (Supplementary material 2), and from literature (Vezzosi et al., 2017).

3.4. Measurements

All measurements were performed with digital calipers that were accurate to 0.01 mm and expressed in millimeters, following von den Driesch (1976) and Vezzosi et al. (2017) (Supplementary material 3).

Skull measurements: total length (TL); tooth row length PM1-M3 (TRL PM1-M3); tooth row length PM3-M3 (TRL PM3-M3); tooth row length M1-M3 (TRL M1-M3); antero-posterior diameter of the PM3 (PM3 AP); transverse diameter of the PM3 (PM3 ML); antero-posterior diameter of the M1 (M1 AP); transverse diameter of the M1 (M1 ML); antero-posterior diameter of the M2 (M2 AP); transverse diameter of the M2 (M2 ML); antero-posterior diameter of the M3 (M3 AP).

Mandible measurements: total length (TL); tooth row length i-m4 (TRL i-m4); tooth row length pm1-m4 (TRL pm1-m4); tooth row length pm1-pm3 (TRL pm1-pm3); diastema pm1-pm2 (Diast pm1-pm2); tooth row length m1-m4 (TRL m1-m4); antero-posterior diameter of the pm1 (pm1 AP); transverse diameter of the pm1 (pm1 ML); antero-posterior diameter of the pm2 (pm2 AP); transverse diameter of the pm2 (pm2 ML); antero-posterior diameter of the pm3 (pm3 AP); transverse diameter of the pm3 (pm3 ML); antero-posterior diameter of the m1 (m1 AP); transverse diameter of the m1 (m1 ML); antero-posterior diameter of the m2 (m2 AP); transverse diameter of the m2 (m2 ML); antero-posterior diameter of the m3 (m3 AP); transverse diameter of the m3 (m3 ML); antero-posterior diameter of the m4 (m4 AP); transverse diameter of the m4 (m4 ML).

Humerus measurements: proximo-distal distance of the condyle (Dc); total length between the head and the distal condyle (Dhc); total length between head and distal trochlea (Dht); maximum length of the entepicondylar foramen (Def); latero-medial distance between the trochlea and the condyle (Dtc); antero-posterior maximum proximal width (Dh0); antero-posterior width of the humeral head (Dh1); latero-medial width of the head (Dh2); proximal distance between both tuberculum majus and tuberculum minus (Dh3); deltopectoral crest length (Ldc); maximum length of the olecranon fossa (Lof); antero-posterior width of the shaft below of the crest (Wap); distal width (Wd); latero-medial width of the shaft below of the crest (Wlm).

4. Results

4.1. Systematic paleontology

Order Didelphimorphia Gill, 1872.
 Superfamily Didelphoidea Gray, 1821.
 Family Didelphidae Gray, 1821.
 Subfamily Didelphinae Gray, 1821.
 Tribe Didelphini Gray, 1821.
 Genus *Didelphis* Linnaeus, 1758
Didelphis cf. *D. albiventris* Lund, 1840.

4.2. Referred material

FC-DPV 875, skull and mandible (Fig. 2).

4.2.1. Geographic and stratigraphic location

Sopas Creek (Department of Salto, Uruguay). Sopas Formation, Late Pleistocene (OSL age: 43.5 to 30.6 ka).

4.2.2. Comparative description

Skull: The rostral region is relatively short and robust, as in *D.*

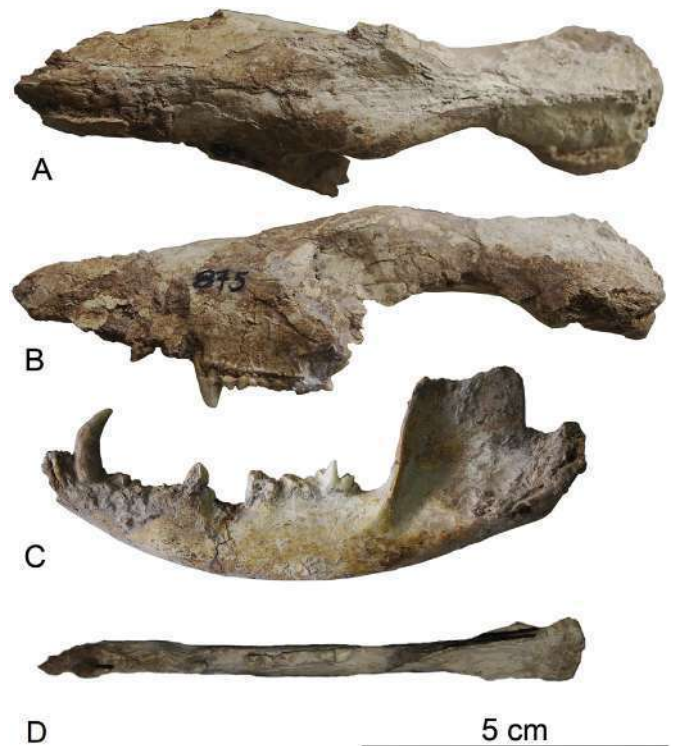


Fig. 2. FC-DPV 875; A) dorsal view of the skull, B) lateral view of the skull, C) lateral view of the mandible and D) occlusal view of the mandible.

albiventris (Astúa, 2015), and part of the left orbit is preserved. The nasals are narrow (Fig. 2A), and the infra-orbital foramen is located near the anterior edge of PM3. However, this character may vary in position in both *D. albiventris* and *D. marsupialis* (Flores and Abdala, 2001). The postorbital constriction is well marked (Fig. 2B). The sagittal crest is moderately well developed and anteriorly projected in a “V” shape (Schimming et al., 2016). The braincase, although broken, seems to be quite small and narrow. **Mandible:** The left hemi-mandible is more complete and better preserved than the right hemi-mandible (Fig. 2C and D). The ramus is high and robust, with the ventral edge slightly curved, similar in size to that of *D. albiventris* (Supplementary material 2) and differing from that of *D. marsupialis*, which shows a slightly more gracile mandible; the mental foramen is not preserved. The masseteric fossa is deep and its anterior edge does not reach the posterior edge of m4 as in extant didelphids. The angular process is inflected medially, as is characteristic of metatherians (Szalay, 1994; Sánchez-Villagra and Smith, 1997, Fig. 2D). The condyle, although broken, is latero-medially expanded; the coronoid process is a thin bone plate that is antero-posteriorly wide and slightly broken (Fig. 2C). **Dental series:** The dental series are partially preserved (Fig. 2C and D), and their general morphology is also typical of Didelphidae Didelphinae marsupials (Szalay, 1994; Tarquini et al., 2018, Fig. 2B, C, D). The material is much larger than *D. crucialis* and *D. solimoensis* (Cozzuol et al., 2006). Compared with *D. crucialis* and *D. reigi*, those species has more trenchant tooth morphology (Goin and Pardiñas, 1996; Cozzuol et al., 2006). The PM3 is well developed, larger than that in *D. albiventris* of similar size, with a high and sharp crown and a marked labial cingulum, much more so than in extant *Didelphis*. The m4 of the left ramus is the best preserved of the lower molars (Fig. 2C and D), with a trigonid longer than wide and more developed than a shorter talonid (Fig. 2C and D). The metaconid is well separated from the other cusps of the trigonid, while the protoconid is the highest cusp. In the talonid, the entoconid seems to be slightly higher than the hypoconid. The hypoconid is located distally from the entoconid, as in *Didelphis albiventris* and *D. aurita*. In *D. marsupialis*, the entoconid is merged to the

hypoconulid instead (Villa Nova et al., 2015).

4.2.3. Measurements (in mm)

Skull: TL, 103; TRL PM1-M3, 31; TRL PM3-M3, 21; TRL M1-M3, 17; PM3AP, 4.25; PM3ML, 3.19; M1AP, 5.04; M1ML, 4.55; M2AP, 4.46; M2ML, 5.11; M3AP, 5.91. Left hemi-mandible: TL, 84.48; TRL i-m4, 47.71; m2AP, 4.85; m2ML, 3.20; m3AP, 5.75; m3ML, 3.47; m4AP, 6.22; m4ML, 3.23. Right hemi-mandible: m1AP, 5.03; m1ML, 3.49; m2AP, 4.70; m2ML, 3.25; m4AP, 5.82; m4ML, 3.14.

4.2.4. Remarks

The morphologies and dimensions of the skull, mandible and dentition of specimen FC-DPV 875 agree with those of species of *Didelphis* (Cerqueira and Lemos, 2000; Lemos and Cerqueira, 2002; Ventura et al., 2002; Rincón et al., 2009; Astúa, 2010, 2015). The development of some morphological characters (such as the presence of a postorbital constriction, development of the sagittal crest, and shape of the nasals and mandibular condyle), the degree of development of the dentition (Abdala et al., 2001) and its occlusal wear (particularly for the M1-3 series and the left m4) allow us to infer that the FC-DPV 875 material belongs to an adult.

According to equations formulated for didelphids based on the upper and lower molars, the body mass estimation gives an average result of 1.254 kg (range 0.725–2.125 kg; Supplementary material 4), which is coherent with the range of *Didelphis* (Supplementary material 5).

The PCA performed on the left mandible indicated 8 components, among which PC1 explained almost 97% of the variance of the sample (Supplementary material 6). When the values of the first two components were plotted, the studied material fell within the morphospace distribution of *Didelphis albiventris* (Fig. 3A). The loading coefficients of the first component showed that the most influential variables were the TL and TRL i-m4. The cluster analysis concurred with these results and grouped the FC-DPV 875 material with *Didelphis*, particularly associated with *D. albiventris* (Supplementary material 6).

4.3. Referred material

MNHN-P 3000, fragment of right mandible (Fig. 4).

4.3.1. Geographic and stratigraphic location

Laureles Creek (Department of Salto, Uruguay). Sopas Formation, Late Pleistocene.

4.3.2. Comparative description

The mental foramen, filled with sediment, is located below pm1 (Fig. 4A). Distally, the masseteric fossa is deep and does not project to the posterior edge of m4 as in living didelphids. The angular process, the mandibular condyle and the coronoid process are broken (Fig. 4), although the last structure is similar to a thin, bony, broad, antero-posteriorly oriented blade. The ventral edge of the horizontal ramus is slightly convex. The dentition is partially preserved, lacking the incisors and the canine (for which only part of the alveolus is preserved) (Fig. 4B). The molar formula and morphology is also typical of marsupials. This material is much larger than *D. crucialis* and *D. solimoensis* (Cozzuol et al., 2006). Compared with *D. crucialis* and *D. reigi*, the material here described has not so trenchant tooth morphology (Goin and Pardiñas, 1996; Cozzuol et al., 2006).

The premolars are transversely compacted. The pm1 is quite reduced compared with the other premolars and separated by a small diastema. The pm2 is larger than pm3, as in extant didelphids (Goin, 2003; Cozzuol et al., 2006). The molar series increases in size distally. In m2-m4, an anterior labial cingulum is well developed (Fig. 4B). The m4 is well preserved and shows minor occlusal wear, with a trigonid that is slightly longer than wide, as occurs in most Didelphinae opossums except for *Chironectes*, in which the trigonid is as long as wide

(Rincón et al., 2009); the talonid is short compared to the trigonid. The metaconid is well separated from the other cusps of the trigonid, similar in height to the paraconid, as occurs in *Didelphis*, differing from that of *Lutreolina*, in which the metaconid is very reduced (Rincón et al., 2009). The protoconid is the highest cusp, although the difference in size compared with the paraconid is much less marked than in *Lutreolina* and extinct didelphids (Rincón et al., 2009). In the talonid, the entoconid is slightly higher than the hypoconid. The hypoconulid, although not well preserved, is separated from the entoconid, as in *Didelphis albiventris* and *D. aurita*. In *D. marsupialis*, these cusps tend to coalesce with one another (Villa Nova et al., 2015).

4.3.3. Measurements (in mm)

TRL pm1-m4, 38.22; TRL pm1-pm3, 16.22; DIAST pm1-pm2, 1.77; TRL m1-m4, 21.98; pm1AP, 4.52; pm1ML, 1.21; pm2AP, 5.42; pm2ML, 1.92; pm3AP, 4.77; pm3ML, 2.33; m1AP, 4.69; m1ML, 2.95; m2AP, 4.81; m2ML, 3.30; m3AP, 5.23; m3ML, 3.32; m4AP, 5.68; m4ML, 2.92.

4.3.4. Remarks

The measurements of the teeth as well as the mandible morphology analyzed here are congruent with those observed in *Didelphis* (Cerqueira and Lemos, 2000; Lemos and Cerqueira, 2002; Ventura et al., 2002; Rincón et al., 2009), differing from the rest of the South American Didelphinae (Marshall, 1978; Macrini, 2004; Rincón et al., 2009). According to dentition development (Abdala et al., 2001) and occlusal wear, particularly those of the premolar and m1-m3 series, the specimen corresponds to an adult.

Body mass estimation based on the molar series produced an average result of 1.146 kg (range 0.934–1.452 kg; Supplementary material 4), matching the known mass of *Didelphis* (Supplementary material 5).

The PCA showed 6 components, the first of which explained more than 81% of the total variance of the sample (Supplementary material 6). The plot of the first two components grouped the MNHN-P 3000 material into the morphospace shared by *D. albiventris* and *D. marsupialis* (Fig. 3B). The loading coefficients of CP1 showed that the most influential variables were m4AP, m3AP and m2AP (with a significant contribution of their transverse diameter in each case). The cluster analysis also grouped the MNHN-P 3000 material within the *Didelphis* group, particularly associated with *D. albiventris* (Supplementary material 6).

4.4. Referred material

CPG 80-1, left complete humerus (Fig. 5), fragmentary right humerus, and other fragmentary postcranial bones.

4.4.1. Geographic and stratigraphic location

Arapey Chico River (Department of Salto, Uruguay). Sopas Formation, Late Pleistocene (OSL age: 36.9 ka).

4.4.2. Comparative description

The left humerus (CPG 80-1-2) is robust, large and better preserved than the other remains. The humeral head is relatively flat in lateral view and curved backwards (Fig. 5A). The greater and lesser tuberosities are well marked; the first has practically the same height as the humeral head (Fig. 5B). The shaft is straight and bears diverse muscle insertions, with those of the *deltoideus pars spinalis* (Fig. 5B and C), which is more developed than in extant didelphids, being highlighted. By contrast, the insertion of the *teres major* muscle shows a similar morphology as in *Didelphis albiventris* (Fig. 5B and C; Vezzosi et al., 2017). These muscle insertions are quite marked on the right humerus (CPG 80-1-3). Dorsally, the delto-pectoral crest is well developed, reaching the distal part of the shaft (Fig. 5B). The bicipital groove is present but relatively shallow. In the distal dorsal portion, the supracondylar foramen is wide and well developed and has the shape of an

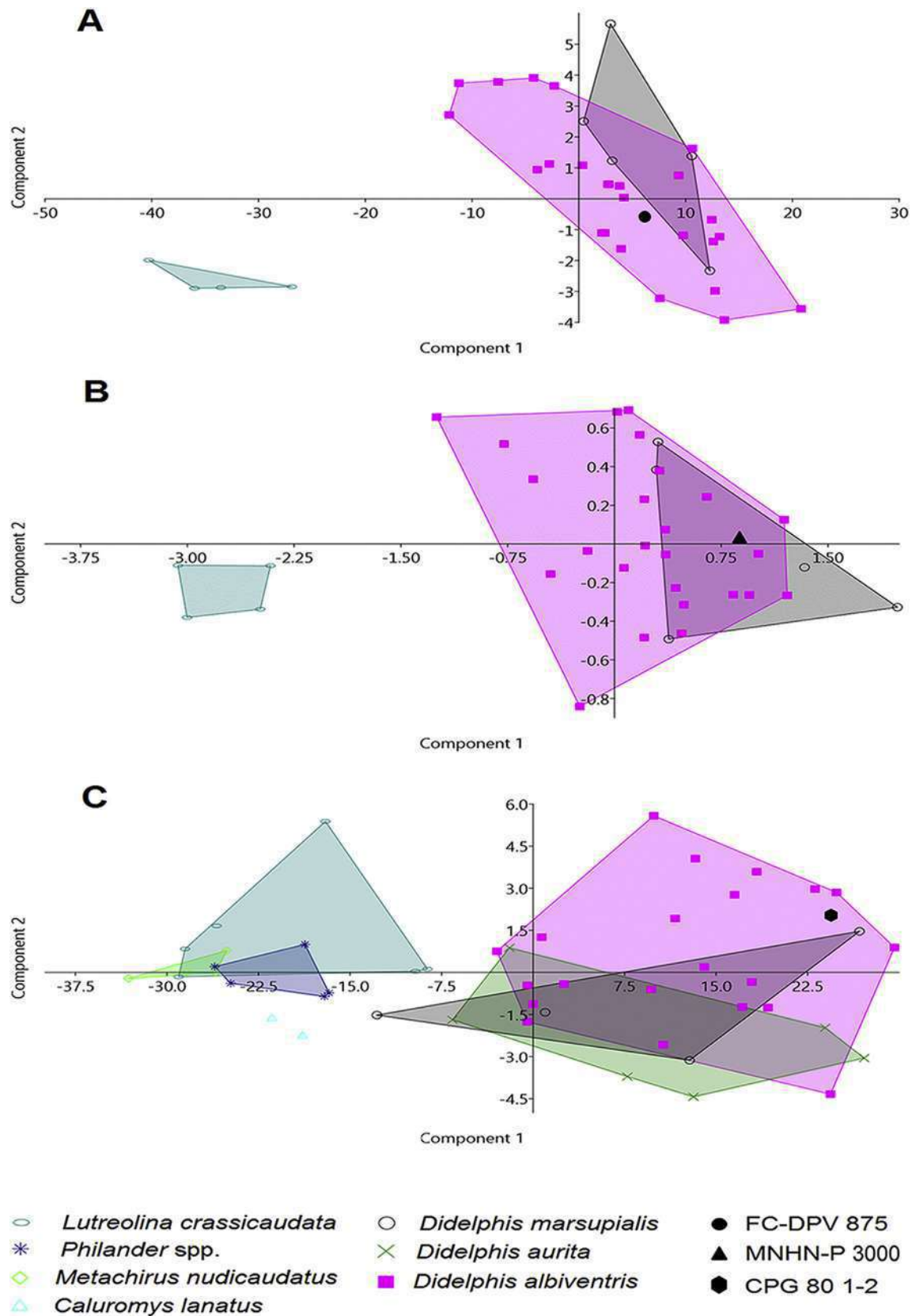


Fig. 3. Biplot of the first two components of the PCA: A) FC-DPV 875, B) MNHN-P 3000 and C) CPG 80 1–2.

oval section, as in extant didelphids (Vezzosi et al., 2017). In the right humerus, this foramen is more expanded dorsoventrally. The supracondylar bridge, which is straight to convex in form, is projected

diagonally to the delto-pectoral crest as in extant Didelphinae. The supinator ridge is straight to convex, similar to that of *D. aurita* (Vezzosi et al., 2017). The proximal process of this ridge is high and rounded,



Fig. 4. MNHN-P 3000 in A) lateral and B) occlusal views.



Fig. 5. CPG 80 1-2 in A) inner lateral, B) frontal and C) posterior views.

most similar to that of *D. albiventris* among the living didelphids (Vezzosi et al., 2017). The capitulum is cylindrical, as in *Didelphis*, and connected with the trochlea by a deep groove. The entepicondilar surface is short and not as developed as in extant didelphids (Vezzosi et al., 2017). In the posterior view, the olecranon fossa is relatively deep (Fig. 5C).

4.4.3. Measurements (in mm)

Dc, 4.95; Dhc, 68.10; Dht, 69; Def, 4.70; Dtc, 13.95; Dh0, 16.40; Dh1, 12.60; Dh2, 12.75; Dh3, 15.60; Ldc, 35.35; Lof, 9; Wap, 6.20; Wd, 22.30; Wlm, 5.90.

4.4.4. Remarks

Sutures are apparent in both epiphyses of the left humerus, which means that the CPG 80-1-2 material belongs to a subadult.

The humeral robustness index (8.551) is close to the average of the indices calculated for *D. albiventris* (8.283) and *D. marsupialis* (8.314). However, the value of this index for the fossil material is in the expected range only for the large-sized Didelphidae species *D. albiventris* (Supplementary material 4).

The PCA shows 14 components, among which PC1 explains more than 96% of the total variance of the sample (Supplementary material

6). Between PC1 and PC2, CPG 80-1-2 is located in the morphospace of the largest species *Didelphis albiventris*, differing from *L. crassicaudata*, *Philander* spp. and *Caluromys lanatus* (Olfers, 1818) (Fig. 3C). The loading coefficients of PC1 show that Dht and Dhc are the most influential variables. The cluster analysis groups CPG 80-1-2 in the *Didelphis* group, with *D. albiventris* in particular (Supplementary material 6).

5. Discussion

5.1. Anatomical comments

The morphological characters and measurements of the fossil specimens described here are congruent with those of *Didelphis* (Cerqueira and Lemos, 2000; Lemos and Cerqueira, 2002; Ventura et al., 2002; Rincón et al., 2009; Astúa, 2010, 2015; Vezzosi et al., 2017). Moreover, the numerical analyses support a strong similarity with *Didelphis albiventris* (Fig. 3).

Thus, *Didelphis* species should be considered to differ mainly in external characters such as their coloration, kind of fur or overall body size, among others (McManus, 1974; Flores and Abdala, 2001; Lemos and Cerqueira, 2002; Ventura et al., 2002; Rocha and Rumiz, 2010; Dias et al., 2018). However, the body pattern of didelphids is quite conservative in strictly morphological terms (Medellín, 1991; Cerqueira and Lemos, 2000; Astúa et al., 2000; Flores and Abdala, 2001; Astúa, 2015; Amador and Giannini, 2016). This lack of specialization is evident in, for example, the skull anatomy and dental morphology of the didelphids (Amador and Giannini, 2016 and references therein).

Despite this scenario, six cranio-dental characters (the shape of the palatine process, development of the supra-orbital and suborbital process, shape of the internal acoustic meatus, shape of the lower petrosal groove and shape of PM2) that allow the differentiation of *D. albiventris* from *D. marsupialis* have been recognized (Flores and Abdala, 2001). The preservation of the skull in the FC-DPV 875 material does not allow the identification of such differences. However, the presence in the talonid of m4 of a hypoconulid separated from the entoconid in the FC-DPV 875 and MNHN-P 3000 material allows both materials to be assigned to *D. albiventris* (or inclusive *D. aurita*), in marked contrast with *D. marsupialis*.

The postcranial skeleton also shows a generalized pattern (Cozzuol et al., 2006 and references therein). Because of this, the species of the genus *Didelphis* show a wide variety of locomotor behaviors, such as arboreal, terrestrial, or aquatic behaviors, or a combination thereof (Szalay, 1994; Argot, 2001; de Muizon and Argot, 2003; Cozzuol et al., 2006; Flores, 2009). It should be noted that some preferences in those patterns have been reported (Supplementary material 5). Overall, the CPG 80 1-2 material shows a morphology (i.e., straight supracondylar bridge, relatively deep olecranon fossa, general morphology of the capitulum) related to the generalized pattern of terrestrial opossums with climbing abilities (Argot, 2001; Flores, 2009; Vezzosi et al., 2017). This similarity is also clearly shown by the humeral robustness index (Supplementary material 4). In summary, a clearly terrestrial locomotor behavior with scansorial skills is inferred for this material, as found in *Didelphis*.

5.2. Paleocological aspects

Didelphis inhabits a wide variety of ecosystems, such as forested or open areas and arid environments in temperate or tropical climates (Gardner, 2007), mainly near water sources (Rocha and Rumiz, 2010; Chemisquy and Martin, 2016), which is in accord with the environmental amplitude inferred for the Sopas Formation (Ubilla and Martínez, 2016; Ubilla et al., 2016). Although living Didelphinae didelphids could occur in sympatry, certain distribution patterns have been identified in *Didelphis* species, showing a preference for a particular type of habitat (Dias and Perini, 2018). For example, *D. marsupialis* and *D. aurita* prefer humid/tropical forests in northern and

southeastern South America, while *D. albiventris*, *D. imperfecta* and *D. pernigra* are most commonly found in open areas (such as savannah) of the Chacoan geographic subregion of northern South America (Guiana Shield) and environments of the Andean region, respectively (Gardner, 2007; Dias and Perini, 2018). Thus, it is expected that a segregation pattern with this or similar characteristics has probably occurred in the past.

Finally, *Didelphis* species play an essential role in the structure of the community of small mammals, being considered an important predator in middle levels of the trophic chain (Salvador et al., 2009 and references therein; Cantor et al., 2010 and references therein). The *Didelphis* diet is based mainly on small vertebrates such as rodents, birds, frogs, or lizards (including carrion), invertebrates (insects, crabs, spiders) and also fruits or grains (Cozzuol et al., 2006; Rocha and Rumiz, 2010; Siciliano Martina, 2013). However, even though juvenile and adult specimens of *Didelphis* have similar food habits, adults have a greater ability to feed on vertebrates (Siciliano Martina, 2013). As known before, this kind of generalist diet is considered one of the main factors contributing to the success of the group (McManus, 1974; Cantor et al., 2010). In this context, *Galea* sp., *Microcavia criolloensis* Ubilla et al. (1999), *Reithrodon* sp. and *Lundomys molitor* (Winge, 1887) (4 small rodents) are recorded in the Sopas Formation (Prevosti et al., 2009 and references therein; Ubilla and Martínez, 2016), so the possibility that these species could have been potential prey of *Didelphis* species during the Late Pleistocene in the territory of current Uruguay cannot be ruled out.

6. Conclusions

The materials described here (skull, mandibles and humerus) correspond to the *Didelphis* group (probably to the species *D. albiventris*), which is substantiated by morphological comparisons and numerical analysis. They represent the first stratigraphically reliable fossil record for the genus in Uruguay, all of which belong to the Sopas Formation (Late Pleistocene). Living *Didelphis* opossums, beyond presenting a generalist diet, have the capacity to prey in middle trophic levels in a wide variety of environments. Thus, during the Late Pleistocene in the territory of Uruguay, the potential prey of these opossums could have been small rodents, among other small animals.

Declaration of Interest statement

There are no conflict of interest to declare.

Acknowledgments

Renzo Loggio for collecting and donating the material MNHN-P 3000. Alejandra Rojas (FC-DPV) for allowing the study of the material under their care. Enrique González (MNHN), Melitta Meneghel (ZVC-M), Ruben Bárquez and Mónica Díaz (CML), Andrés Pautasso and Leonardo Leiva (MFA) for comparative materials. Felipe Montenegro provided useful bibliography. Associate Editor Francisco J. Vega and two anonymous reviewers for their comments that improve an earlier version of this ms. Contribution to projects ANII-POS_NAC_2018_1_151199 (A. Manzuetti) and PICT-ANPCyT 2017-0954 (R. I. Vezzosi).

Appendix A. Supplementary data

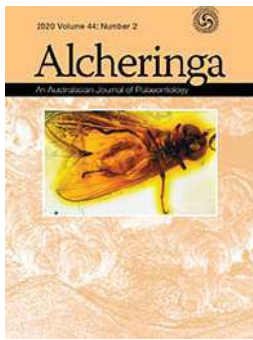
Supplementary data to this article can be found online at <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2019.102437>.

References

Abdala, F., Flores, D., Giannini, N., 2001. Postweaning ontogeny of the skull of *Didelphis albiventris*. *J. Mammal.* 82 (1), 190–200.

- Allen, J.A., 1900. Description of new American marsupials. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 13, 191–199.
- Allen, J.A., 1901. A preliminary study of the North American opossums of the genus *Didelphis*. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 14, 149–188.
- Allen, J.A., 1902. A preliminary study of the South American opossums of the genus *Didelphis*. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 16, 249–279.
- Amador, L., Giannini, N., 2016. Phylogeny and evolution of body mass in didelphid marsupials (Marsupialia: Didelphimorphia: Didelphidae). *Org. Divers. Evol.* 16 (3), 641–657.
- Ameghino, F., 1904. Nuevas especies de mamíferos cretáceos y terciarios de la República Argentina. *Anales Sociedad científica argentina* 56 (58), 1–142.
- Argot, C., 2001. Functional-adaptive anatomy of the forelimb in the didelphidae, and the paleobiology of the Paleocene Marsupials *Mayulestes ferox* and *Pucadelphys andinus*. *J. Morphol.* 247, 51–57.
- Astúa, D., Hingst-Zaher, E., Marcus, L., Cerqueira, R., 2000. A geometric morphometric analysis of cranial and mandibular shape variation of didelphid marsupials. *Hystrix* 10 (2), 115–130.
- Astúa, D., 2010. Cranial sexual dimorphism in New World marsupials and a test of Rensch's rule in Didelphidae. *J. Mammal.* 91 (4), 1011–1024.
- Astúa, D., 2015. Morphometrics of the largest new world marsupials, opossums of the genus *Didelphis* (Didelphimorphia, didelphidae). *Oecologia Australis* 19 (1), 117–142.
- Berro, A., 1929. Catálogo de cuatro pequeñas colecciones paleontológicas del Uruguay (Formación Pampeana). pp. 12 1ra. edición, Marzoa & Cia, Mercedes, Uruguay.
- Cantor, M., Ferreira, L., Silva, W., Setz, E., 2010. Potential dispersão de sementes por *Didelphis albiventris* (Marsupialia, Didelphidae) em ambiente altamente perturbado. *Biota Neotropica* 10 (2), 45–51.
- Cerqueira, R., 1980. A Study of Neotropical Didelphis (Mammalia, Polyprotodontia, Didelphidae). Ph.D. thesis. University of London, London (UK), pp. 414.
- Cerqueira, R., Lemos, B., 2000. Morphometric differentiation between neotropical black-eared opossums, *Didelphis marsupialis* and *D. aurita* (Didelphimorphia, didelphidae). *Mammalia* 64 (3), 319–327.
- Cerqueira, R., Tribe, C.J., 2007. Genus *Didelphis* Linnaeus, 1758. In: Gardner, A.L. (Ed.), *Mammals of South America Vol 1 Marsupials, Xenarthrans, Shrews, and Bats*. Chicago University Press, Chicago, pp. 17–25.
- Chemisquy, M., Martin, G., 2016. Dental Anomalies in *Didelphis Albiventris* (Mammalia, Marsupialia, Didelphidae) from Argentina, Brazil and Uruguay. *Iheringia Série Zoológica*. <https://doi.org/10.1590/1678-4766e2016023>. published online.
- Cione, A.L., Tonni, E.P., 2005. Bioestratigrafía basada en mamíferos del Cenozoico superior de la región Pampeana. In: De Barrio, R., Etcheverry, R.O., Caballé, M., Lambías, E. (Eds.), *Geología y Recursos Minerales de la Provincia de Buenos Aires. Relatorio del XVI Congreso Geológico Argentino*. Asociación Geológica Argentina, Argentina, pp. 183–200.
- Cohen, K.M., Finney, S.C., Gibbard, P.L., Fan, J.X., 2013. The ICS international chronostratigraphic chart. *Episodes* 36, 199–204.
- 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. *J. Mammal.* 87 (4), 663–667.
- de Muizon, C., Argot, C., 2003. Comparative anatomy of the Tiupampa didelphimorphs: an approach to locomotory habits of early marsupials. In: Jones, M., Dickman, C., Archer, M. (Eds.), *Predators with Pouches: the Biology of Carnivorous Marsupials*. CSIRO Publishing, Canberra, Australia, pp. 43–62.
- Dias, C., Perini, F., 2018. Biogeography and Early Emergence of the Genus *Didelphis* (Didelphimorphia, Mammalia). *Zoologica Scripta*. <https://doi.org/10.1111/zsc.12306>. published online.
- Desmarest, A.G., 1804. Tableau méthodique des mammifères. *Nouveau dictionnaire d'histoire naturelle* 24, 5–38.
- Dias, C., Garbino, G., Perini, F., 2018. On the identity of *Didelphis marsupialis* Linnaeus 1758. *Mammalia* 82 (6), 626–631.
- Ferrusquia-Villafranca, I., Arroyo-Cabrales, J., Martínez-Hernández, E., Gama-Castro, J., Ruiz-González, J., Polaco, O., Johnson, E., 2010. Pleistocene mammals of Mexico: a critical review of regional chronofaunas, climate change response and biogeographic provinciality. *Quat. Int.* 217, 53–104.
- 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.
- Flores, D.A., 2003. Estudio taxonómico y zoogeográfico de los marsupiales de Argentina. Ph.D. thesis. Universidad Nacional de Tucumán, Tucumán, Argentina, pp. 325.
- Flores, D.A., 2009. Phylogenetic analyses of postcranial skeletal morphology in didelphid Marsupials. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 320, 1–81.
- Flores, D.A., Díaz, M.M., 2009. Postcranial skeleton of *Glironia venusta* (Didelphimorphia, Didelphidae, Caluromyinae): description and functional morphology. *Zoosystematics Evol.* 85, 311–339.
- Flores, D.A., Díaz, M.M., Barquez, R.M., 2007. Systematics and distribution of marsupials in Argentina: a review. In: Kelt, D.A., Lessa, E.P., Salazar-Bravo, J.A., Patton, J.L. (Eds.), *The Quintessential Naturalist: Honoring the Life and Legacy of Oliver Pearson*, vol. 134. University of California Publications in Zoology, pp. 579–670.
- Gardner, A.L., 2007. Marsupials, Xenarthrans, Shrews and Bats. *Mammals of South America*, vol. 1. The University of Chicago Press, Chicago and London, pp. 699.
- Gill, T., 1872. Arrangement of the families of mammals with analytical tables. *Smithson. Misc. Collect.* 11, 1–98.
- Goin, F.J., 1991. Los Didelphoidea (Mammalia, Marsupialia) del Cenozoico tardío de la Región Pampeana. Ph.D. thesis. Facultad de Ciencias Naturales y Museo de La Plata, Universidad Nacional de La Plata, La Plata, Argentina, pp. 410.
- 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. *Estud. Geol.* 52, 327–359.
- Goin, F.J., 1999. Quaternary marsupials from southern South America. In: In: Tonni, E.P., Cione, A.L. (Eds.), *Quaternary Vertebrate Paleontology in South America. Quaternary in South America and Antarctic Peninsula*, vol. 9. pp. 137–147.
- Goin, F., 2003. Early marsupial radiations in South America. In: Jones, M., Dickman, C., Archer, M. (Eds.), *Predators with Pouches: the Biology of Carnivorous Marsupials*. CSIRO Publishing, Canberra, Australia, pp. 30–42.
- Goin, F.J., Abello, M.A., Bellosi, E., Kay, R.F., Madden, R., Carlini, A.A., 2007. Los Metatheria sudamericanos de comienzos del Neógeno (Mioceno temprano, Edad-mamífero Colhuehuapense). Parte 1: introducción, Didelphimorphia y Sparassodonta. *Ameghiniana* 44 (1), 29–71.
- Goin, F., Zimicz, N., De los Reyes, M., Siobelson, L., 2009. A new large didelphid of the genus *Thylacynops* (mammalia: Didelphimorphia: didelphidae), from the late tertiary of the pampean region (Argentina). *Zootaxa* 2005, 35–46.
- 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, pp. 246.
- Gordon, C.L., 2003. A first look at estimating body size in dentally conservative marsupials. *J. Mamm. Evol.* 10, 1–21.
- Gray, J.E., 1821. On the natural arrangement of vertebrate animals. *Lond. Med. Repos. Mon. J. Rev.* 15, 296–310.
- Hadler, P., Goin, F., Ferigolo, J., Ribeiro, A.M., 2009. Environmental change and marsupial assemblages in Holocene successions of Southern Brazil. *Mamm. Biol.* 74, 87–99.
- Hammer, O., Harper, D., Ryan, P.D., 2001. PAST: paleontological Statistics software package for education and data analysis. *Palaeontol. Electron.* 4 (1), 9.
- ICC. International Chronostratigraphic Chart, International Commission on Stratigraphy. Available at: <http://www.stratigraphy.org/index.php/ics-chart-timescale> latest version (v2018/08).
- Lemos, B., Cerqueira, R., 2002. Morphological differentiation in the white-eared opossum group (Didelphidae: Didelphis). *J. Mammal.* 83 (2), 354–369.
- Linnaeus, C., 1758. *Systema Naturae per regna tri naturae secundum clasiss, ordines, genera, species cum characteribus, differentiis synonymis loci*. (Décima edición). Laurentii Salvii. Stocolmo 824.
- Lund, P.W., 1840. Fortsaettelse af Patteddyrene - K. Danske Vidensk. Selskab. *Naturv. Math. Afhandl.* 3, 1–56.
- Macrini, T., 2004. *Monodelphis domestica*. *Mamm. Species* 760, 8.
- Marshall, L.G., 1978. *Lutreolina crassicaudata*. *Mamm. Species* 91, 4.
- Martínez, S., Ubilla, M., 2004. El Cuaternario en Uruguay. In: Veroslavsky, G., Ubilla, M., Martínez, S. (Eds.), *Cuencas Sedimentarias de Uruguay. Geología, Paleontología y recursos naturales. Cenozoico*. Ediciones D.I.R.A.C. Universidad de la República-Facultad de Ciencias, Montevideo, pp. 195–228.
- McManus, J., 1974. *Didelphis virginiana*. *Mamm. Species* 40, 6.
- Medellín, R., 1991. Ecomorfología del cráneo de cinco didélfidos: tendencias, divergencias e implicaciones, vol. 62. *Anales del Instituto de Biología- Universidad Nacional Autónoma de México*, pp. 269–286 2.
- Mondolfi, E., Pérez-Hernández, R., 1984. Una nueva subespecie de zarigüeya del grupo *D. albiventris* (Mammalia-Marsupialia). *Acta Cient. Venez.* 35, 407–413.
- Mones, A., Rinderknecht, A., 2004. Primer registro de *Thylacosmilidae* en el Uruguay (Mammalia: marsupialia: Sparassodonta). *Comunicaciones Paleontológicas del Museo Nacional de Historia Natural y Antropología* 34 (2), 193–200.
- Olfers, I.F.J., 1818. Bemerkungen zu Illiger's Ueberblick der Säugthiere nach ihrer Vertheilung über die Welttheile, rücksichtlich der Südamerikanischen Arten (Species). p192-237 in *Journal von Brasilien, oder vermischte Nachrichten aus Brasilien, auf wissenschaftlichen Reisen gesammelt*. In: von Eschwege, (W L (Ed.)), *Verlage des Gr. Landes-Industries-Comptoirs*, Weimar, Germany.
- 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, pp. 146.
- Prevosti, F., Ubilla, M., Perea, D., 2009. Large extinct canids from the Pleistocene of Uruguay: systematic, biogeographic and paleoecological remarks. *Hist. Biol.* 21 (1), 79–89.
- Rebin, J.A.G., 1901. The application of *Didelphis marsupialis* Linnaeus. *Am. Nat.* 35, 147–149.
- 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 Orocal locality, Monagas state, Venezuela. In: In: Albright, L.B. (Ed.), *Papers on Geology, Vertebrate Paleontology, and Biostratigraphy in Honor of Michael O. Woodburne*. Museum of Northern Arizona, vol. 65. Flagstaff, Arizona, pp. 593–620.
- Rocha, N., Rumiz, D., 2010. *Didelphidae*. In: Wallace, R. (Ed.), *Distribución, ecología y conservación de los mamíferos medianos y grandes de Bolivia*. Centro de Ecología y Difusión, Fundación Simón I. Patiño. Santa Cruz de la Sierra, Bolivia, pp. 131–172.
- Salvador, C., Graipel, M., Simões-Lopes, P., 2009. Body size of commom opossum *Didelphis aurita* Wied-Neuwied 1826 (Didelphimorphia: didelphidae) on southern Brazilian islands. *Braz. J. Biol.* 69 (2), 311–317.
- Sánchez-Villagra, M.R., Smith, K.K., 1997. Diversity and evolution of the marsupial mandibular angular process. *J. Mamm. Evol.* 4, 119–144.
- Schimming, B., Reiter, L., Sandoval, L., Filadelfo, A., Inamassu, L., Mamprim, M., 2016. Anatomical and radiographic study of the white-eared opossum (*Didelphis albiventris*) skull. *Pesqui. Vet. Bras.* 36 (11), 1132–1138.
- Siciliano Martina, L., 2013. "Didelphis Albiventris" (On-Line), *Animal Diversity Web*. https://animaldiversity.org/accounts/Didelphis_albiventris/, Accessed date: 22 March 2019.
- Simpson, G.G., 1972. *Didelphidae* from the chapadmalal formation in the museo municipal de ciencias naturales de mar del plata. *Publ. Mus. Cs. Nat. Trad. Mar. del. Plata.* 2, 1–40.
- Szalay, F., 1994. *Evolutionary History of the Marsupials and an Analysis of Osteological Characters*. Cambridge University Press, New York, US, pp. 493.
- Tarquini, S., Chemisquy, A., Prevosti, F., 2018. Evolution of the carnassial in living mammalian carnivores (carnivora, Didelphimorphia, dasyuromorphia): diet, phylogeny, and allometry. *J. Mamm. Evol.* <https://doi.org/10.1007/s10914-018-9448-7>. published online.
- Thomas, O., 1888. Catalogue of the Marsupialia and Monotremata in the Collection of the British Museum of Natural History. Trustees of the British Museum, London, pp. 401.
- Thomas, O., 1901. The generic names *Myrmecophaga* and *Didelphis*. *The American Naturalist* 35, 143–145.
- Ubilla, M., Martínez, S., 2016. *Geology and Paleontology of the Quaternary of Uruguay*. SpringerBriefs in Earth System Sciences, Switzerland, pp. 82.
- Ubilla, M., Perea, D., Lorenzo, N., Gutiérrez, M., Rinderknecht, A., 2011. Fauna cuaternaria continental. In: Perea, D. (Ed.), *Fósiles de Uruguay*. Edición D.I.R. .A.C- Facultad de Ciencias, Montevideo, Uruguay, pp. 283–314.
- Ubilla, M., Corona, A., Rinderknecht, A., Perea, D., Verde, M., 2016. Marine isotope Stage 3 (MIS 3) and continental beds of northern Uruguay (Sopas Formation): paleontology, chronology and climate. In: Gasparini, G., Rabassa, J., Deschamps, C., Tonni, E. (Eds.), *Marine Isotope Stage 3 in Southern South America, 60 Ka B.P.-30 Ka B.P.* Springer International Publishing, Basel, pp. 183–205.
- Ubilla, M., Piñeiro, G., Quintana, C.A., 1999. New extinct species of the genus *Microcavia* (Rodentia, Caviidae) from the Upper Pleistocene of the northern basin of Uruguay (South America) with paleobiogeographic and paleoenvironmental comments. *Stud. Neotrop. Fauna. Environ.* 34, 141–149.
- Ventura, J., Salazar, M., Pérez-Hernández, R., López-Fuster, M.J., 2002. Morphometrics of the genus *Didelphis* (Didelphimorphia: didelphidae) in Venezuela. *J. Mammal.* 83 (4), 1087–1096.
- Vezzosi, R., Brunetto, E., Flores, D., 2017. An intertropical opossum (mammalia, marsupialia, didelphidae) from the late middle-late Pleistocene of austral South America. *Hist. Biol.* <https://doi.org/10.1080/08912963.2017.1354181>. published online.
- Villa Nova, P., Avilla, L., Oliveira, E., 2015. *Didelphidae* marsupials (mammalia, Didelphimorphia) from the late Pleistocene deposit of the gruta dos moura cave, northern Brazil. *An Acad. Bras. Ciências* 87 (1), 193–208.
- von den Driesch, A., 1976. *A Guide to the Measurement of Animal Bones from Archaeological Sites*. Harvard University Press, Cambridge, MA, pp. 136.
- Voss, R.S., Jansa, S.A., 2009. Phylogenetic relationships and classification of didelphid marsupials, an extant radiation of New World metatherian mammals. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 322, 1–177.
- Voss, R.S., Gardner, A.L., Jansa, S.A., 2004. On the relationships of "Marmosa" formosa Shamel, 1930 (Marsupialia: didelphidae), a phylogenetic puzzle from the Chaco of northern Argentina. *Am. Mus. Novit.* 3442, 1–18.
- Wagner, J.A., 1847. Beiträge zue Kenntniss der Säugthiere Amerika's -. *Abhandl. Math.-Physik. König. Bayer. Akad. Wiss. München* 5, 121–208.
- Wied-Neuwied, M. P., 1826. Beiträge zur Naturgeschichte von Brasilien. Verzeichniss der Amphibien, Säugthiere und Vögel, welche auf einer Reise zwischen dem 13ten und dem 23sten Grade südlicher Breite mit östlichen Brasilien beobachtet wurden. II. Abtheilung. Mammalia. Säugthiere. Weimar: Gr.H.S. priv. Landes – Industrie – Comptoirs. 2:1–622, 5 pls.
- Winge, H., 1887. *Jordfundneognulevende Gnavere (Rodentia) fra Lagoa Santa, Minas Geraes, Brasilien*. E Museo Lundii 1(3). Kjøbenhavn: H. Hagerup. 200 pp.



An extremely large saber-tooth cat skull from Uruguay (late Pleistocene–early Holocene, Dolores Formation): body size and paleobiological implications

Aldo Manzuetti, Daniel Perea, Washington Jones, Martín Ubilla & Andrés Rinderknecht

To cite this article: Aldo Manzuetti, Daniel Perea, Washington Jones, Martín Ubilla & Andrés Rinderknecht (2020) An extremely large saber-tooth cat skull from Uruguay (late Pleistocene–early Holocene, Dolores Formation): body size and paleobiological implications, *Alcheringa: An Australasian Journal of Palaeontology*, 44:2, 332–339, DOI: [10.1080/03115518.2019.1701080](https://doi.org/10.1080/03115518.2019.1701080)

To link to this article: <https://doi.org/10.1080/03115518.2019.1701080>

 View supplementary material 

 Published online: 02 Mar 2020.

 Submit your article to this journal 

 Article views: 261

 View related articles 

 View Crossmark data 



An extremely large saber-tooth cat skull from Uruguay (late Pleistocene–early Holocene, Dolores Formation): body size and paleobiological implications

Aldo Manzuetti, Daniel Perea, Washington Jones, Martín Ubilla, and Andrés Rinderknecht

ABSTRACT

Among the three recognized species of *Smilodon*, *S. populator* is the largest in size and has the widest distribution across South America. The present contribution describes an almost complete skull assigned to the aforementioned felid. The material was recovered from sediments of the Dolores Formation (Lujanian Stage/Age) from the southern part of Uruguay. This specimen is remarkable for its unusual craniodental measurements, indicating that it is one of the largest known specimens of the genus. Estimates of body mass indicate that this individual weighed over 400 kg. In addition, maximum prey size estimation greatly surpasses 1 t and approach nearly 3 t. Based on this, aspects of the paleobiology and paleoecology of *S. populator* are discussed. Undoubtedly, this kind of carnivorous mammal was at the top of the food chain, with clear adaptations for feeding upon the largest available herbivores, which potentially includes several megafaunal mammal species found in South America during the late Pleistocene.

ARTICLE HISTORY

Received 7 August 2019
Revised 24 October 2019
Accepted 2 December 2019

KEYWORDS

Dolores Formation;
paleobiology; Quaternary;
Smilodon populator;
Uruguay

Aldo Manzuetti [aldomanzuetti@adinet.com.uy], Facultad de Ciencias (UdelaR), Iguá 4225, CP 11400, Montevideo, Uruguay; Daniel Perea [perea@fcien.edu.uy], Facultad de Ciencias (UdelaR), Iguá 4225, CP 11400, Montevideo, Uruguay; Washington Jones [wawijo@yahoo.com.ar], Museo Nacional de Historia Natural, 25 de Mayo 582, CP 11000, Montevideo, Uruguay; Martín Ubilla [ubilla@fcien.edu.uy], Facultad de Ciencias (UdelaR), Iguá 4225, CP 11400, Montevideo, Uruguay; Andrés Rinderknecht [apaleorinder@yahoo.com], Museo Nacional de Historia Natural, 25 de Mayo 582, CP 11000, Montevideo, Uruguay.

HYPERTROPHIED upper canines in carnivorous mammals evolved independently through time, both in placental mammals (Eutheria) and marsupials (Metatheria) (see Emerson & Radinsky 1980, Van Valkenburgh & Jenkins 2002, van den Hoek Ostende *et al.* 2006). Among the Machairodontinae (Carnivora, Felidae), those of the genus *Smilodon* Lund, 1842 stand out. This genus originated in North America in the late Pliocene and its record extended to the Pleistocene–Holocene boundary. By the time of their extinction, *Smilodon* inhabited vast areas of North and South America (Cordeiro de Castro & Cardoso-Langer 2008, Prevosti & Forasiepi 2018).

Currently, three species are recognized in this genus: *S. gracilis* Cope, 1880, *S. fatalis* Leidy, 1868 and *S. populator* Lund, 1842 (Kurtén & Werdelin 1990, Turner & Antón 1997, Antón 2013, Werdelin *et al.* 2018).

The first species, *S. gracilis*, was restricted mainly to the late Pliocene–middle Pleistocene of North America (Berta 1985, 1987, 1995, Kurtén & Werdelin 1990), but has also been recorded in early–middle Pleistocene sediments in northern South America (Venezuela) (Rincón *et al.* 2011). *Smilodon fatalis*, is typically known from the mid–late Pleistocene of North America, but has also been found in late Pleistocene sediments in northwestern South America (Coralito in Ecuador and Talara in Peru) (Kurtén & Werdelin 1990); recently it was recovered from the southeast part of the South American continent (late Pleistocene of

Uruguay, Sopas Formation) (Manzuetti *et al.* 2018a). Finally, *Smilodon populator*, endemic to South America, is most frequently found from Ensenadan to Lujanian deposits (early Pleistocene to early Holocene), particularly toward the center and eastern parts of the continent (Brazil, Bolivia, Paraguay, Venezuela, Argentina, Uruguay, southern Chile and eastern Peru) (Berta 1985, Kurtén & Werdelin 1990, Rincón 2006, Soibelzon & Prevosti 2007, 2013, Shockey *et al.* 2009, Prieto *et al.* 2010).

This study describes a near-complete skull that belonged to the saber-toothed cat *Smilodon populator*. The material was found in sediments of the Dolores Formation (Lujanian Stage/Age) from southern Uruguay (Limetas Creek, Department of Colonia) (Fig. 1). Given the unique size and proportions of this new skull, which indicate that it is one of the largest known specimens of the genus, implications for its paleobiology and paleoecology will be discussed.

Geological setting

The Dolores Formation, mainly located in western and southern Uruguay (Ubilla *et al.* 2011, Ubilla & Martínez 2016), is comprised of silty claystones and siltstones, clay deposits, sandstones, and gravel (mudstone). It is generally brownish in color, with gray-green local shades, and a maximum of 10 m thickness. It was deposited in semi-arid and cold climatic conditions (Martínez & Ubilla 2004, Corona *et al.* 2013). Several absolute dates based on radiocarbon and OSL/TL methods were obtained for the Dolores Formation, with ages ranging from 30,100–27,000 to 11,150–10,480 years before present (BP) (Ubilla *et al.* 2011

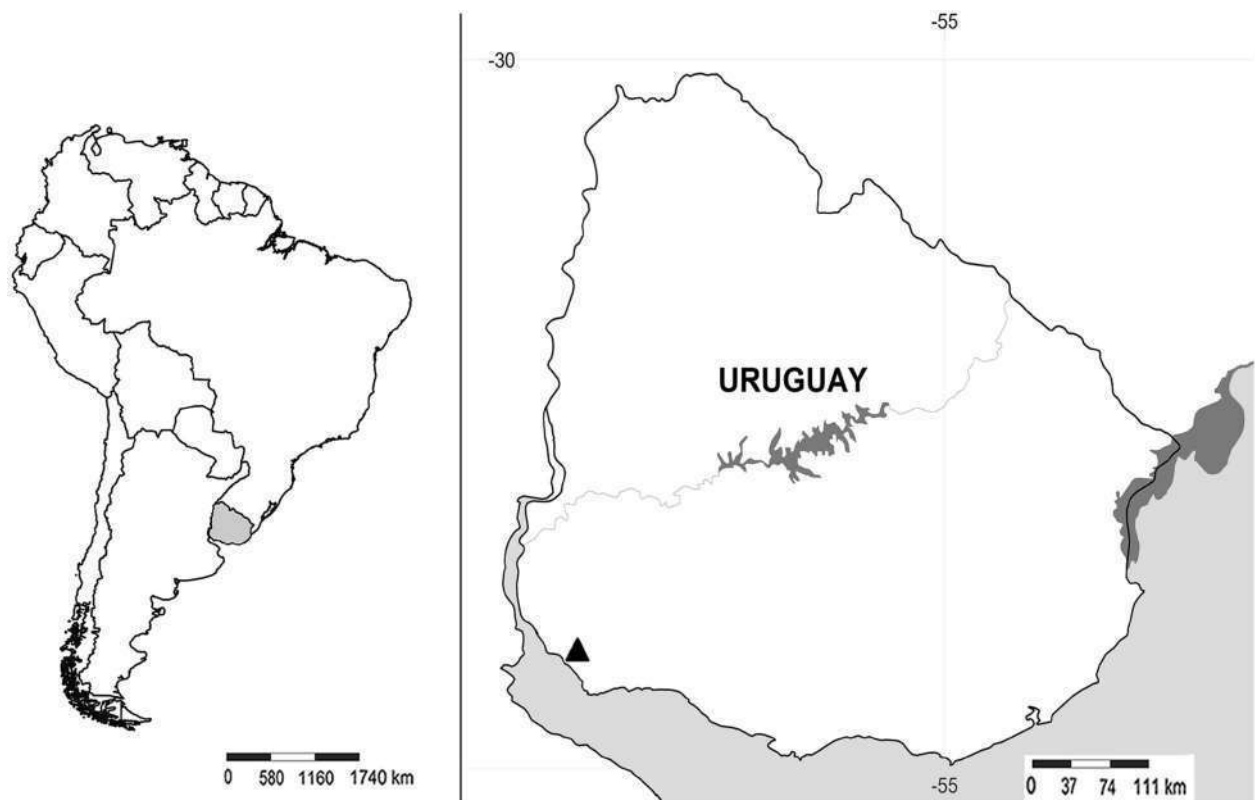


Figure 1. Map of Uruguay showing the approximate geographic location where the *Smilodon populator* skull (MNHN-P 957) was found (black triangle): Limetas Creek (Department of Colonia), Dolores Formation.

and references therein, Ubilla *et al.* 2018). Based on the mammalian assemblage, this unit is correlated with the Lujanian Stage/Age (late Pleistocene–early Holocene) (Ubilla *et al.* 2011 and references therein). This unit yields several taxa of the order Carnivora, and among the largest carnivores registered were *Arctotherium tarijense* Ameghino, 1902, *Panthera onca* (Linnaeus, 1758) and *S. populator* (Ubilla *et al.* 2011, Ubilla & Martínez, 2016, see also Manzuetti *et al.* 2018b). The area studied (Limetas Creek) is remarkable for the diverse mammalian taxa found there such as *Toxodon platensis* Owen, 1837, *Glossotherium* Owen, 1839, *Hemiauchenia* Gervais & Ameghino, 1880, *Lestodon armatus* Gervais, 1855, *Ctenomys praderii* Mones & Castiglioni, 1979, *Catagonus* Ameghino, 1904, *Glyptodon* Owen, 1839, *Hippidion* Roth, 1899, and the frog *Ceratophrys* Wied-Neuwied, 1824 (see Mones & Francis 1973 and references therein, Rinderknecht 1998). However, Limetas Creek lacks any record of carnivorous mammals except for the material here described.

Material and methods

Institutional abbreviations

MNHN-P, Museo Nacional de Historia Natural, Departamento de Paleontología, Montevideo, Uruguay; FC-DPV, Facultad de Ciencias-Colección Paleontológica (Vertebrados Fósiles), Montevideo, Uruguay; CBM, colección particular Brum-Martínez, Montevideo, Uruguay.

For comparative analysis, skeletal material of *Smilodon populator* housed in the FC-DPV and the MNHN-P and

material of *S. fatalis* stored in the CBM were used. Published literature on *S. gracilis*, *Smilodon fatalis* and *S. populator* from Merriam & Stock (1932), Méndez-Alzola (1941), Churcher (1967), Berta (1985, 1987, 1995), Kurtén & Werdelin (1990), Rincón *et al.* (2011) and Manzuetti *et al.* (2018a) were also used. Dental nomenclature follows Berta (1987).

Body mass estimates were made based on allometric equations formulated for extant felids (Van Valkenburgh 1990) using measurements of the skull, limited only by preservation of the material. Body mass estimates of the typical prey species available to *S. populator* and maximum prey size were calculated using equations formulated for extant felids by Prevosti & Vizcaíno (2006), and Prevosti & Martin (2013) (Appendix 1). To infer maximum prey size, the average body mass estimate of the carnivore was used. For all of the equations, the mean absolute value of percent prediction error (%PE) and the coefficient of correlation (r) were used as comparative indicators of the accuracy of the prediction of the study variables.

Bivariate graphs were used to highlight quantitative differences among taxa, using the statistical program PAST Version 2.09 (Hammer *et al.* 2001). The data for *Smilodon gracilis*, *S. fatalis* and *S. populator* came from the literature (Merriam & Stock, 1932, Méndez-Alzola 1941, Churcher 1967, Berta 1987, 1995, Kurtén & Werdelin 1990, Prieto *et al.* 2010, Rincón *et al.* 2011, Manzuetti *et al.* 2018a) (Appendix 2).

All measurements on skull MNHN-P 957 were taken by one of us (A.M.) following Méndez-Alzola (1941), Churcher (1967) and von den Driesch (1976). Measurements were

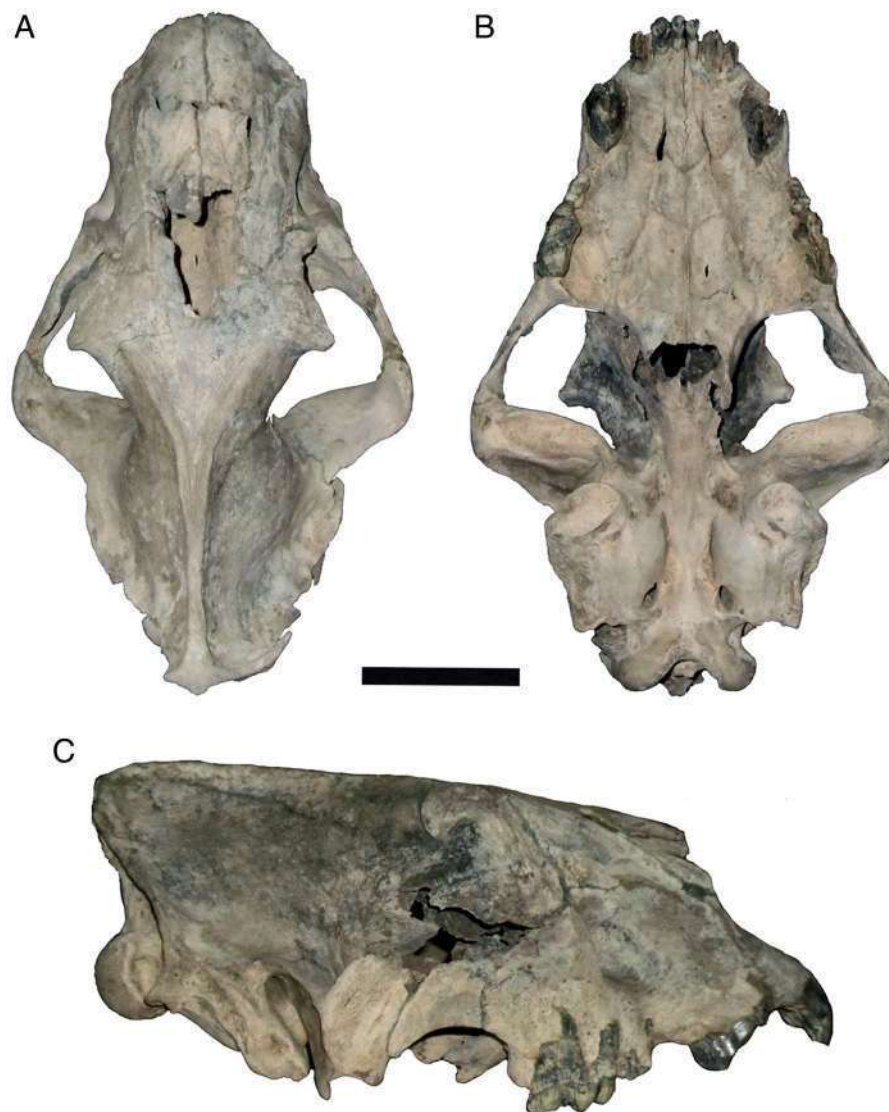


Figure 2. *Smilodon populator* skull MNHN-P 957. A, dorsal view; B, ventral view; C, lateral view. Scale bar 10 cm.

acquired using manual calipers accurate to 0.1 mm and expressed in millimeters (Appendix 3).

Skull measurements: TL, total length; CBL, condylobasal length; OOL, orbito-occipital length; ZW, zygomatic width; RW, rostral width; IOW, interorbital width; PCW, width at the post-orbital constriction; GBM, greatest mastoid breadth; GBC, greatest breadth at the occipital condyles; FMB, greatest breadth of the foramen magnum; FMH, height of the foramen magnum.

Dental measurements (right side): TRL I1-PM4, tooth row length I1-PM4; Diast, diastema canine-PM3; CAP, antero-posterior diameter of the canine; CML, transverse diameter of the canine; PM3AP, anteroposterior diameter of the PM3; PM3ML, transverse diameter of the PM3; PM4AP, anteroposterior diameter of the PM4; PM4ML, transverse diameter of the PM4.

Systematic paleontology

ORDER CARNIVORA Bowdich, 1821

FAMILY FELIDAE Fischer von Waldheim, 1817

SUBFAMILY MACHAIRODONTINAE Gill, 1872

TRIBE SMILODONTINI Kretzoi, 1929

Smilodon Lund, 1842

Smilodon populator Lund, 1842

Referred material. MNHN-P 957, almost complete skull (Fig. 2).

Geographic and stratigraphic location. Limetas Creek (Department of Colonia, Uruguay), Dolores Formation, late Pleistocene–early Holocene.

Comparative description. Dorsal view: elongated and rather narrow skull, according to the disposition of the zygomatic arches. There is an opening in the frontonasal region of the skull. Lateral view: the nasals are high and the large lambdoid crest forms a marked angle where it meets the mastoid process as evidenced in *Smilodon populator* and differing from *S. fatalis* (Kurtén & Werdelin 1990). Ventral view: enlarged

Table 1. Body mass estimation (in kg) for the *Smilodon populator* skull MNHN-P 957.

Measure	CBL	OOL
Body mass estimation ^a	436.1	379.1
%PE	38	37
r	0.92	0.92

^aMean body mass 407.6. Body mass equations from Van Valkenburgh (1990). Abbreviations: CBL, condylobasal length; OOL, orbito-occipital length.

mastoid process; anteroposteriorly elongated and transversely compressed auditory bullae.

The tooth rows are very well preserved but lacking M1; canines are cracked and broken. The incisors are slightly recurved posteriorly, the PM3 is tricuspidate and slightly oblique with respect to the corresponding PM4. The PM4 is secodont and has the typical configuration of the genus (Berta 1987), the secondary ectoparastyle is anterior to the parastyle, and the protocone is reduced. Judging from the degree of wear of the teeth, specially PM4, and the level of fusion of the cranial sutures, the specimen MNHN-P 957 is from an adult individual.

Remarks. The body mass estimations, using equations for extant felids based on measurements of the skull, provide an average value above 400 kg (Table 1). Based on that average body mass, the typical prey size must have greatly exceeded 1 t, and the maximum prey size was around 3 t (Table 2). Bivariate analysis based on measurements of the skull and dentition (Figs 3 and 4) shows significant differences between *Smilodon gracilis* and *S. fatalis*, and in some ways with *S. populator* too. In terms of absolute size, the specimen MNHN-P 957 is larger than *S. gracilis* (Berta 1987, 1995), *S. fatalis* (Merriam & Stock 1932, Kurtén & Werdelin 1990) and even the sample of specimens of *S. populator* used here (Figs 3 and 4A) (Méndez-Alzola 1941, Churcher 1967, Kurtén & Werdelin 1990). The only exception is the biplot of the PM4, which falls within the size variability of the largest *S. fatalis* and *S. populator* (Fig. 4B).

Measurements (in mm). Skull measurements: TL, 392; CBL, 379; OOL, 242; ZW, 240; RW, 119; IOW, 112; PCW, 100; GBM, 152; GBC, 83; FMB, 35; FMH, 32. Dental measurements (right side): TRL I-PM4, 168; Diast, 22; CAP, 52; CML, 24; PM3AP, 19; PM3ML, 12; PM4AP, 44; PM4ML, 18.

Discussion

Body mass and size

Body mass has an important relationship to several aspects of the biology of a species. Estimating this parameter is important for understanding and making inferences about the ecology of the taxa of the past (Soibelzon & Tarantini 2009, Elissamburu 2012, Ghizzoni 2014). The best body mass predictors in most mammal groups are based on measurements of the long bones, because these skeletal elements directly bear the weight of the animal (Hemmer *et al.* 2011 and references therein; see also Losey *et al.* 2017). In other cases, estimates are calculated using other parameters (skull measurements, dental measurements, among others). In any case, all estimations of body

Table 2. Body mass estimation (in kg) of the typical prey (TPM) and maximum prey (MPM) for the specimen MNHN-P 957 (range of estimation between parentheses).

Parameter	TPM ^a	MPM ^a	TPM ^b	MPM ^b
Estimation	1303.3	2768.2	1258.2	1996.3
(range)	(1477.9–1138.9)	(3020.4–2521.1)	(1396.2–1125.3)	(2135.9–1856.8)
%PE	77.73	15.2	54.55	35.02
r	0.9	0.88	0.9	0.88

^aAccording to equations of Prevosti & Vizcaíno (2006).

^bAccording to equations of Prevosti & Martin (2013).

mass made for extinct taxa should be considered with caution and taken as approximate, rather than absolute values (Prevosti & Vizcaíno 2006, Losey *et al.* 2017).

According to body size estimates based on measurements of long bones, *Smilodon gracilis* (range of 55–100 kg) was similar in mass to the extant jaguar, *Panthera onca*, (Christiansen & Harris, 2005). *Smilodon fatalis* had a mass similar to that of the largest extant felid, the Siberian tiger (*P. tigris altaica* Temminck, 1844), of 160–280 kg. Finally, *S. populator* is estimated to be the largest species of the genus. With an average body mass of approximately 220–360 kg, some unusually large individuals could exceed 400 kg.

The *Smilodon populator* skull MNHN-P 957 has a size far from average, being an extremely large representative of the species and may have weighed up to 436 kg. Van Valkenburgh (1990) noted that for carnivorous mammals over 100 kg, the equation based on the CBL metric would have a smaller %PE (~26), and thus would have a better prediction range than the equation based on the OOL metric (~28), which implies that the estimation of 436 kg may actually be most reliable.

Certainly, *Smilodon populator* was among the largest carnivorous mammals in South America during the late Pleistocene (Werdelin *et al.* 2018). These very large saber-toothed cats were surpassed in body mass only by the short-faced bear *Arctotherium* Burmeister, 1879 (Soibelzon & Tarantini 2009, Prevosti & Martin 2013, see also Soibelzon & Schubert 2011).

Potential prey size (typical and maximum prey)

The ability to prey on megamammals (body mass equal to or greater than 1 t) would be limited by the size of the carnivore and its hunting strategy. It also depends upon the size and type of prey and whether the prey species has some kind of defense mechanism that would provide protection against predation (such as body armor and sharp claws, or gregarious social behavior forming group defenses), and the age and health of the prey animals (Prevosti & Vizcaíno 2006 and references therein). It is well established that *Smilodon* was a large, powerful hunter that specialized in preying upon megaherbivores that were considerably larger and heavier (Prevosti & Forasiepi 2018 and references therein). Published values of the typical prey size for *S. populator* are 760–880 kg while maximum prey size is estimated at 1540–1870 kg (Prevosti & Vizcaíno 2006, Prevosti & Martin 2013). The new estimates reported here for both typical and maximum prey size highly exceed those values, the latter reaching near 3 t.

During the late Pleistocene, potential prey species may have included large camelids and equids, giant armadillos and small glyptodonts, and also megamammals (ground sloths), among

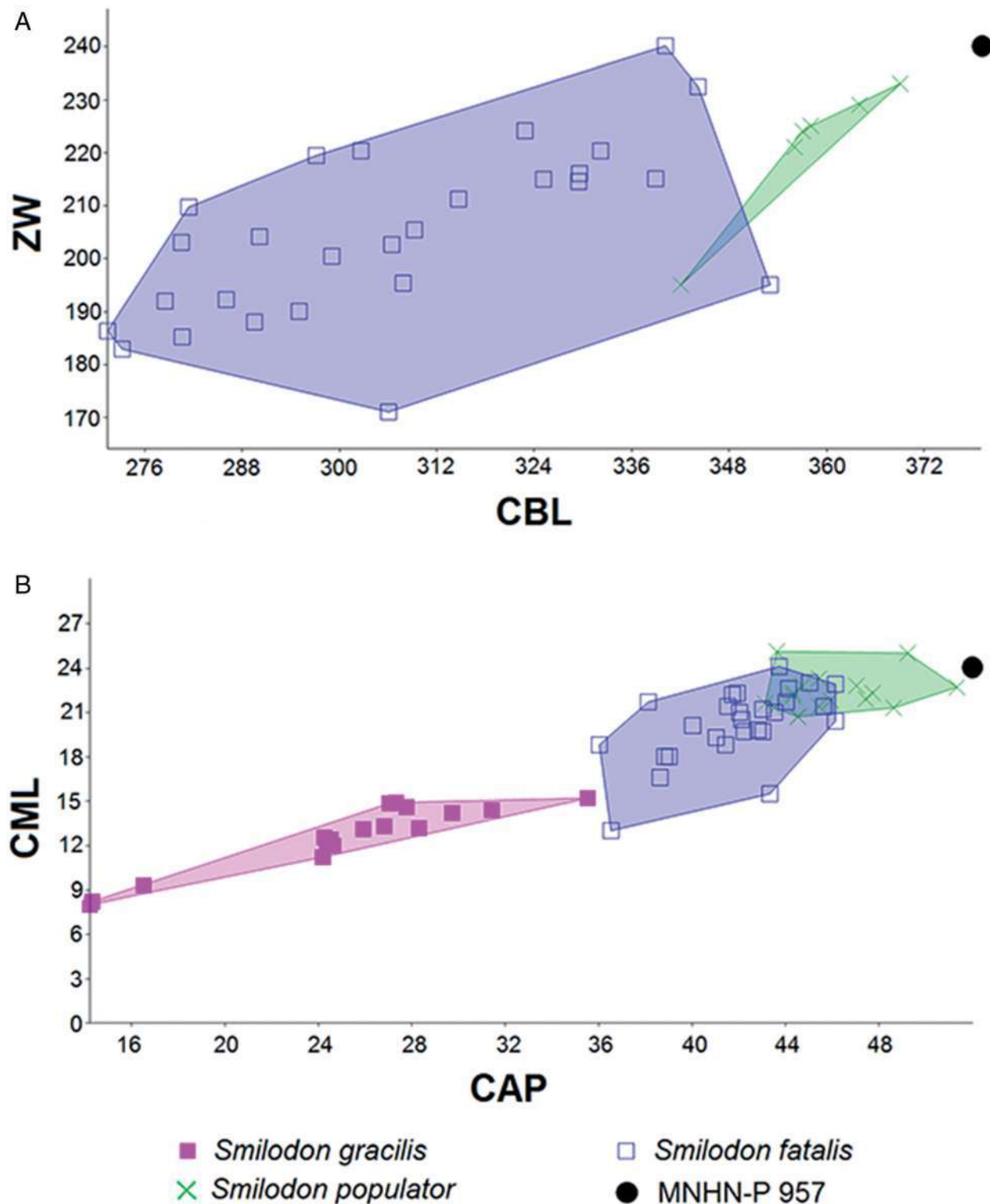


Figure 3. Bivariate graphs for the *Smilodon populator* specimen MNHN-P 957. **A**, zygomatic width (ZW) versus condylolbasal length (CBL); **B**, canine transverse diameter (CML) versus canine anteroposterior diameter (CAP). Data from different sources (see [Material and methods](#)).

others (Prevosti & Vizcaíno 2006, Prevosti & Martin 2013, Bocherens *et al.* 2016, Prevosti & Forasiepi 2018, Werdelin *et al.* 2018). Moreover, as was already pointed out by Bocherens *et al.* (2016), if *Smilodon* used social-hunting behavior, then it is possible that they were able to kill larger prey, as occurs in large extant felids (Schaller 1972, Christiansen & Harris 2005, Sunquist & Sunquist 2009, Power & Compion 2009). In this context, and keeping in mind the maximum

prey size estimation presented in this paper, it is not unreasonable that both *Megatherium* Cuvier, 1796 (body mass 6073 kg) and *Stegomastodon* Pohlig, 1912 (body mass 7580 kg) (Prevosti & Vizcaíno 2006) could be hunted by *Smilodon*, even in the adult stage (Werdelin *et al.* 2018 and references therein).

Others carnivorous mammals that potentially could have preyed upon the Lujanian South American large prey and megafauna (or at least juvenile individuals) include the felids

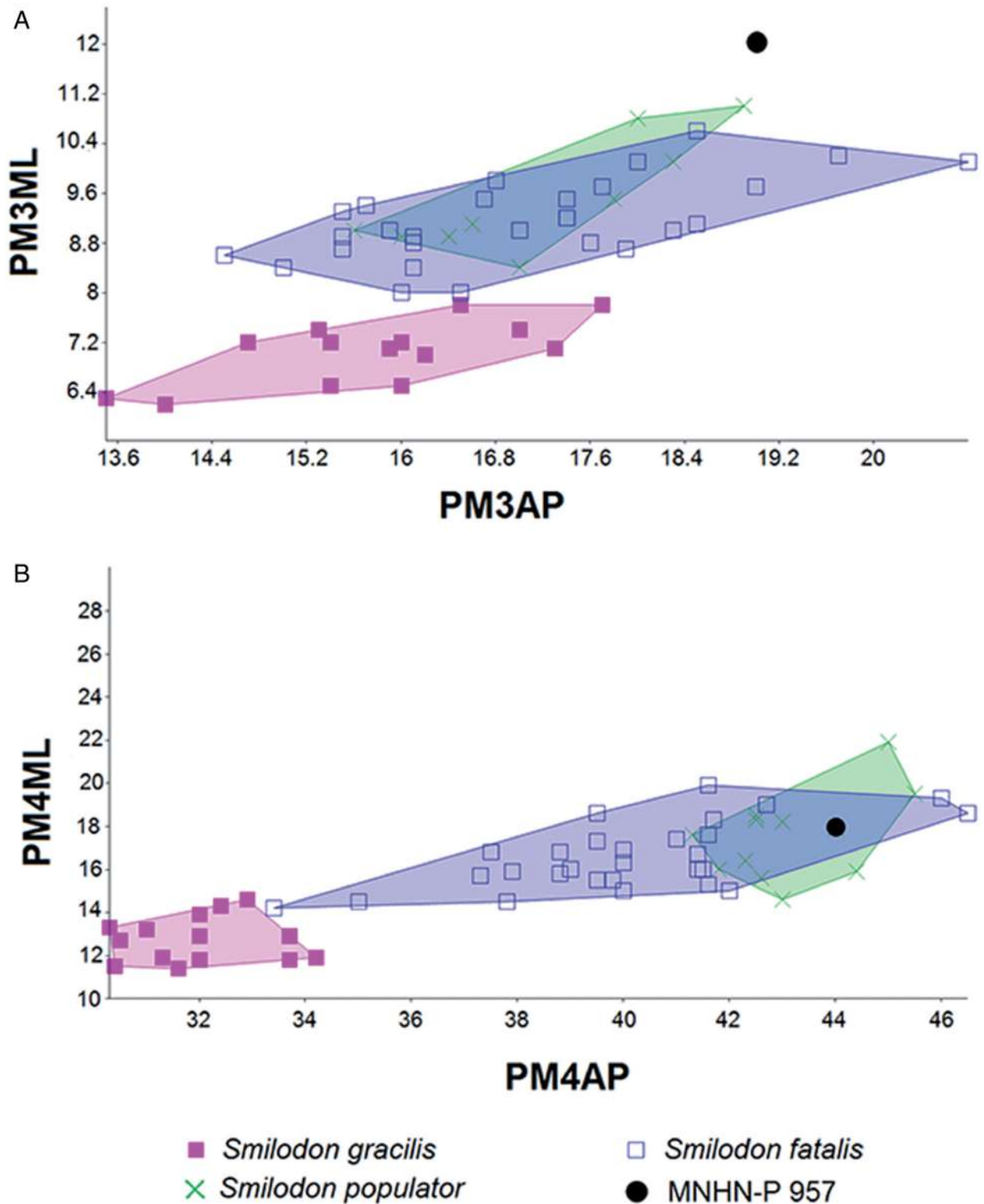


Fig. 4. Bivariate graphs for the *Smilodon populator* specimen MNHN-P 957. A, PM3 transverse diameter (PM3ML) versus PM3 anteroposterior diameter (PM3AP); B, PM4 transverse diameter (PM4ML) versus PM4 anteroposterior diameter (PM4AP). Data from different sources (see Material and methods).

Smilodon fatalis, *Panthera onca*, and *P. atrox* Leidy, 1853; some canids that were probably pack-hunters (*Canis nehringi* Ameghino, 1902, and *Protocyon troglodytes* (Lund), 1838) and the short-faced bear *Arctotherium* (see Prevosti & Vizcaíno 2006, Prevosti *et al.* 2009, Prevosti & Martin 2013, Bocherens *et al.* 2016, Chimento & Agnolin 2017, Manzuetti *et al.* 2018a). However, trophic segregation could be inferred based

on the differences in body mass between each carnivore species (Prevosti & Martin 2013). If so, it is possible that only *Smilodon* preyed consistently on the larger herbivores and megaherbivores within this fauna (Prevosti & Vizcaíno 2006, Prevosti & Martin 2013, see also Bocherens *et al.* 2016). Finally, although speculative, the presence of other individuals of *Smilodon populator* of such large size cannot be ruled out.

In this way, the opening observed in the frontonasal region of the skull resemble to those described by Chimento *et al.* (2019; see also Antón, 2013 and references therein), thus could be tentatively assigned to signs of attack by another *Smilodon* individual as a result of an intraspecific agonistic interaction. So, the impact of this large-bodied predator on the late Pleistocene fauna is not yet fully understood.

Conclusions

The skull herein described (MNHN-P 957) corresponds, both in anatomical and morphometric characteristics, to an extremely large individual of *Smilodon populator*. This skull is one of the largest specimens ever recovered and studied of this species. Its estimated body mass exceeds 400 kg and may have weighed as much as 436 kg. *Smilodon populator* preyed on herbivorous animals much larger than the predator. Prey mass calculations average above 1 t and approach a maximum of 3 t. It is clear that *S. populator* was at the top of the food chain and without doubt could have fed on the wide variety of megamammals (juvenile and adult) present during the late Pleistocene of South America. More material and additional studies are necessary to better understand the overall ecological impact of this large-bodied predator on the faunas of the past.

Acknowledgements

We thank Alejandra Rojas (FC-DPV) and family Brum-Martínez (CBM) for the fossil comparative remains of *S. populator* and *S. fatalis*, respectively, in the collection under their care. Two anonymous reviewers and the Associate Editor made suggestions that significantly improved the manuscript. Margaret Lewis, Christopher Shaw and Kevin Seymour also provided constructive criticisms and kindly helped with language issues. This paper is a contribution to ANII project POS_NAC_2018_1_151199 (A. Manzuetti).

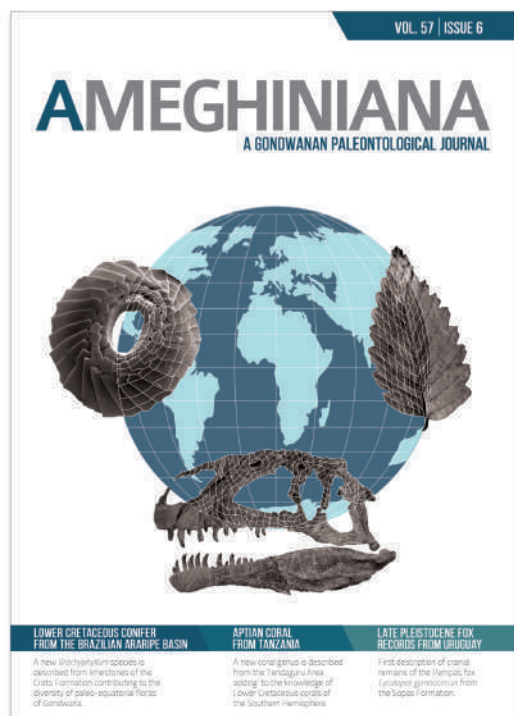
Disclosure statement

No potential conflict of interest was reported by the authors.

References

- AMEGHINO, F., 1902. Notas sobre algunos mamíferos fósiles nuevos o poco conocidos del valle de Tarija. *Anales del Museo Nacional Buenos Aires* 3, 225–261.
- AMEGHINO, F., 1904. Nuevas especies de mamíferos cretáceos y terciarios de la República Argentina. *Anales de la Sociedad Científica Argentina* 57, 162–341.
- ANTÓN, M., 2013. *Sabertooth: Life of the Past*. Indiana University Press, Indiana, 269 pp.
- BERTA, A., 1985. The status of *Smilodon* in North and South America. Natural History Museum of Los Angeles County. *Contributions in Science* 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, 1–63.
- BERTA, A., 1995. Fossil carnivores from the Leisey Shell Pits, Hillsborough County, Florida. *Bulletin of the Florida Museum of Natural History* 37, 463–499.
- 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.
- BURMEISTER, G., 1879. *Description physique de la République Argentine d'après des observations personnelles étagées 3 (animaux vertébrés, 1: Mammifères vivants et éteints)*. P.E. Coni, Buenos Aires, 555 pp.
- CHIMENTO, N.R. & AGNOLIN, F.L., 2017. The fossil American lion (*Panthera atrox*) in South America: Palaeobiogeographical implications. *Comptes Rendus Palevol* 16, 850.
- CHIMENTO, N., AGNOLIN, F., SOIBELZON, L., OCHOA, J. & BUIDE, V., 2019. Evidence of intraspecific agonistic interactions in *Smilodon populator* (Carnivora, Felidae). *Comptes Rendus Palevol* 18, 449.
- CHRISTIANSEN, P. & HARRIS, J., 2005. Body size of *Smilodon* (Mammalia: Felidae). *Journal of Morphology* 266, 369–384.
- 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, 245–262.
- COPE, E.D., 1880. On the extinct cats of America. *The American Naturalist* 14, 833–858.
- CORDEIRO DE CASTRO, M. & CARDOSO LANGER, M., 2008. New postcranial remains of *Smilodon populator* Lund, 1842 from South-Central Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia* 11, 199–206.
- 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, 1214–1225.
- CUVIER, G., 1796. Notice sur le squelette d'une très – grande espèce de quadrupède inconnue jusqu'à présent, trouvé au Paraguay, et déposé au Cabinet d'Histoire naturelle de Madrid. *Magasin Encyclopédique, ou Journal Des Sciences, Des Lettres et Des Arts* 52, 253–267.
- ELISSAMBURU, A., 2012. Estimación de la masa corporal en géneros del Orden Notoungulata. *Estudios Geológicos* 68, 91–111.
- EMERSON, S.B. & RADINSKY, L., 1980. Functional analysis of sabertooth cranial morphology. *Paleobiology* 6, 295–312.
- GERVAIS, H. & AMEGHINO, F., 1880. *Les Mammifères Fossiles de l'Amérique du Sud*. F. Savy – Igon Hnos., Paris, 225 pp.
- GERVAIS, P., 1855. Recherches sur les mammifères fossiles de l'Amérique méridionale. *Comptes Rendus de l'Académie Des Sciences* 40, 1112–1114.
- GHIZZONI, M., 2014. Estimación de la masa corporal de un ejemplar cuaternario del carpincho extinto *Neocleutherus* a través de medidas cráneo-dentales. *Revista Brasileira de Paleontologia* 17, 83–90.
- HAMMER, O., HARPER, D. & RYAN, P.D., 2001. PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica* 4, 1–9.
- 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.
- KURTÉN, B. & WERDELIN, L., 1990. Relationships between North and South American *Smilodon*. *Journal of Vertebrate Paleontology* 10, 158–169.
- LEIDY, J., 1853. Description of an extinct species of American lion: *Felis atrox*. *Transactions of the American Philosophical Society* 10, 319–321.
- LEIDY, J., 1868. Notice of some vertebrate remains from Hardin County, Texas. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia for 1868* 174–176.
- LINNAEUS, C., 1758. *Systema Naturae per regna tri naturae secundum clasiss, ordines, genera, species cum characteribus, differentiis synonymis loci*. (Décima edición). Laurentii Salvii, Stocolmo, 824 pp.
- LOSEY, R.J., MCLACHLIN, K., NOMOKONOVA, T., LATHAM, K. & HARRINGTON, L., 2017. Body mass estimates in Dogs and North American Gray Wolves using limb element dimensions. *International Journal of Osteoarchaeology* 27, 180–191.
- LUND, P., 1838. Blik paa Brasiliens Dyreverden för Sidste Jordomvaeltning. Förste Afhandling: Indledning. Det kongelige Danske Videnskabernes Selskabs naturvidenskabelige og mathematiske. *Afhandlinger* 8, 27–60.
- LUND, P.W., 1842. Blik paa Brasiliens dyreverden för sidste Jordomvaeltning. Fjerde Afhandling: fortsaettelse af pattedyrene. *Det Kongelige Danske Videnskabernes Selskabs Naturnvidenskabelige og Mathematiske Afhandlinger* 9, 137–208.

- MANZUETTI, A., PEREA, D., UBILLA, M. & RINDERKNECHT, A., 2018a. First record of *Smilodon fatalis* Leidy, 1868 (Felidae, Machairodontinae) in the extra-Andean region of South America (late Pleistocene, Sopas Formation), Uruguay: Taxonomic and paleobiogeographic implications. *Quaternary Science Reviews* 180, 57–62.
- MANZUETTI, A., PEREA, D., RINDERKNECHT, A. & UBILLA, M., 2018b. New Canid Remains from Dolores Formation, late Pleistocene-early Holocene, Uruguay. *Journal of Mammalian Evolution* 25, 391–396.
- MARTÍNEZ, S. & UBILLA, M., 2004. El Cuaternario en Uruguay. In *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, 195–228.
- 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"* 40, 135–252.
- MERRIAM, J.C. & STOCK, C., 1932. The Felidae of Rancho La Brea. *Carnegie Institution of Washington Publication* 422, 1–231.
- MONES, A. & CASTIGLIONI, L.R., 1979. Additions to the knowledge on fossil rodents of Uruguay (Mammalia: Rodentia). *Paläontologische Zeitschrift* 53, 77–87.
- MONES, A. & FRANCIS, J., 1973. Lista de los Vertebrados Fósiles del Uruguay: Mammalia. *Comunicaciones Paleontológicas del Museo de Historia Natural de Montevideo* 4, 39–98.
- OWEN, R., 1837. A description of the cranium of *Toxodon platensis*, a gigantic extinct mammiferous species, referrible by its dentition to the Rodentia, but with affinities to the Pachydermata and the herbivorous Cetacea. *Proceedings of the Geological Society of London* 2, 541–542.
- OWEN, R., 1839. Fossil Mammalia. In *The Zoology of the Voyage of the M.H.S. Beagle*. DARWIN, C.R., ed., Smith, Elder & Co., London, 41–64.
- POHLIG, H., 1912. Sur une vieille mandibule de "Tetracaulodon ohioiticum" Blum., avec défense in situ. *Bulletin de la Société Belge de Géologie* 26, 187–193.
- POWER, J. & COMPION, S., 2009. Lion predation on elephants in the Savuti, Chobe National Park, Botswana. *African Zoology* 44, 36–44.
- PREVOSTI, F. & FORASIEPI, A., 2018. *Evolution of South American Mammalian Predators during the Cenozoic: Paleobiogeographic and Paleoenvironmental Contingencies*. Springer Geology, Switzerland, 196 pp.
- PREVOSTI, F. & MARTIN, F., 2013. Paleoeology of the mammalian predator guild of Southern Patagonia during the latest Pleistocene: ecomorphology, stable isotopes, and taphonomy. *Quaternary International* 305, 74.
- PREVOSTI, F. & VIZCAÍNO, S., 2006. Paleoeology of the large carnivore guild from the late Pleistocene of Argentina. *Acta Palaeontologica Polonica* 51, 407–422.
- PREVOSTI, F., UBILLA, M. & PEREA, D., 2009. Large extinct canids from the Pleistocene of Uruguay: systematic, biogeographic and paleoecological remarks. *Historical Biology* 21, 79–89.
- PRIETO, A., LABARCA, R. & SIERPE, V., 2010. New evidence of the saber-tooth cat *Smilodon* (Carnivora: Machairodontinae) in the late Pleistocene of southern Chilean Patagonia. *Revista Chilena de Historia Natural* 83, 299–307.
- RINCÓN, A., 2006. A first record of the Pleistocene saber-toothed cat *Smilodon populator* Lund, 1842 (Carnivora: Felidae: Machairodontinae) from Venezuela. *Ameghiniana* 43, 499–501.
- 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, 468–478.
- RINDERKNECHT, A., 1998. Nuevos microvertebrados fósiles para el Pleistoceno superior del Uruguay (Amphibia, Reptilia, Aves). *Comunicaciones Paleontológicas del Museo de Historia Natural de Montevideo* 2, 133–144.
- ROTH, S., 1899. El mamífero misterioso de la Patagonia *Grypotherium domesticum*. II. Descripción de los restos encontrados en la Caverna de Última Esperanza. *Revista del Museo de La Plata* 9, 421–453.
- SCHALLER, G.B., 1972. *The Serengeti lion – A Study of Predator-Prey Relations*. *Wildlife Behavior and Ecology Series*. University of Chicago Press, Chicago, 504 pp.
- SHOCKEY, B., & 10 others, 2009. New Pleistocene Cave Faunas of the Andes of Central Perú: Radiocarbon Ages and the Survival of Low Latitude, Pleistocene DNA. *Palaeontologia Electronica* 12, 1–15.
- SOIBELZON, L. & PREVOSTI, F., 2007. Los carnívoros (Carnivora, Mammalia) terrestres del Cuaternario de América del Sur. *Monografies de la Societat D'Historia Natural de Les Balears* 14, 49–68.
- SOIBELZON, L. & PREVOSTI, F., 2013. Fossil of South American land carnivores (Carnivora, Mammalia). In *Molecular Population Genetics, Evolutionary Biology and Biological Conservation of Neotropical Carnivores*. RUIZ-GARCÍA, M. & SHOSTELL, J.M., eds, Nova Science Publishers Inc., New York, 509–527.
- SOIBELZON, L. & SCHUBERT, B., 2011. The Largest Known Bear, *Arctotherium angustidens*, from the Early Pleistocene Pampean Region of Argentina: With a Discussion of Size and Diet Trends in Bears. *Journal of Paleontology* 85, 69–75.
- 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, 243–254.
- SUNQUIST, M.E. & SUNQUIST, F.C., 2009. Felidae (Cats). In *Handbook of the Mammals of the World: vol. 1. Carnivores*. WILSON, D.E. & MITTERMEIER, R.A., eds, Lynx Ediciones, Barcelona, 54–169.
- TEMMINCK, C.J., 1844. Aperçu général et spécifique sur les Mammifères qui habitent le Japon et les Iles qui en dépendent. In *Fauna Japonica (Mammifères)*. Lugduni Batavorum, 60.
- 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. & MARTÍNEZ, S., 2016. *Geology and Paleontology of the Quaternary of Uruguay*. SpringerBriefs in Earth System Sciences, Switzerland, 77 pp.
- UBILLA, M., PEREA, D., LORENZO, N., GUTIÉRREZ, M. & RINDERKNECHT, A., 2011. Fauna Cuaternaria Continental. In *Fósiles de Uruguay*. PEREA, D., ed, Edición D.I.R.A.C- Facultad de Ciencias, Montevideo, 283–314.
- UBILLA, M., RINDERKNECHT, A., CORONA, A. & PEREA, D., 2018. 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* 25, 291–300.
- VAN DEN HOEK OSTENDE, L.W., MORLO, M. & NAGEL, D., 2006. Majestic killers: the sabre-toothed cats. *Geology Today* 22, 150–157.
- VAN VALKENBURGH, B., 1990. Skeletal and dental predictors of body mass in carnivores. In *Body Size in Mammalian Paleobiology: Estimation and Biological Implications*. DAMUTH, J. & MACFADDEN, B.J., eds, Cambridge University Press, Cambridge, 181–205.
- VAN VALKENBURGH, B. & JENKINS, I., 2002. Evolutionary patterns in the history of Permo-Triassic and Cenozoic synapsid predators. *The Paleontological Society Papers* 8, 267–288.
- VON DEN DRIESCH, A., 1976. *A Guide to the Measurement of Animal Bones from Archaeological Sites*. Harvard University Press, Cambridge, 136 pp.
- WERDELIN, L., MCDONALD, H.G. & SHAW, C.A., 2018. *Smilodon: The Iconic Sabertooth*. Johns Hopkins University Press, Baltimore, 241 pp.
- WIED-NEUWIED, M.A.P., 1824. Verzeichnis der Amphibienwelche in zweiten Bande der Naturgeschichte Brasiliens von Prinz Max von Neuwied werdenbeschreiben Werden. *Isis von Oken* 14, 661–673.



THE PAMPAS FOX *LYCALOPEX GYMNOCERCUS* (CARNIVORA, CANIDAE) IN THE LATE PLEISTOCENE OF NORTHERN URUGUAY

ALDO MANZUETTI¹
MARTÍN UBILLA¹
ANDRÉS RINDERKNECHT²
DANIEL PEREA¹

¹Facultad de Ciencias. Iguá 4225, CP 1400 Montevideo, Uruguay.

²Museo Nacional de Historia Natural. 25 de Mayo 582, CP 11000 Montevideo, Uruguay.

Submitted: May 28th, 2020 - Accepted: August 18th, 2020 - Published: December 18th, 2020

To cite this article: Manzuetti, A., Ubilla, M., Rinderknecht, A., & Perea, D. (2020). The Pampas fox *Lycalopex gymnocercus* (Carnivora, Canidae) in the late Pleistocene of Northern Uruguay. *Ameghiniana*, 57(6), 582–590.

To link to this article: [10.5710/AMGH.18.08.2020.3369](https://doi.org/10.5710/AMGH.18.08.2020.3369)

PLEASE SCROLL DOWN FOR ARTICLE

LOWER CRETACEOUS CONIFER FROM THE BRAZILIAN ARARIPE BASIN

A new *Brachyphyllum* species is described from limestones of the Crato Formation contributing to the diversity of paleo-equatorial floras of Gondwana.

APTIAN CORAL FROM TANZANIA

A new coral genus is described from the Tendaguru Area adding to the knowledge of Lower Cretaceous corals of the Southern Hemisphere.

LATE PLEISTOCENE FOX RECORDS FROM URUGUAY

First description of cranial remains of the Pampas fox *Lycalopex gymnocercus* from the Sopas Formation.

THE PAMPAS FOX *LYCALOPEX GYMNOERCUS* (CARNIVORA, CANIDAE) IN THE LATE PLEISTOCENE OF NORTHERN URUGUAY

ALDO MANZUETTI¹, MARTÍN UBILLA¹, ANDRÉS RINDERKNECHT², AND DANIEL PEREA¹

¹Facultad de Ciencias. Iguá 4225, CP 11400 Montevideo, Uruguay. aldomanzuetti@adinet.com.uy; ubilla@fcien.edu.uy; perea@fcien.edu.uy

²Museo Nacional de Historia Natural. 25 de Mayo 582, CP 11000 Montevideo, Uruguay. apaleorinder@yahoo.com

Abstract. Canids are a very diverse and widely distributed group of carnivorous mammals. These animals entered South America in the early stages of faunistic interchange and later during the Pleistocene. However, the fossil record of these organisms is quite scarce on the continent, particularly in Uruguay. In the present contribution, two skulls associated with mandibles are described. Both materials were referred to as individuals of the Pampas fox *Lycalopex gymnocercus*, which was supported by morphological and morphometric analysis. These materials were found in late Pleistocene sediments (Sopas Formation) from different localities of northern Uruguay. Some aspects of their systematic and trophic dynamics are discussed. The remains of these animals have previously been listed but never described; thus, this material is the first fossil record reliably determined for this species in Uruguay.

Key words. Canidae. *Lycalopex gymnocercus*. Late Pleistocene. Uruguay.

Resumen. EL ZORRO PAMPEANO *LYCALOPEX GYMNOERCUS* (CARNIVORA, CANIDAE) EN EL PLEISTOCENO TARDÍO DEL NORTE DE URUGUAY. Los Canidae son un grupo de mamíferos carnívoros muy diverso y ampliamente distribuido. Estos ingresan a Sudamérica en etapas tempranas del intercambio faunístico y también durante el Pleistoceno. Sin embargo, su registro fósil en el continente, y en particular en Uruguay, es bastante escaso. En la presente contribución se describen dos cráneos con ramas mandibulares asociadas. Ambos materiales analizados coinciden morfológicamente con el zorro de las pampas *Lycalopex gymnocercus*, lo que es apoyado por análisis morfométricos. Estos materiales provienen de sedimentos del Pleistoceno tardío (Formación Sopas) de diferentes localidades del norte de Uruguay. Algunos aspectos acerca de su sistemática y dinámica trófica son discutidos. Restos de estos animales fueron listados previamente pero nunca descritos, por lo que estos materiales constituyen los primeros registros fósiles de esta especie determinados de manera fehaciente para este país.

Palabras clave. Canidae. *Lycalopex gymnocercus*. Pleistoceno tardío. Uruguay.

ALL EXTANT CANIDAE (and their closest fossil relatives) are grouped into the subfamily Caninae; this group has become very diverse in recent times (Tedford *et al.*, 2009; Wang *et al.*, 2010; see also Soibelzon & Prevosti, 2007, 2013; Prevosti & Forasiepi, 2018). Currently, they are globally distributed and are often among the top predators in their respective environments on various continents (mainly in North and South America, Australia, and northern Eurasia) (Wang *et al.*, 2010).

These carnivorans entered to South America in the late Pliocene, in early stages of the Great American Biotic Interchange (GABI) and in different moments during the Pleistocene, together with other carnivore and mammalian taxa (Soibelzon & Prevosti, 2007, 2013; Perini *et al.*, 2010; Woodburne, 2010; Prevosti & Forasiepi, 2018). Subsequently, they radiated into many forms, based on their great adaptability to different environments, occupying different ecological niches (Prevosti & Soibelzon, 2012; Tchaicka *et*

al., 2016; Prevosti & Forasiepi, 2018; see also Wang *et al.*, 2010).

Currently, there are ten canid species endemic to South America, representing the highest diversity of this family reported on any continent. Of these ten species, eight are part of the so-called “fox” group, which are clustered into three genera (*Cerdocyon* Hamilton Smith, 1839, *Lycalopex* Burmeister, 1854, and *Atelocynus* Cabrera, 1940) (see, among others, Wayne *et al.*, 1997; Zrzavy & Ricankova, 2004; Slater *et al.*, 2009; Tchaicka *et al.*, 2016). However, the fossil record of these species is quite scarce in many countries of South America, including Uruguay. In particular, the large hypercarnivore *Protocyon troglodytes* Lund, 1838, the large fox *Dusicyon avus* (Burmeister, 1866) and the crab-eating fox *Cerdocyon thous* (Linnaeus, 1766) have been confidently identified in the late Pleistocene sediments in this country (Prevosti *et al.* 2009; Manzuetti *et al.*, 2018).

In the present contribution, two skulls and associated

mandibles are reported. Based on a morphological comparative and quantitative analysis, both materials are referred to as the Pampas fox *Lycalopex gymnocercus* (Fischer, 1814). These remains were unearthed from late Pleistocene sediments (Sopas Formation) of different outcrops located in northern Uruguay (Fig. 1). Based on these new findings, some aspects of their taxonomy and paleoecology are discussed.

Geological context

The Sopas Formation, which is located in northern Uruguay, is characterized by conglomerates with clay and calcareous matrices, conglomeratic sandstones, sandy siltstones, and siltstones, usually in a fining-upward pattern, that is predominantly brownish in color with a thickness of 5–8 m (Martínez & Ubilla, 2004; Ubilla *et al.*, 2016). Based on the mammalian fossil assemblage, this unit has been correlated with deposits from the late Pleistocene sequence of the Pampean region (Lujanian Stage/Age) (Ubilla *et al.*, 2004). The radiocarbon Accelerator Mass Spectrometry (AMS ^{14}C) and Optically Stimulated Luminescence (OSL) ages have correlated mainly with MIS-3 (60–25 ka), although some outcrops were dated at approximately 14 ka (Ubilla

et al., 2016). In particular, the materials here assigned to the Pampas fox came from outcrops with ages related to MIS-3. The Malo Creek locality was dated with AMS ^{14}C method ages: 33.5 ± 7 year B.P. (cal 36.089–39.426 year) to 39.9 ± 1.1 (cal 42.025–45.389 year) and OSL ages: 58.3 ± 7.4 to 32.8 ± 1.9 years. The Sopas Creek locality was dated with OSL method in 43.5 ± 3.6 (basal level) and 30.6 ± 5.4 years (paleocave infilling sediments) (Ubilla & Martínez, 2016). The paleontological content of the Sopas Formation suggests that these outcrops involve diverse environments (lacustrine–fluvial, open areas, semiforested, and dense vegetation) (Ubilla & Martínez, 2016).

Institutional abbreviations. FC–DPV, Facultad de Ciencias, Colección Paleontológica (Vertebrados Fósiles), Montevideo, Uruguay; MNHN, Museo Nacional de Historia Natural, Sección Mamíferos, Montevideo, Uruguay; ZVC–M, Colección de Vertebrados, Facultad de Ciencias, Sección Mamíferos, Montevideo, Uruguay.

MATERIALS AND METHODS

For the comparative analysis material of *C. thous* and *L. gymnocercus* housed in MNHN and ZVC–M was used. Bibliographic information of the aforementioned canids and

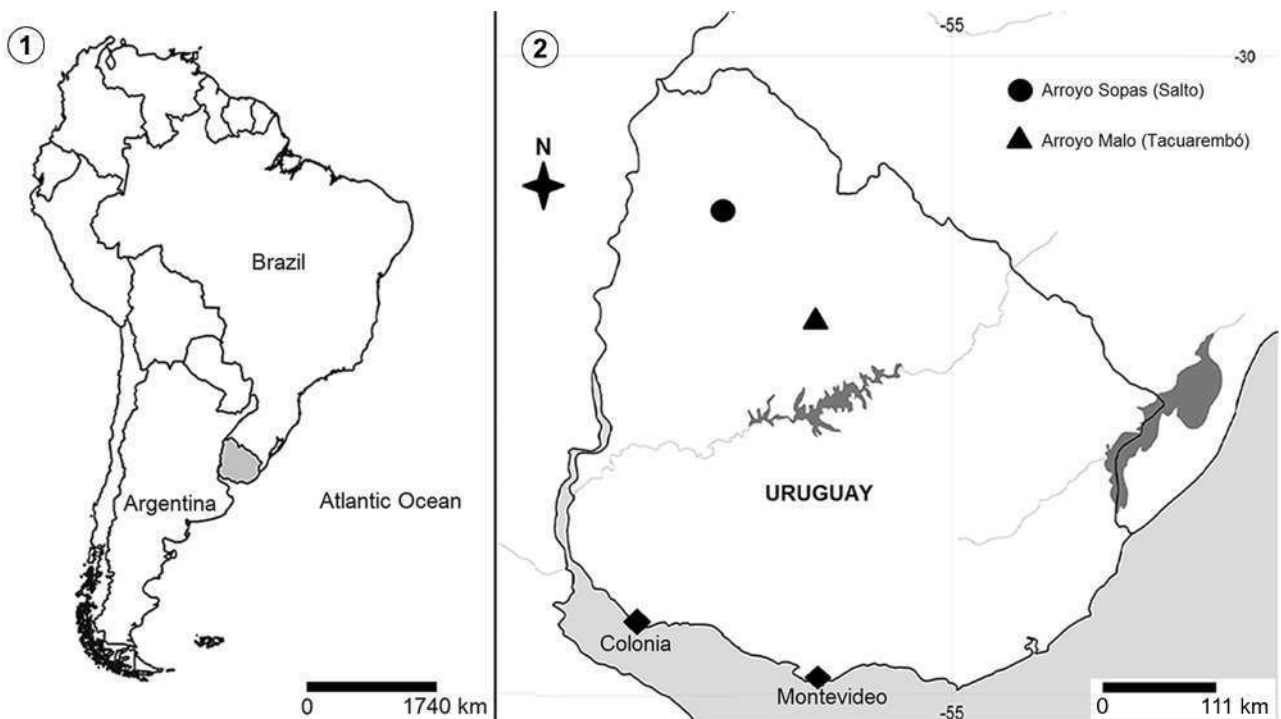


Figure 1. Map showing the location of the findings.

L. culpaeus (Molina, 1782), *L. griseus* (Gray, 1837), *L. ensenadensis* (Ameghino, 1888) and *D. avus* from Kraglievich (1930), Langguth & Anderson (1980), Berta (1982, 1988), Prevosti *et al.* (2005, 2009, 2015), Lucherini & Luengos Vidal (2008), Ramirez & Prevosti (2014) and Manzuetti *et al.* (2018) was also used. The dental nomenclature follows Berta (1988).

Multivariate analyses (principal component analysis or PCA) were performed according to the upper dental linear measurements based on a variance–covariance matrix using the statistical program PAST Version 2.09 (Hammer *et al.*, 2001). The data of *C. thous* and some *L. gymnocercus* were obtained from specimens stored in ZVC–M. Additional samples of *L. gymnocercus*, *L. culpaeus*, *L. griseus*, and *D. avus* were described from different sources (Prevosti *et al.*, 2005, 2009, 2015) (Supplementary Online Information 1).

All measurements were performed with digital calipers and expressed in millimeters, following von den Driesch (1976) (Supplementary Online Information 2).

Skull and upper dentition measurements. I1–M2L, tooth row length I1–M2; C–M2L, tooth row length C–M2; P4–M2L, tooth row length P4–M2; M1–M2L, tooth row length M1–M2; CL, canine length; CW, canine width; P4L, P4 length; P4W, P4 width; M1L, M1 length; M1W, M1 width; M2L, M2 length; M2W, M2 width.

Mandibular and lower dentition measurements. Hp2, height of the mandible at the posterior edge of p2; Bp2, breadth of the mandible at the posterior edge of p2; Hm1, height of the mandible at the posterior edge of m1; Bm1, breadth of the mandible at the posterior edge of m1; p1–m3L, tooth row length p1–m3; p1–p4L, tooth row length p1–p4; m1–m3L, tooth row length m1–m3; p2L, p2 length; p2W, p2 width; p3L, p3 length; p3W, p3 width; p4L, p4 length; p4W, p4 width; m1L, m1 length; m1W, m1 width.

RESULTS

SYSTEMATIC PALEONTOLOGY

Order CARNIVORA Bowdich, 1821

Family CANIDAE Fischer, 1817

Subfamily CANINAE Fischer, 1817

Genus *Lycalopex* Burmeister, 1854

Type species. *Canis vetulus* Lund, 1842, by subsequent designation; Recent; Minas Gerais, Brazil.

Lycalopex gymnocercus (Fischer, 1814)

Referred material. FC–DPV 777 (Fig. 2, Tab. 1, Supplementary Online Information 3), skull and right hemimandible; FC–DPV 2855 (Fig. 3, Tab. 1, Supplementary Online Information 3), skull and dentary.

Geographic and stratigraphic location. FC–DPV 777, Arroyo Sopas (Department of Salto, Uruguay); FC–DPV 2855, Arroyo Malo (Department of Tacuarembó, Uruguay). Sopas Formation, late Pleistocene (Lujanian Stage/Age).

Comparative description. Both materials are larger than *L. griseus* and much smaller than *L. culpaeus* and *D. avus*; they are primarily in the expected size range of *L. gymnocercus* but also of *C. thous* and *L. ensenadensis* (Prevosti *et al.*, 2005, 2009; Lucherini & Luengos Vidal, 2008; Ramirez & Prevosti, 2014). The rostral region is elongated and gracile, as observed in *L. gymnocercus* (Lucherini & Luengos Vidal, 2008), in contrast to that of *C. thous*, which is shorter and more robust (Kraglievich, 1930; Berta, 1982; Manzuetti *et al.*, 2018). The mandible, which is relatively slender and arched, has an angular process that narrows dorsoventrally like *Lycalopex*, differing from *C. thous*, which has a stout and wide dorsoventral process (Langguth & Anderson, 1980; Ramirez & Prevosti, 2014). The masseteric fossa barely reaches the distal edge of the alveolus of m3. Overall, both materials are different from *L. culpaeus* and especially *D. avus* because the latter shows a more carnivorous dentition (Prevosti *et al.*, 2015; Prevosti & Forasiepi, 2018). In the upper dentition of the FC–DPV 777 material, the I3 has one principal cusp and lacks accessory cuspules. The preserved canine is relatively gracile as in most studied *L. gymnocercus*, differing from *C. thous*, which has comparatively more robust canines (see Manzuetti *et al.*, 2018). In both materials, P4 shows a relatively large and mesio–lingually orientated protocone; in the FC–DPV 2855 material the paracone has slight occlusal wear. The upper molars are proportionately large compared to P4 and are bucco–lingually wide in relation to their mesio–distal length, differing from *Cerdocyon*, with narrow molars compared to their length (Berta, 1988). M1 has a large paracone compared to its metacone, whereas in M2 these cusps are of similar size. In both molars, the labial

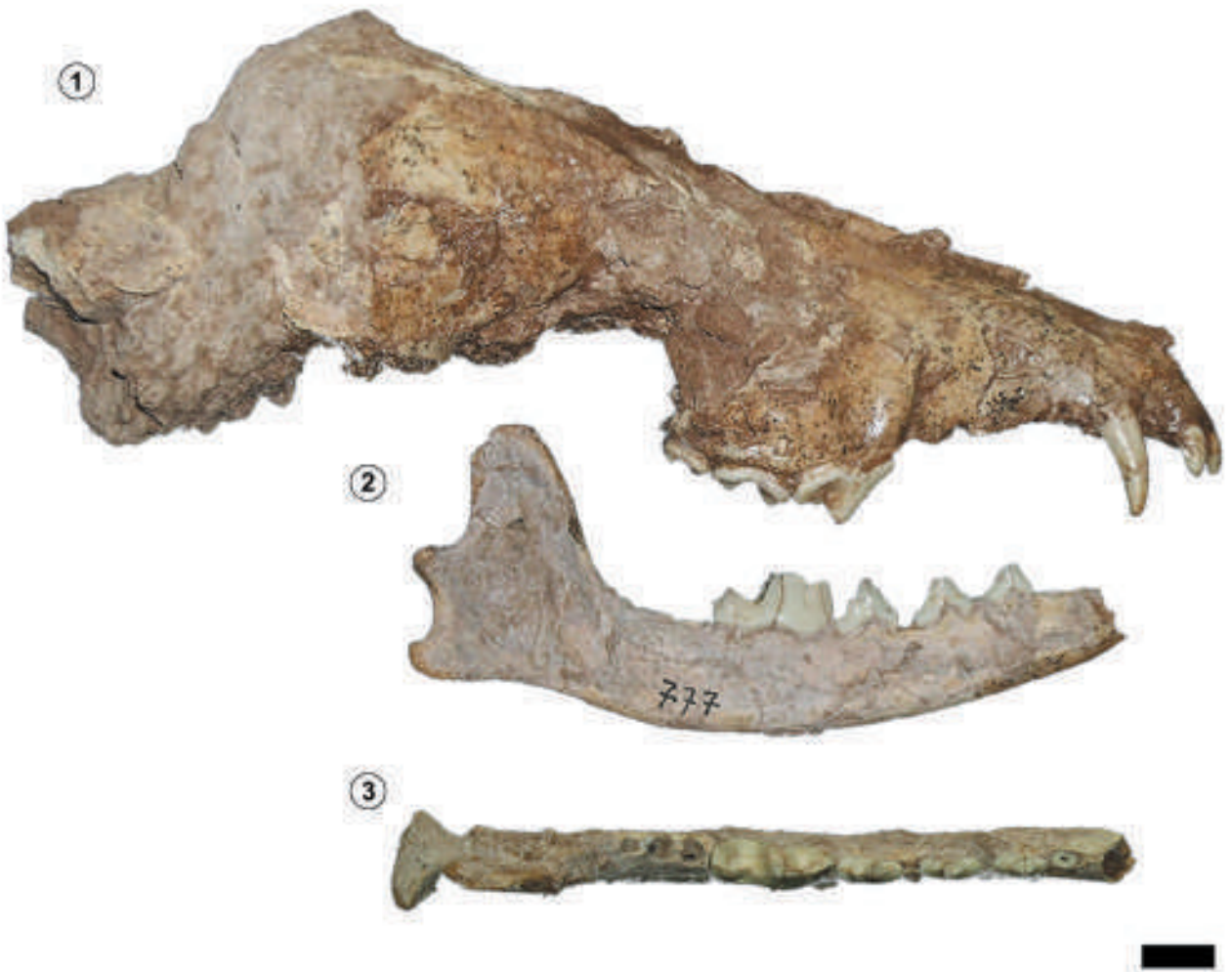


Figure 2. *Lycalopex gymnocercus*, FC-DPV 777; 1, right lateral view of the skull; 2, right lateral view of the mandible; 3, occlusal view of the mandible. Scale bar= 10 mm.



Figure 3. *Lycalopex gymnocercus*, FC-DPV 2855; skull and mandible in right lateral view. Scale bar= 10 mm.

TABLE 1. Measurements (in mm) of fossil material. Abbreviations in the text.

	FC-DPV 777	FC-DPV 2855
I1–M2L	73.02	-
C–M2L	61.57	-
P4–M2L	27.98	29.20
M1–M2L	15.41	17.24
CL	5.61	-
CW	3.83	-
P4L	13.18	13.02
P4W	5.62	6.57
M1L	9.53	9.86
M1W	12.16	13.17
M2L	5.87	5.44
M2W	9.22	8.53
Hp2	12.30	11.63
Bp2	6.74	-
Hm1	13.22	14.29
Bm1	7.72	-
p1–m3L	56.64	60.35
p1–p4L	30.78	33.09
m1–m3L	25.82	28.48
p2L	7.03	-
p2W	3.16	-
p3L	7.47	-
p3W	3.19	-
p4L	8.32	-
p4W	3.28	-
m1L	15.44	15.30
m1W	6.40	-

cingulum is well marked and complete; the hypocone and protocone are well developed. In the lower dentition, the tooth row is open (with evidence of diastemas between the teeth). Such characteristics are variable in extant foxes of South America but are more often observed in *Lycalopex* than in *Cerdocyon* (Ramirez & Prevosti, 2014). *Lycalopex ensenadensis* lacks any interdental gap (Ramirez & Prevosti, 2014).

Additionally, *L. ensenadensis* differs from *L. gymnocercus* in having larger teeth when compared to the size of the mandible (Ramirez & Prevosti, 2014). The premolars are transversely compacted. In the FC–DPV 777 material, p3 lacks posterior accessory cuspid, as seen overall in *L. gymnocercus* and *C. thous*. *L. ensenadensis* shows the presence of an additional distal cuspid in p3 (see Ramirez & Prevosti, 2014). The p4 in both materials possess a single posterior cuspid behind the principal cuspid. In the trigonid of m1 of the FC–DPV 777 specimen, the protoconid is broken; the metaconid is well developed, has a sharp form, and is projected vertically in the lingual direction. In the talonid, the hypoconid is slightly higher than the entoconid.

Remarks. The PCA produced 4 components, and the first two explained more than 94% of the variance in the sample (Supplementary Online Information 4). The plot of the first two components indicated that all *D. avus* and most *L. culpaeus* were set apart from the group formed by the smaller foxes (*C. thous*–*L. griseus*–*L. gymnocercus*), which was essentially designated by size. Although these three taxa, depending on the studied variables, shared part of their morphospace, both studied materials clearly fell within the variability of the Pampas fox sample (Fig. 4). The loading coefficients of the first component showed that the most influential variable was the length of P4 (P4L), whereas the contributions of the other components were minor (Supplementary Online Information 4).

DISCUSSION
Taxonomic considerations and fossil record

The genus *Lycalopex* originated in South America and diversified very rapidly in several species, which now inhabit different environments and geographic areas (Perini *et al.*, 2010; Tchaicka *et al.*, 2016; Prevosti & Forasiepi, 2018; Schiaffini *et al.*, 2019). Several extant species have been recognized: *L. culpaeus*, *L. griseus*, *L. fulvipes* (Martin, 1837), *L. gymnocercus*, *L. sechurae* Thomas, 1900, and *L. vetulus* (Lund, 1842). In addition, two fossil species have been described: *L. ensenadensis* and *L. cultridens* (Gervais & Ameghino, 1880) (Prevosti & Forasiepi, 2018 and references therein).

However, the genus has a complex taxonomic status, having been included alternately in *Canis* Linnaeus, 1758, *Dusicyon* Hamilton Smith, 1839, or *Pseudalopex* Burmeister, 1856 (Zunino *et al.*, 1995; Prevosti *et al.*, 2005; Lucherini &

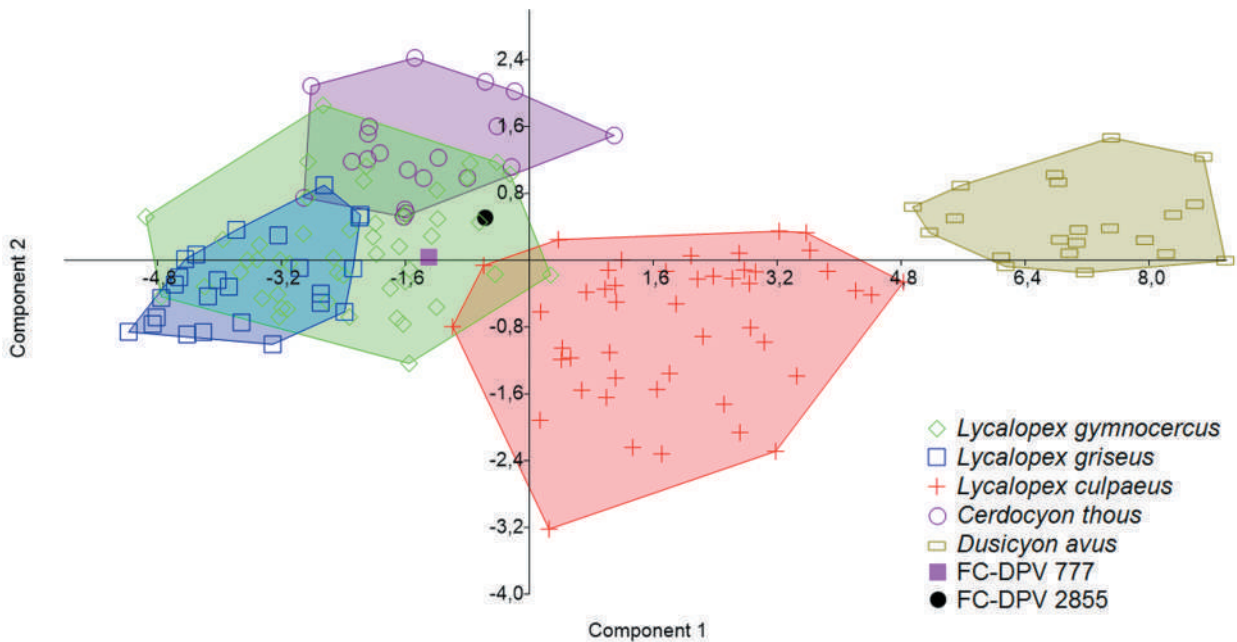


Figure 4. Biplot of the first two components of the PCA. Data from different sources (see Materials and methods).

Luengos Vidal, 2008; Perini *et al.*, 2010; Prevosti, 2010; Tchaicka *et al.*, 2016; see also Austin *et al.*, 2013). Nevertheless, recent reviews of canid phylogeny have suggested that these South American foxes belong to the single clade *Lycalopex* (see Zrzavy & Ricankova, 2004; Perini *et al.*, 2010; Prevosti, 2010; Tchaicka *et al.*, 2016).

This context of taxonomic complexity affects the interpretation of the fossil record. Moreover, considering that some species included in this genus are only known from fragmentary fossil remains (see Pasquali & Tonni, 2004; Ramirez & Prevosti, 2014), these materials could, in fact, correspond to variants of extant species (see Prevosti & Forasiepi, 2018 and references therein). Thus, an updated and comprehensive systematic revision of the foxes of South America is needed (as noted by other authors, including Prevosti *et al.*, 2005; Ramirez & Prevosti, 2014).

The fossil evidence attributed to *L. gymnocercus* comes from the Ensenadan Stage/Age (early–middle Pleistocene) of the Pampean region of Argentina (Soibelzon & Prevosti, 2007, 2013; Prevosti & Forasiepi, 2018). However, it should be noted that the classification of some late Pliocene materials from Argentina is under debate (see Prevosti & Forasiepi, 2018 and references therein). Finally, during the Lujanian Stage/Age (late Pleistocene), *L. gymnocercus* was

found in Argentina, Brazil, Bolivia, and Uruguay. There have also been records of this canid in the Platan Stage/Age (Holocene) of Argentina (Soibelzon & Prevosti, 2007, 2013; Prevosti & Forasiepi, 2018).

The morphological characteristics and quantitative results of the material studied here are consistent with the variability recognized in the living species *L. gymnocercus*. Among the fossil's most important anatomical characteristics, some features stand out: an elongated and gracile rostral region, a dorsoventrally narrowing angular process of the mandible (a diagnostic character when compared with *C. thous*), relatively gracile upper canines, upper molars that are transversely wide in relation to their mesio–distal length, and a mainly open lower tooth row. Moreover, the biometrical analyses were congruent with the abovementioned morphological evidence, showing a strong affinity with the Pampas fox. At the same time, these analyses allowed us to notice relevant differences between the compared species. Although fossil remains of the Pampas fox have been listed on Uruguayan faunal lists (see Ubilla & Perea, 1999; Ubilla *et al.*, 2004), to date no materials of such species have been reliably described. Thus, the present remains constitute the first properly documented fossil records of this taxon for the country.

Paleoecological aspects

L. gymnocercus lives under different habitat conditions, mostly in open environments with subhumid to dry climates, although it may occasionally occupy more forested and temperate areas (Pasquali & Tonni, 2004; García & Kittlein, 2005; Lucherini & Luengos Vidal, 2008; Schiaffini *et al.*, 2019). This medium-sized fox (4–6 kg) displays a generalist diet that includes small rodents, birds, fruits, insects, and even carrion (García & Kittlein, 2005; Lucherini & Luengos Vidal, 2008; Schiaffini *et al.*, 2019). In addition, less frequent prey are opossums, armadillos, lizards, fishes and crabs, among others (Lucherini & Luengos Vidal, 2008; Varela *et al.*, 2008; Prevosti *et al.*, 2009; Canel *et al.*, 2016).

The faunal association of the late Pleistocene sediments of northern Uruguay (Sopas Formation) include some potential prey for this canid, such as caviid rodents (*Dolichotis* (Zimmermann, 1780), *Cavia* Pallas, 1766, *Galea* Meyen, 1832, *Microcavia* Gervais & Ameghino, 1880), cricetid rodents (*Reithrodon* Waterhouse, 1837) and chinchillid rodents (*Lagostomus* Brookes, 1828), and the opossum *Didelphis albiventris* Lund, 1840 (Prevosti *et al.*, 2009; Ubilla & Martínez, 2016; Manzuetti *et al.*, 2020).

At present, the Pampas fox competes mainly for food against *C. thous*, another fox of relatively similar size, and with some felines such as *Leopardus geoffroyi* d'Orbigny & Gervais, 1844 and less frequently with *Leopardus pajeros* (Desmarest, 1816) (Lucherini & Luengos Vidal, 2008; Porto & Rui, 2019). However, until now, only *C. thous* has been recorded in late Pleistocene sediments in Uruguay (Manzuetti *et al.*, 2018) and thus could be a potential competitor. For this reason, and according its dental morphology, this canid shows a more frugivorous diet than *L. gymnocercus* (Lucherini & Luengos Vidal, 2008 and references therein). Moreover, when both foxes are sympatric, *L. gymnocercus* exhibits changes in the behavior to avoid confrontation with *C. thous* (Di Bitetti *et al.*, 2009; Moura Bubadué *et al.*, 2016). *L. gymnocercus* is more abundant in open environments during diurnal periods, while *C. thous* is more nocturnal and occupies more vegetated areas (Lucherini & Luengos Vidal, 2008; Di Bitetti *et al.*, 2009; Porto & Rui, 2019). Consequently, it is expected that a segregation pattern of similar characteristics has probably occurred in the past.

As noted above, two other canids were referred to the late Pleistocene in Uruguay: *P. troglodytes* and *D. avus* (Prevosti *et al.*, 2009). According to the feeding habits interpreted for the hypercarnivorous and notably large (15–30 kg) *P. troglodytes* (Prevosti *et al.*, 2009), competition for food can be dismissed. In the same way, a similar hypothesis can be made for the large fox *D. avus* (10–14 kg) but perhaps with some superposition of small prey.

Finally, the development of open or semiopen areas during the late Pleistocene in northern Uruguay is supported by the presence of the Pampas fox, together with the flightless bird *Rhea* Brisson, 1760, terrestrial megafauna represented by *Glossotherium* Owen, 1839, *Glyptodon* Owen, 1839, and *Toxodon* Owen, 1837, among others, and by isotopic studies performed on *Equus neogeus* Lund, 1840 (Ubilla *et al.*, 2016; Morosi & Ubilla, 2019).

CONCLUSIONS

The materials described here, based on morphological comparisons, were assigned to the extant fox species *L. gymnocercus*. These remains are the first fossil materials reliably determined of this taxon for Uruguay. The biometric analyses were congruent with the morphological evidence, and revealed several cranial and dentognathic characteristics of the species. Currently, *L. gymnocercus* has a generalist diet. By the late Pleistocene in the territory of Uruguay, according to the available fossil record, this canid could have fed mainly upon small rodents, occupying preferentially open areas, as also supported by the ecological inferences available for the accompanying fauna.

ACKNOWLEDGMENTS

A. Rojas (FC–DPV) for allowing the study of the materials under their care. E. González (MNHN) and M. Meneghel (ZVC–M) for comparative materials. G. Piñeiro, M. Verde, and E. Morosi helped to collect the fossil materials. Associate Editor F. J. Prevosti and two anonymous reviewers for useful comments. Contribution to the Ph.D. Project PEDECIBA Biología of A. Manzuetti (Grant ANII POS_NAC_2018_1_151199).

REFERENCES

- Ameghino, F. (1888). Rápidas diagnosis de algunos mamíferos fósiles nuevos de la República Argentina. Buenos Aires. In: *Obras completas* V, 17 p.
- Austin, J., Soubrier, J., Prevosti, F., Prates, L., Trejo, V., Mena, F., & Cooper, A. (2013). The origins of the enigmatic Falkland Islands wolf. *Nature Communications*, 4, 1552.
- Berta, A. (1982). *Cerdocyon thous*. *Mammalian Species*, 186, 1–4.

- 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.
- Bowdich, T. E. (1821). *An Analysis of the Natural Classifications of Mammalia for the use of Students and Travelers*. J. Smith.
- Brisson, M. J. (1760). *Ornithologie ou méthode contenant la division des oiseaux en ordres, sections, genres, especes & leurs variétés. A laquelle on a joint une description exacte de chaque espece, avec les citations des auteurs qui en ont traité, les noms qu'ils leur ont donnés, ceux que leur ont donnés les différentes nations, & les noms vulgaires. Ouvrage enrichi de figures en taille-douce*. Bauche.
- Brookes, J. (1828). A new genus of the order Rodentia. *Transactions of the Linnean Society*, 16(1), 96–105.
- Burmeister, H. (1854). *Sistematische Übersicht der Thiere Brasiliens, Welche während einer Reise durch die Provinzen von Rio de Janeiro und Minas Geraës gesammelt oder beobachtet wurden von Dr. H. Burmesiter. Säugethiere (Mammalia)*. Georg Reimer.
- Burmeister, H. (1856). *Erläuterungen zur Fauna Brasiliens, enthaltend Abbildungen und ausführliche Beschreibungen neuer oder ungenügend bekannter Thier-Arten*. Georg Reimer.
- Burmeister, G. (1866). Lista de los mamíferos fósiles del terreno diluviano. *Anales del Museo Público de Buenos Aires*, 1, 121–232.
- Cabrera, A. (1940). Notas sobre carnívoros sudamericanos. *Notas Museo La Plata, Zoología*, 5(29), 1–22.
- Canel, D., Scioscia, N., Denegri, G., & Kittlein, M. (2016). Dieta del zorro gris pampeano (*Lycalopex gymnocercus*) en la provincia de Buenos Aires. *Mastozoología Neotropical*, 23(2), 359–370.
- Desmarest, A. G. (1816). Chat, *Felis*, Linn., Briss., Schreb., Cuv. *Nouveau dictionnaire d'histoire naturelle, appliqué aux arts, à l'agriculture, à l'économie rurale et domestique, à la médecine, etc. Par une société de naturalists et d'agriculteurs* (pp. 73–123). Nouv. ed. 6 Deterville.
- Di Bitetti, M., Di Blanco, Y., Pereira, J., Paviolo, A., & Jiménez Pérez, I. (2009). Time partitioning favors the coexistence of sympatric crab-eating foxes (*Cerdoconyx thous*) and pampas foxes (*Lycalopex gymnocercus*). *Journal of Mammalogy*, 90(2), 479–490.
- D'Orbigny, A., & Gervais, P. (1844). Mammalogie: nouvelle espece de *Felis*. *Extraits des Procès Verbaux Séances, Société Philomathique de Paris*, 9, 40–41.
- Fischer, G. (1814). *Zoognosia tabulis synopticis illustrata. Volumen Tertium*. Nicolas Sergeidis Vsevolozsky.
- Fischer, G. (1817). *Adversaria Zoologica. Mémoire Société Impériale Naturelle*, 5, 368–428.
- García, V., & Kittlein, M. J. (2005). Diet, habitat use, and relative abundance of pampas fox (*Pseudalopex gymnocercus*) in northern Patagonia, Argentina. *Mammalian Biology*, 70(4), 218–226.
- Gervais, H., & Ameghino, F. (1880). *Los mamíferos fósiles de la América del Sur*. Savy-Igon, Buenos Aires and Paris.
- Gray, J. E. (1837). Description of some new or little known Mammalia, principally in the British Museum Collection. *The Magazine of Natural History, and Journal of Zoology, Botany, Mineralogy, Geology, and Meteorology*, 1, 577–587.
- Hamilton Smith, C. (1839). Dogs. Canidae or genus *Canis* of authors. Jardine's National Library, 9, 1–267.
- Hammer, O., Harper, D., & Ryan, P. D. (2001). PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*, 4(1), 1–9 pp.
- Kraglievich, L. (1930). Craneometría y clasificación de los cánidos sudamericanos, especialmente los argentinos actuales y los fósiles. *Physis*, 10(35), 35–73.
- Langguth, A., & Anderson, S. (1980). *Manual de identificación de los mamíferos del Uruguay*. Dirección General de Extensión Universitaria- División de Publicaciones y Ediciones (UdelaR).
- Linnaeus, C. (1758). *Systema Naturae per regna tri naturae secundum clasiss, ordines, genera, especies cum characteribus, differentiis synonymis loci*. (Décima edición). Laurentii Salvii.
- Linnaeus, C. (1766). *Systema naturae*. Twelfth ed. Laurentii Salvii.
- Lucherini, M., & Luengos Vidal, E. (2008). *Lycalopex gymnocercus* (Carnivora: Canidae). *Mammalian Species*, 820, 1–9.
- Lund, P. W. (1838). Blik paa Brasiliens Dyreverden för Sidste Jordomvaeltning. Förste Afhandling: Indledning. *Det kongelige Danske Vindenskabernes Selskabs Naturvidenskabelige og Mathematisk Afhandlinger*, 8, 27–60.
- Lund, P. W. (1840). Fortsaettelse af Pattedyrene. *Kongelige Danske Videnskabernes Selskabs Naturvidenskabelige og Mathematisk Afhandlinger*, 3, 1–56.
- Lund, P. W. (1842). Fortsatte Bemaerkninger over Brasiliens uddo de Dyrskagning. *Kongelige Danske Videnskabernes Selskabs Naturvidenskabelige og Mathematisk Afhandlinger*, 9, 1–36.
- Manzuetti, A., Perea, D., Rinderknecht, A., & Ubilla, M. (2018). New Canid Remains from Dolores Formation, late Pleistocene–early Holocene, Uruguay. *Journal of Mammalian Evolution*, 25(3), 391–396.
- Manzuetti, A., Ubilla, M., Perea, D., Vezzosi, R. I., Rinderknecht, A., Ghizzoni, M., & Jones, W. (2020). The large American opossum *Didelphis* (Didelphimorphia, Didelphidae) in the Late Pleistocene of Uruguay, and paleoecological remarks. *Journal of South American Earth Sciences*, 98, 102437.
- Martin, W. (1837). Observations upon a new fox from Mr. Darwin's collection (*Vulpes fulvipes*). *Proceedings of the Zoological Society of London*, 5, 11–12.
- Martínez, S., & Ubilla, M. (2004). El Cuaternario en Uruguay. In Veroslavsky, G., Ubilla, M., & Martínez, S. (Eds.), *Cuencas Sedimentarias de Uruguay. Geología, Paleontología y recursos naturales. Cenozoico*. (pp. 195–228). Ediciones D.I.R.A.C. Universidad de la República- Facultad de Ciencias.
- Meyen, F. (1832). Beiträge zur Zoologie, gesamtmenlt auf seiner Reise um die Erde. *Nova Acta Physico-Medica Leopoldino-Carolinae Naturae Curiosorum*, 16, 549–610.
- Molina, G. I. (1782). *Saggio sulla storia naturale del Chili*. Stamperia di Santo Tommaso d'Aquino.
- Morosi, E., & Ubilla, M. (2019). Feeding and environmental studies on late Pleistocene horses in mid-latitudes of South America (northern Uruguay). *Quaternary Science Reviews*, 225, 1–9.
- Moura Bubaduê, J., Cáceres, N., Santos Carvalho, R., & Meloro, C. (2016). Ecogeographical Variation in Skull Shape of South-American Canids: Abiotic or Biotic Processes? *Evolutionary Biology*, 43, 145–159.
- Owen, R. (1837). A description of the cranium of *Toxodon platensis*, a gigantic extinct mammiferous species, referrible by its dentition to the Rodentia, but with affinities to the Pachydermata and the herbivorous Cetacea. *Proceedings of the Geological Society of London*, 2, 541–542.
- Owen, R. (1839). Fossil Mammalia. In C. R. Darwin (Ed.), *The Zoology of the Voyage of the M.H.S. Beagle* (pp. 41–64). Smith, Elder & Co.
- Pallas, P. S. (1766). Miscellanea zoologica: quibus novae imprimis atque obscurae animalium species describuntur et observationibus iconibusque illustrantur. *Apud Petrum van Cleef, Hagae Comitum*, i-xii, 1–224.
- Pasquali, R., & Tonni, E. (2004). *Los mamíferos fósiles de Buenos Aires: cuando los gliptodontes caminaban por la Avenida de Mayo*. Jorge Sarmiento Editor/Universitas.
- Perini, F., Russo, C., & Schrago, C. (2010). The evolution of South American endemic canids: a history of rapid diversification and

- morphological parallelism. *Journal of Evolutionary Biology*, 23, 311–322.
- Porto, L., & Rui, A. (2019). Diet and habitat use by two sympatric canids in the Pampas of South America. *Neotropical Biology and Conservation*, 14(1), 1–12.
- Prevosti, F. (2010). Phylogeny of the large extinct South American Canids (Mammalia, Carnivora, Canidae) using a “total evidence” approach. *Cladistics*, 26(5), 456–481.
- Prevosti, F., & Forasiepi, A. (2018). *Evolution of South American Mammalian Predators During the Cenozoic: Paleobiogeographic and Paleoenvironmental Contingencies*. Springer Geology.
- 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., 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(3), 704–720.
- Prevosti, F., & Soibelzon, L. (2012). *Evolution of the South American carnivores (Mammalia, Carnivora): a paleontological perspective*. University of Chicago Press.
- Prevosti, F., Ubilla, M., & Perea, D. (2009). Large extinct canids from the Pleistocene of Uruguay: systematic, biogeographic and paleoecological remarks. *Historical Biology*, 21(1), 79–89.
- Ramírez, M., & Prevosti, F. (2014). Systematic revision of “*Canis*” *ensenadensis* Ameghino, 1888 (Carnivora, Canidae) and the description of a new specimen from the Pleistocene of Argentina. *Ameghiniana*, 51(1), 37–51.
- Schiaffini, M. I., Segura, V., & Prevosti, F. J. (2019). Geographic variation in skull shape and size of the Pampas fox *Lycalopex gymnocercus* (Carnivora: Canidae) in Argentina. *Mammalian Biology*, 97, 50–58.
- Slater, G. J., Thalmann, O., Leonard, J. A., Schweizer, R. M., Koepfli, K., Pollinger, J. P., Rawlence, N. J., Austin, J. J., Cooper, A., & Wayne, R. K. (2009). Evolutionary history of the Falklands wolf. *Current Biology*, 19(20), 937–938.
- Soibelzon, L., & Prevosti, F. (2007). Los carnívoros (Carnivora, Mammalia) terrestres del Cuaternario de América del Sur. *Mon. Soc. Hist. Nat. Balears*, 14, 49–68.
- Soibelzon, L., & Prevosti, F. (2013). Fossil of South American land carnivores (Carnivora, Mammalia). In M. Ruíz-García & J. M. Shostell (Eds.), *Molecular population genetics, evolutionary biology and biological conservation of Neotropical carnivores* (pp. 509–527). Nova Science Publishers, Inc.
- Tchaicka, L., Ochotorena de Freitas, T., Bager, A., Luengos Vidal, S., Lucherini, M., Iriarte, A., Novaro, A., Geffen, E., Silva Garcez, F., Johnson, W., Wayne, R., & Eizirik, E. (2016). Molecular assessment of the phylogeny and biogeography of a recently diversified endemic group of South American canids (Mammalia: Carnivora: Canidae). *Genetics and Molecular Biology*, 39(3), 442–451.
- 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, 1–218.
- Thomas, O. (1900). New South-American mammals. *Annals and Magazine of Natural History*, 7(5), 148–153.
- Ubilla, M., Corona, A., Rinderknecht, A., Perea, D., & Verde, M. (2016). Marine isotope Stage 3 (MIS 3) and continental beds of northern Uruguay (Sopas Formation): paleontology, chronology and climate. In Gasparini, G., Rabassa, J., Deschamps, C., & Tonni, E. (Eds.), *Marine Isotope Stage 3 in Southern South America, 60 ka B.P.-30 ka B.P.* (pp. 183–205). Springer International Publishing.
- Ubilla, M., & Martínez, S. (2016). *Geology and Paleontology of the Quaternary of Uruguay*. SpringerBriefs in Earth System Sciences. Switzerland.
- Ubilla, M., & Perea, D. (1999). Quaternary vertebrates of Uruguay: a biostratigraphic, biogeographic and climatic overview. *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula*, 12, 75–90.
- 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(1), 129–142.
- Varela, O., Cormenzana-Méndez, A., Krapovickas, L., & Bucher, E. (2008). Seasonal diet of the pampas fox (*Lycalopex gymnocercus*) in the Chaco dry woodland, northwestern Argentina. *Journal of Mammalogy*, 89(4), 1012–1019.
- von den Driesch, A. (1976). *A guide to the measurement of animal bones from archaeological sites*. Harvard University Press.
- Wang, X., Tedford, R., & Antón, M. (2010). *Dogs: their fossil relatives and evolutionary history*. Columbia University Press.
- Waterhouse, G. R. (1837). Characters of new species of the genus *Mus*, from the collection of Mr. Darwin. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 1837, 15–21.
- Wayne, R. K., Geffen, E., Gorman, D. J., Koepfli, K. P., Lau, L. M., & Marshall, C. R. (1997). Molecular systematics of the Canidae. *Systematic Biology*, 46, 622–653.
- Woodburne, M. O. (2010). The Great American Biotic Interchange: Dispersals, Tectonics, Climate, Sea Level and Holding Pens. *Journal of Mammalian Evolution*, 17(4), 245–264.
- Zimmermann, E. A. W. (1780). *Geographische Geschichte des 5 Menschen, und der vierfussigen Thiere: nebst einer hieher gehorigen zoologischen Weltcharte*. Weygandschen Buchhandlung.
- Zrzavy, J., & Ricankova, V. (2004). Phylogeny of recent Canidae (Mammalia, Carnivora): Relative reliability and utility of morphological and molecular datasets. *Zoologica Scripta*, 33(4), 311–333.
- Zunino, G., Vaccaro, O., Canevari, M., & Gardner, A. (1995). Taxonomy of the genus *Lycalopex* (Carnivora: Canidae) in Argentina. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 108(4), 729–747.

doi: 10.5710/AMGH.18.08.2020.3369

Submitted: May 28th, 2020

Accepted: August 18th, 2020

Published: December 18th, 2020



UNA FAUNA LOCAL LUJANENSE (PLEISTOCENO SUPERIOR–HOLOCENO INFERIOR) DEL SUR DE URUGUAY: SANTA REGINA, DEPARTAMENTO DE COLONIA

DANIEL PEREA , ANA BADÍN , ALDO MANZUETTI

Instituto de Ciencias Geológicas, Facultad de Ciencias, Universidad de la República, Iguá 4225, 11400 Montevideo, Uruguay. perea@fcien.edu.uy (autor correspondiente), anaclarabadin@gmail.com, aldomanzuetti@adinet.com.uy

FELIPE MONTENEGRO

Instituto de Ciencias Geológicas, Facultad de Ciencias, Universidad de la República. Departamento de Paleontología, Museo Nacional de Historia Natural, 25 de mayo 582, 11800, Montevideo, Uruguay. fmontenegro@fcien.edu.uy

EVA SILVA , ELOÍSA COCOREL , ANDRÉS BATISTA , ANDREA CORONA ,
MARIANO VERDE & MARTÍN UBILLA

Instituto de Ciencias Geológicas, Facultad de Ciencias, Universidad de la República, Iguá 4225, 11400 Montevideo, Uruguay. evasilva1196@gmail.com, ecocorelg@gmail.com, chbatista@fcien.edu.uy, acorona@fcien.edu.uy, verde@fcien.edu.uy, martinubilla@gmail.com

ABSTRACT – A Lujanian Local Fauna (Upper Pleistocene–Lower Holocene) from southern Uruguay: Santa Regina, Colonia Department. On the southwestern coast of Uruguay, in the Colonia and San José departments, sedimentary rocks that correspond to the Neogene and Quaternary are found. Herein we describe the fossiliferous locality of Santa Regina, located on the east coast of the department of Colonia. The stratigraphic profile shows at the base grayish-green sandy rocks belonging to the Camacho Formation (Upper Miocene). Overlying this unit, there is a tough yellowish-greenish siltstone in net contact, in which several pieces of a *Notiomastodon platensis* specimen were found. Towards the upper part, a thicker greenish-brownish bed is observed, ranging upwards from conglomerates to siltstones. The lower part of this bed includes disarticulated and fragmentary remains of *Lestodon armatus*, *Glyptodon reticulatus*, Pampatheriidae indet., *Toxodon* cf. *T. platensis*, *Morenelaphus* sp., and *Lycalopex gymnocercus*, and to the top large portions of carapaces of *Glyptodon* sp. and *Panochthus* sp. The aforementioned mastofaunistic assemblage corresponds to the Lujanian Mammal Age or regional Stage (Upper Pleistocene–Greenlandian). The lithostratigraphy allows us to refer the two upper levels to the Dolores Formation, a characteristic unit of the Quaternary of southern Uruguay, and not to the Raigón Formation, as indicated in some previous reports for this locality. The presence of *Lestodon armatus*, *Glyptodon reticulatus*, *Notiomastodon platensis*, *Lycalopex gymnocercus*, and the probable presence of *Toxodon platensis*, allow us to infer landscapes of open or semi-open areas, with a predominance of grasslands and shrubs during the genesis of the deposits.

Keywords: Late Pleistocene–Early Holocene, land mammals, stratigraphy, Uruguay.

RESUMO – Na zona costeira do sudoeste do Uruguai, nos departamentos de Colônia e San José, afloram rochas sedimentares correspondentes aos sistemas Neógeno e Quaternário. Descrevemos aqui o sítio fóssilífero de Santa Regina localizado na costa leste do Departamento de Colônia. O perfil estratigráfico está composto na base por rochas arenosas verde-acinzentadas pertencentes à Formação Camacho (Mioceno Superior). Sobreposto a esta unidade, em contato de rede, ocorre um siltito amarelo-esverdeado tenaz, no qual foram encontradas várias peças de um exemplar de *Notiomastodon platensis*. Em direção à parte superior observa-se um nível mais espesso verde-acastanhado, com grãos diminuindo de conglomerados para siltitos. Este nível inclui na parte basal restos desarticulados e fragmentados de *Lestodon armatus*, *Glyptodon reticulatus*, Pampatheriidae indet., *Toxodon* cf. *T. platensis*, *Morenelaphus* sp., e *Lycalopex gymnocercus*, e mais acima grandes porções de couraças de *Glyptodon* sp. e *Panochthus* sp. O conjunto mastofaunístico mencionado se corresponde com a Idade Mamífero Piso/Idade regional Lujanense (Pleistoceno Superior–Groenlandiense). A litoestratigrafia permite referir aos dois níveis superiores descritos à Formação Dolores, unidade característica do Quaternário do sul do Uruguai, e não à Formação Raigón, como fora assinalado em alguns trabalhos prévios para a localidade em questão. A presença de *Lestodon armatus*, *Glyptodon reticulatus*, *Notiomastodon platensis*, *Lycalopex gymnocercus* e a provável presença de *Toxodon platensis*, permitem inferir paisagens de áreas abertas ou semiabertas, com predomínio de pastagens e arbustos, durante a gênese dos depósitos.

Palavras-chave: Neopleistoceno–Eo-holoceno, mamíferos continentais, estratigrafia, Uruguai.

INTRODUCCIÓN

Uruguay tiene yacimientos fosilíferos característicos del Neógeno y Cuaternario, incluidos en rocas con importantes afloramientos en las costas del Río de la Plata, al sur y suroeste del país, en los departamentos de San José y Colonia. Estos aparecen irregularmente en diferentes puntos de las barrancas y plataformas costeras y corresponden de base a tope a las siguientes unidades: (1) Formación Camacho (Goso & Bossi, 1966), de origen marino somero, constituida principalmente por areniscas y pelitas, gris verdosas, amarillentas y blanquecinas, con gran abundancia de icnofósiles, moluscos y mamíferos asignables a la Edad Mamífero o Piso/Edad regional Huayqueriense, Mioceno Superior (Perea *et al.*, 2020); (2) Formación Raigón (Goso & Bossi, 1966), de origen fluvial y estuarino, formada por areniscas, areniscas conglomerádicas, pelitas y loess de colores variables entre el gris verdoso, amarillento blanquecino y pardo rojizo. Esta se apoya sobre la Formación Camacho y contiene una fauna de mamíferos con importante cantidad de taxa endémicos, y otros con afinidades que abarcan desde las Edades Mamífero o Pisos/Edades regionales Montehermosense al Bonaerense, es decir el lapso Plioceno–Pleistoceno Medio (Bossi *et al.*, 2009; Perea *et al.*, 2013; Tomassini *et al.*, 2013; Beilinson *et al.*, 2017); (3) Formación Dolores (Goso, 1972), constituida por depósitos aluviales de planicie que afloran a lo largo de la referida franja costera. Esta unidad es característica del sur de Uruguay y se asigna a la Edad Mamífero o Piso/Edad regional Lujanense (Pleistoceno Superior–Groenlandiense). Su caracterización geológica y paleontológica se sintetiza en Ubilla & Martínez (2016, y referencias allí citadas). Como ejemplos de yacimientos de esta unidad ricos en mamíferos se pueden citar puntos bien estudiados entre las desembocaduras

de los arroyos El Caño y Chileno en el departamento de Colonia (Rinderknecht *et al.*, 2010; Corona *et al.*, 2013).

Recientemente, en el balneario Santa Regina del citado departamento (Figuras 1 y 2), se ha reportado un yacimiento con mamíferos cuaternarios procedentes de rocas aflorantes en las barrancas y plataforma de abrasión de la playa (Perea *et al.*, 2018; Badín *et al.*, 2019; Silva *et al.*, 2019).

El objetivo del presente trabajo es profundizar en el estudio de esta mastofauna y su contexto estratigráfico a los efectos de evaluar las connotaciones taxonómicas, cronológicas y ambientales que surgen de las observaciones realizadas.

MATERIAL Y MÉTODOS

Se realizaron varias campañas de prospección, colecta y estudio del yacimiento fosilífero que motiva el presente trabajo. En la zona de estudio se efectuaron cateos manuales, se construyeron perfiles estratigráficos y se colectaron muestras sedimentológicas y fósiles, los cuales están depositados en la Colección Paleontológica (Vertebrados Fósiles) de la Facultad de Ciencias (FC-DPV). Los elementos óseos y dentarios fueron comparados con ejemplares fósiles y actuales de colecciones de dicha facultad y del Museo Nacional de Historia Natural de Montevideo, así como con descripciones en la bibliografía especializada (ver entre otros Alcaraz, 2010; Zamorano *et al.*, 2014; Mothé & Avilla, 2015; de Souza Junior *et al.*, 2018; Vargas-Peixoto *et al.*, 2019; Cuadrelli *et al.*, 2019).

La bioestratigrafía regional se fundamenta en los conceptos de Pascual *et al.* (1965), Cione & Tonni (2005) y obras allí citadas, en el marco formal de la Tabla Cronoestratigráfica Internacional (Cohen *et al.*, 2020).

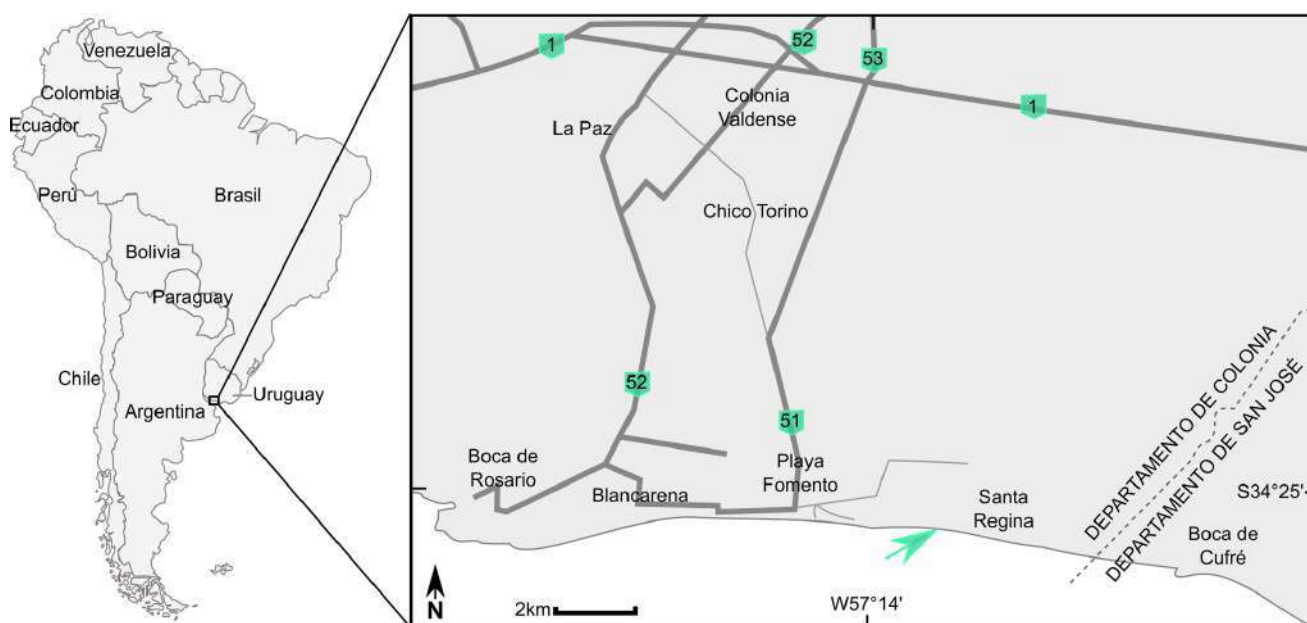


Figura 1. Ubicación geográfica de la localidad estudiada (Santa Regina, Departamento de Colonia, Uruguay), flecha verde.

Figure 1. Geographic location of the studied locality (Santa Regina, Colonia Department, Uruguay), green arrow.



Figura 2. Foto panorámica de la localidad. **Abreviatura: Q,** depósitos con mamíferos cuaternarios.

Figure 2. Panoramic photograph of the locality. **Abbreviation: Q,** deposits with Quaternary mammals.

Análisis radiométricos realizados en el laboratorio de AMS de la Universidad de Arizona, sobre la base de un fragmento de diente de *Toxodon* sp. (order #3412) y osículos dérmicos de *Xenarthra* indet. (order #3581) no arrojaron resultados por falta o escasez de colágeno en las muestras.

ESTRATIGRAFÍA Y TAFONOMÍA

En el balneario Santa Regina, los depósitos basales son asignables al Miembro San Pedro de la Formación Camacho (Martínez, 1994; Perea & Martínez, 2004). Estos están constituidos localmente por areniscas finas a medias, bien seleccionadas, de color verde grisáceo, con intercalaciones de niveles blanquecinos carbonáticos compuestos por coquinas alteradas (Figura 3A). Se destaca aquí la abundancia de la traza fósil *Maiakarichnus currani* Verde & Martínez, 2004 (Figura 3A), reportada únicamente para esta unidad en Uruguay (Verde & Martínez, 2004). En esta localidad, la Formación Camacho aflora esporádicamente en la plataforma de abrasión, cuando la marea está baja y la dinámica de los depósitos de arena reciente de la playa lo permiten (Figura 2).

Sobre la descrita unidad yace una limolita tenaz, de color amarillento-verdoso (nivel A, Figura 4), conteniendo varias piezas esqueléticas completas y asociadas espacialmente (Figura 3B), de un mismo individuo de *Notiomastodon platensis* (Ameghino, 1888). El sector superior de las barrancas (nivel B, Figura 4) está formado por fangolitas arenosas, con gravilla, cantos dispersos y abundantes restos de

mamíferos, en su mayoría fragmentarios, muchos con señales de rodamiento. Este nivel es de color gris verdoso en la base, se hace granodecreciente desde la plataforma de abrasión y, aproximadamente a 1 m de altura en las barrancas cambia de coloración, haciéndose predominantemente pardo-rojizo. A la misma altura se da una gran concentración de carbonatos y rizolitos, configurando un paleosuelo (Figura 3C). En este sector más cuspidal de las barrancas, los fósiles de mamíferos están representados por grandes fragmentos de corazas de gliptodontes sin señales de abrasión (Figura 3D). El nivel B es el de mayor potencia, llegando a tener un espesor de unos 5 m en algunos sectores de las barrancas (Figura 4).

PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA

MAMMALIA Linnaeus, 1758

XENARTHRA Cope, 1889

FOLIVORA Delsuc, Catzefflis, Stanhope & Douzery, 2001

MYLODONTIDAE Gill, 1872

Lestodon Gervais, 1855

Lestodon armatus Gervais, 1855
(Figuras 5Aa–Ab, B)

Material. FC-DPV-3120 astrágalo izquierdo (Figura 5Aa–Ab); FC-DPV-3121, astrágalo derecho algo incompleto (Figura 5B).



Figura 3. Diferentes afloramientos de los sedimentos que componen el perfil en la localidad estudiada y detalles de algunos fósiles contenidos en éstos. **A**, Formación Camacho con detalle de *Maiakarichnus currani* (**A'**); **B**, nivel A (ver texto y Figura 4), con detalle del húmero de *Notiomastodon platensis* (**B'**); **C**, nivel B (ver texto y Figura 4), con detalle del húmero de *Lycalopex gymnocercus* (**C'**); **D**, nivel B con gran porción de coraza de *Panochthus* sp. Escalas: **B'** = 20 cm; **C'** = 2 cm.

Figure 3. Different outcrops of the sediments that constitute the profile in the studied locality, and details of some fossils contained in these. **A**, Camacho Formation with detail of *Maiakarichnus currani* (**A'**); **B**, level A (see text, and Figure 4), with detail of the humerus of *Notiomastodon platensis* (**B'**); **C**, level B (see text, and Figure 4), with detail of the humerus of *Lycalopex gymnocercus* (**C'**); **D**, level B with great portion of *Panochthus* sp. carapace. Scale bars: **B'** = 20 cm; **C'** = 2 cm.

Medidas (mm). FC-DPV-3120, distancia mínima entre facetas discoidal y sustentacular, 46,5; distancia máxima entre ambas facetas, 83,5; altura máxima del proceso odontoideo desde su unión con la faceta discoidal, 58; máxima distancia entre el borde de unión de las facetas navicular con la cuboides y el borde distal de la faceta ectal, 153,5.

FC-DPV- 3121, distancia mínima entre facetas discoidal y sustentacular, 44,5; altura máxima del proceso odontoideo desde su unión con la faceta discoidal, 62.

Procedencia. Santa Regina, Colonia: nivel B (Figura 4).

Observaciones. Los dos astrágalos presentan la faceta cuboides convexa, característica de Mylodontinae. La separación entre las facetas ectal y sustentacular a través de un *sulcus tali* profundo, bien visible en ambos ejemplares descritos, los diferencian de los astrágalos de otros milodontinos y se ha utilizado como un carácter distintivo

de la especie *L. armatus* (Vargas-Peixoto *et al.*, 2019). Diversos estudios lo señalan vinculado a contextos abiertos y semiabiertos (Tomassini *et al.*, 2020 y referencias incluidas).

CINGULATA Illiger, 1811
GLYPTODONTIDAE Gray, 1869

Glyptodon Owen, 1839

Glyptodon sp.

Material. FCDPV- lotes 3092 y 3114 placas aisladas con señales de abrasión.

Procedencia. Santa Regina, Colonia: nivel B (Figura 4).

Observaciones. Por el grado de desgaste que presentan los osteodermos no se pueden observar caracteres distintivos que permitan su asignación específica.

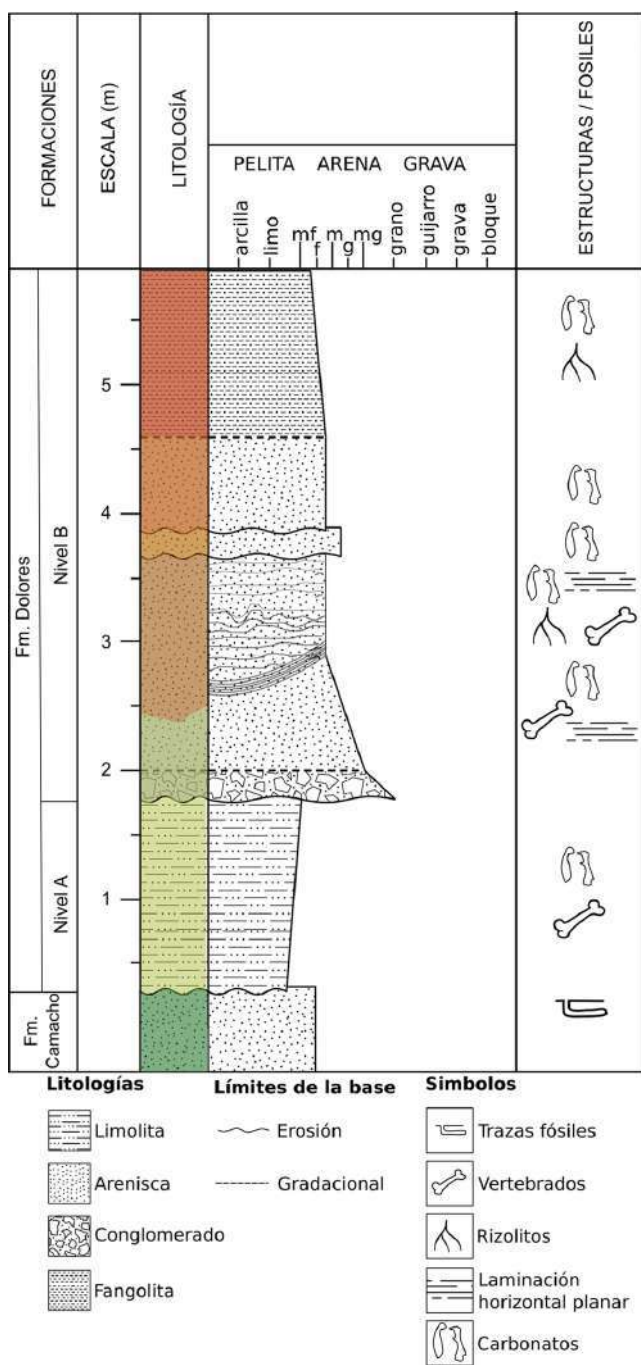


Figura 4. Perfil estratigráfico compuesto de la localidad estudiada.

Figure 4. Composite stratigraphic profile of the studied locality.

Glyptodon reticulatus Owen, 1845
(Figura 5Ca–Cb)

Material. FC-DPV-3091 (Figuras 5Ca–Cb), dos fragmentos de coraza asociados, uno dorsal con 20 osteodermos preservados, y otro lateral con 23 osteodermos, dos de estos marginales (del borde de la coraza).

Medidas (mm). Espesor máximo, 44; espesor mínimo, 21.

Procedencia. Santa Regina, Colonia: nivel B (Figura 4).

Observaciones. Estos fragmentos de coraza se asignan a *G. reticulatus*, por el patrón de ornamentación de la coraza dorsal claramente reticular, osteodermos con surcos profundos y forámenes exclusivamente ubicados en la intersección de los surcos anulares con los radiales de acuerdo a Cuadrelli *et al.* (2019). Es importante destacar que utilizamos el criterio de Cuadrelli *et al.* (2019), de incluir *G. clavipes* en la sinonimia de *G. reticulatus*. Estos autores lo asocian con ambientes abiertos y semiabiertos.

Panochthus Burmeister, 1866

Panochthus sp.
(Figura 5D)

Material. FC-DPV-3305, fragmento de coraza con 7 osteodermos (Figura 5D).

Medidas (mm). Espesor máximo, 35.

Procedencia. Santa Regina, Colonia: nivel B (Figura 4).

Observaciones. Las características de los osteodermos “... gruesos, de superficie poligonal, con tubérculos poligonales pequeños y todos de tamaño similar...” (Zamorano *et al.*, 2014: 4), permite atribuir el material al género *Panochthus*, pero al tratarse de un fragmento pequeño de coraza no es posible asignarlo a ninguna de las especies.

PAMPATHERIIDAE Paula Couto, 1954

PAMPATHERIIDAE indet.
(Figura 5E)

Material. FC-DPV-3094, fragmento de osteodermo (Figura 5E); FC-DPV-3122, lote de 4 fragmentos de osteodermos.

Medidas. El espesor de los osteodermos oscila entre los 5 y 7 mm.

Procedencia. Santa Regina, Colonia: nivel B (Figura 4).

Observaciones. Debido a su preservación (todos los fragmentos presentan evidentes señales de rodamiento) se hace muy difícil su asignación taxonómica a un nivel más preciso.

PROBOSCIDEA Illiger, 1811
GOMPHOTHERIIDAE Cabrera, 1929

Notiomastodon Cabrera, 1929

Notiomastodon platensis (Ameghino, 1888)
(Figura 6A)

Material. FC-DPV-3103, m3 derecho (Figura 6A).

Medidas (mm). Longitud, 199,5; ancho máximo a nivel del penúltimo lófido, 73,6.

Procedencia. Santa Regina, Colonia: nivel A (Figura 4).

Observaciones. Molar elongado, con cinco lófidios bien acusados y talónido muy reducido; presenta un importante desgaste en el primer lófido, haciéndose gradual hasta el cuarto lófido, mostrando características de la especie,

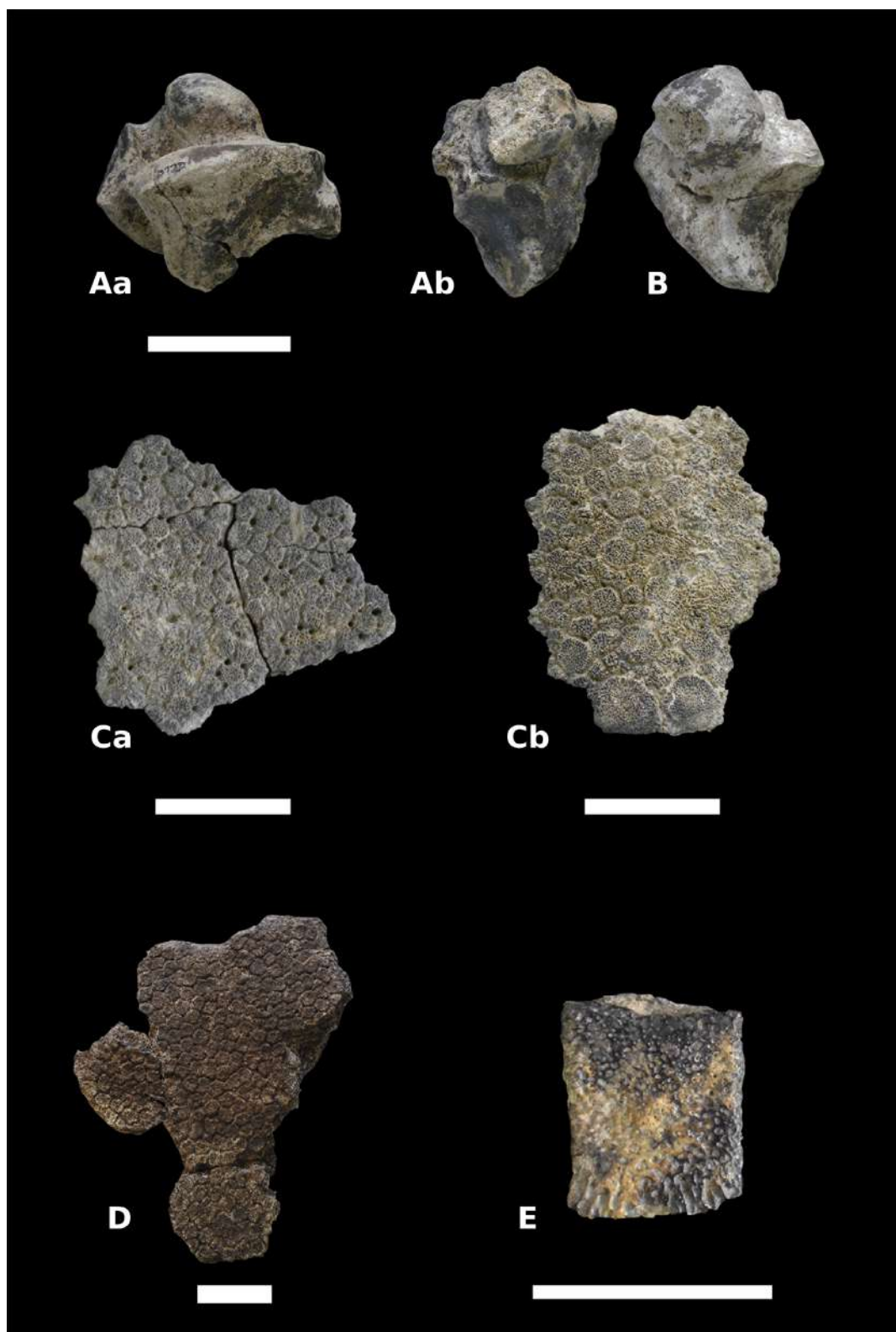


Figura 5. Fauna descrita, Xenarthra: **Aa**, astrágalo izquierdo de *Lestodon armatus* FC-DPV-3120, en vista lateral; **Ab**, el mismo ejemplar en vista plantar; **B**, astrágalo derecho de *Lestodon armatus* FC-DPV-3121, en vista plantar; **Ca**, fragmento de coraza de la parte dorsal de *Glyptodon reticulatus* FC-DPV-3091; **Cb**, fragmento de coraza de la parte lateral del mismo ejemplar; **D**, fragmento de coraza de *Panochthus* sp. FC-DPV-3305; **E**, fragmento de osteodermo de Pampatheriidae indet. FC-DPV-3094. Escalas: A–C = 10 cm; D, E = 4 cm.

Figure 5. Described fauna, Xenarthra: **Aa**, left astragalus of *Lestodon armatus* FC-DPV-3120, in lateral view; **Ab**, the same specimen in plantar view; **B**, right astragalus of *Lestodon armatus* FC-DPV-3121, in plantar view; **Ca**, fragment of dorsal part of carapace of *Glyptodon reticulatus* FC-DPV-3091; **Cb**, fragment of carapace of the lateral part of the same specimen; **D**, fragment of carapace of *Panochthus* sp. FC-DPV-3305; **E**, fragment of osteoderm of Pampatheriidae indet. FC-DPV-3094. Scale bars: A–C = 10 cm; D, E = 4 cm.



Figura 6. Fauna descrita, Afrotheria, Laurasiatheria: **A**, molar inferior derecho de *Notiomastodon platensis* FC-DPV-3103; **B**, premolar inferior izquierdo, de *Toxodon* cf. *T. platensis* FC-DPV-3095; **C**, fragmento craneano derecho con porción de asta de *Morenelaphus* sp. FC-DPV-3097; **D**, gran porción de húmero derecho de *Lycalopex gymnocercus* FC-DPV-3093. Escalas = 5 cm.

Figure 6. Described fauna, Afrotheria, Laurasiatheria: **A**, right lower molar of *Notiomastodon platensis* FC-DPV-3103; **B**, left lower premolar of *Toxodon* cf. *T. platensis* FC-DPV-3095; **C**, fragment of right part of the skull with portion of antler of *Morenelaphus* sp. FC-DPV-3097; **D**, large portion of right humerus of *Lycalopex gymnocercus* FC-DPV-3093. Scale bars = 5 cm.

como figuras de esmalte sinuosas y abundantes conodontes internos. Se observa una fuerte capa de cemento bordeando prácticamente todos los conodontes, conodontes y el cingulo mesial. Los argumentos morfológicos aportados por Mothé & Avilla (2015) nos hacen reconocer como válido el género *Notiomastodon*. Solo se pudo rescatar el referido material, pero otras partes del esqueleto del mismo espécimen, entre éstas un húmero (Figura 3B), se encuentran soterradas en la playa, normalmente bajo agua, por lo que resulta muy difícil llevar a cabo su extracción definitiva (Figura 3). Estudios paleoecológicos vinculan el taxón en estas latitudes a ambientes abiertos y semiabiertos (Lopes *et al.*, 2013).

NOTOUNGULATA Roth, 1903
TOXODONTIDAE Gervais, 1847

Toxodon Owen, 1837

Toxodon cf. *T. platensis* Owen, 1837
(Figura 6B)

Material. FC-DPV-3095, pm2 izquierdo (Figura 6B).

Medidas (mm). Diámetro anteroposterior, 16,1; diámetro transversal, 7,7.

Procedencia. Santa Regina, Colonia: nivel B (Figura 4).

Observaciones. Diente curvo y comprimido, con una banda de esmalte del lado labial; su superficie oclusal muestra un desgaste de contorno elipsoidal; no presenta pliegues de esmalte ni lófos internos. Esta morfología simple es común en *Toxodon platensis*, pero solo el hallazgo de material más significativo permitirá confirmar la presencia de esta especie. De acuerdo a análisis paleoecológicos, se lo asocia en estas latitudes mayormente a espacios abiertos a semiabiertos dominados por pasturas (Lopes *et al.*, 2013; Prado *et al.*, 2015).

CETARTIODACTYLA Montgelard,
Catzefflis & Douzery, 1997
CERVIDAE Goldfuss, 1820

Morenelaphus Carette, 1922

Morenelaphus sp.
(Figura 6C)

Material. FC-DPV-3097, frontal derecho con ceratóforo y parte de la órbita, porción del parietal derecho, roseta, pedúnculo circular, porción anterior de la garceta bifida y base de la rama principal del asta (Figura 6C).

Medidas (mm). Diámetro máximo de la base del asta en la unión con el frontal, 35.

Procedencia. Santa Regina, Colonia: nivel B (Figura 4).

Observaciones. Para la descripción y diagnóstico se siguieron los criterios utilizados por Alcaraz (2010). El material figurado se asigna al género *Morenelaphus* en base a las siguientes características: astas dicotómicas bifurcadas, base del asta con roseta fuertemente marcada y formada por excrecencias

óseas circulares soldadas, pedúnculo desarrollado, superficie con tubérculos. Recientes estudios sugieren su asociación a ambientes de pasturas semiarboladas (Tomassini *et al.*, 2020; Rotti *et al.*, 2021 y referencias allí citadas).

CARNIVORA Bowdich, 1821
CANIDAE Fischer, 1817

Lycalopex Burmeister, 1854

Lycalopex gymnocercus (Fischer, 1814)
(Figura 6D)

Material. FC-DPV-3093, gran porción de húmero derecho, sin epífisis proximal (Figura 6D).

Medidas (en mm). Longitud total de la pieza, 102,06; diámetro mínimo transversal de la diáfisis, 8,07; diámetro mínimo anteroposterior de la diáfisis, 9,11; máximo ancho distal, 20,45; máximo diámetro distal anteroposterior, 15,10.

Procedencia. Santa Regina, Colonia: nivel B (Figura 4).

Observaciones. Material levemente carbonatado y algo fracturado, en particular su extremo proximal. Dentro del género *Lycalopex*, corresponde a una especie de gracilidad similar a la de *Lycalopex gymnocercus*; por otro lado, *Cerdocyon thous* es considerablemente más robusto (de Souza Junior *et al.*, 2018). La diáfisis es comprimida y levemente torsionada. La cresta deltoidea posee un desarrollo bastante torsionada. La cresta deltoidea posee un desarrollo bastante similar a *L. gymnocercus* (ver de Souza Junior *et al.*, 2018) y comparativamente algo menor a la de *C. thous*. En la epífisis distal se destaca, en vista dorsal, la tróclea, que no se proyecta tan distalmente respecto del capítulo (este último se encuentra muy levemente fracturado). El foramen supratroclear está bien definido, comunica a la fosa radial y olecraneana (de Souza Junior *et al.*, 2018). En el extremo lateral externo se identifican la cresta supracondilar lateral y el epicóndilo lateral, este último de forma cóncava acentuada. En el extremo lateral interno se observa el epicóndilo medial, el cual se proyecta hacia afuera y es más prominente que el epicóndilo lateral (de Souza Junior *et al.*, 2018). Las dimensiones de este ejemplar son congruentes con aquellas de *Lycalopex gymnocercus* (de Souza Junior *et al.*, 2018). Esto, sumado también a su forma general y gracilidad, permite asignarlo a la referida especie. Este espécimen fue descrito preliminarmente por Manzuetti *et al.* (2019). Debido a que la epífisis distal se encuentra fusionada a la diáfisis se infiere que se trata de un individuo adulto. Por último, *L. gymnocercus* habita bajo diferentes condiciones ambientales, aunque principalmente puede ser encontrado en áreas abiertas de clima subhúmedo a seco (Lucherini & Luengos Vidal, 2008; Schiaffini *et al.*, 2019; Manzuetti *et al.*, 2020).

DISCUSIÓN

Bioestratigrafía y edad

Lestodon armatus se registra en el Pleistoceno principalmente en la parte meridional y sudeste de Sudamérica (Vargas-Peixoto *et al.*, 2019). En Uruguay la especie *L.*

armatus se cita para la Formación Sopas, unidad con abundantes datos numéricos y fauna asignables al Pleistoceno Superior (Ubilla & Martínez, 2016).

Glyptodon reticulatus es típico del Lujanense (Cuadrelli *et al.*, 2019), edad que se corresponde con los pisos formales Pleistoceno Superior y Groenlandiense. En Uruguay esta especie se registra en las formaciones Sopas y Dolores (Ubilla & Martínez, 2016). Ha sido referido (como *G. clavipes*) para estratos datados (OSL, AMS), y referidos a la Formación Dolores, como finipleistoceno (Ubilla *et al.*, 2018). *Panochthus* se registra en los pisos/edades Ensenadense a Lujanense (Zamorano *et al.*, 2014), lo que abarca toda la Serie Pleistoceno hasta el Piso Groenlandiense inclusive. En Uruguay se ha reportado en las formaciones Sopas y Dolores (Ubilla & Martínez, 2016). Esta última unidad se considera por su fauna y dataciones numéricas Pleistoceno Superior-Groenlandiense (Ubilla & Martínez, 2016).

Notiomastodon platensis es una especie exclusivamente sudamericana que se registra desde el Ensenadense al Lujanense, siendo muy frecuente en la última edad (Mothé *et al.*, 2016). En Uruguay se encuentra en las formaciones Libertad y Dolores (Corona *et al.*, 2012; Perea & Alberdi, 2015).

De confirmarse la presencia de *Toxodon platensis* en los depósitos estudiados, esta especie estaría aportando más datos a la discusión cronoestratigráfica, pues se registra en la región desde el Bonaerense (Cione & Tonni, 2005), siendo frecuente en el Lujanense (Bond, 1999; Miño-Boilini *et al.*, 2006), es decir que se extendería desde el Chibaniense medio hasta el Groenlandiense. En Uruguay se cita para las formaciones Sopas y Dolores (Ubilla & Martínez, 2016).

Morenelaphus se registra desde el Bonaerense al Lujanense de Argentina, Uruguay, Paraguay y Brasil, aunque hay un fechado muy moderno para este último país de $3,8 \pm 0,5$ mil años AP (Bonisnoni-Pêgo, 2014). En Uruguay se registra en las formaciones Sopas y Dolores (Ubilla & Martínez, 2016). En particular para la Formación Dolores, ha sido hallado en depósitos datados (OSL, AMS) como finipleistocenos-holocenos tempranos (Ubilla *et al.*, 2018).

Lycalopex gymnocercus se registra desde el Ensenadense y es frecuente en el Lujanense (Prevosti & Forasiepi, 2018; Manzuetti *et al.*, 2020). En Uruguay se describen restos de esta especie para la Formación Sopas (Manzuetti *et al.*, 2020).

Ubilla & Perea (1999) citan la presencia de *Lestodon armatus*, *Glyptodon clavipes* (= *G. reticulatus*, ver Cuadrelli *et al.*, 2019) y *Morenelaphus* sp. para las formaciones Libertad o Dolores en el sur de Uruguay.

Fariña *et al.* (2013) describen un acúmulo osario con predominio de *Lestodon armatus* y la presencia de *Glyptodon clavipes* (= *G. reticulatus*, ver Cuadrelli *et al.*, 2019), *Stegomastodon* (= *Notiomastodon platensis*, ver Mothé & Avilla, 2015; Perea & Alberdi, 2015) y *Toxodon platensis*, entre otros, para el Arroyo del Vizcaíno, sur de Uruguay, asociado a dataciones numéricas que rondan los 30000 años, pero no lo refieren a ninguna unidad litoestratigráfica formal (ver también Fariña *et al.*, 2014; Suárez *et al.*, 2014).

Litoestratigrafía y tafonomía

La hipótesis principal considera a los niveles superiores del perfil (nivel A y nivel B, Figura 4) formados como consecuencia de un mismo evento sedimentario, representando dos fenómenos estrechamente asociados: planicies de inundación (nivel A) y aluviones (nivel B). Los rasgos tafonómicos que se observan en ambos niveles son concordantes con lo antedicho, piezas óseas desarticuladas, aunque completas y asociadas en el nivel A y fragmentos óseos desarticulados, aislados, fracturados y desgastados en el nivel B.

Los atributos litoestratigráficos descritos para las rocas portadoras de esta fauna son coincidentes con los de la Formación Dolores, caracterizada por limolitas amarronadas a gris verdosas, y pelitas y areniscas gravilosas con matriz arcillosa (Goso, 1972; Ubilla & Martínez, 2016). Pascale *et al.* (2019) asignan preliminarmente las mismas rocas a la Formación Raigón, la cual se caracteriza por niveles arenosos y conglomerádicos, incluyendo estratificación cruzada, con intercalaciones de arcillas-limosas verdosas y presencia de loess amarronados en el tope de la unidad (Bossi *et al.*, 2009; Ubilla & Martínez, 2016). En base a los resultados litoestratigráficos reportados en el presente trabajo (Bossi *et al.*, 2009; Perea *et al.*, 2013; Ubilla & Martínez, 2016), se descarta la asignación de la Fauna Local de Santa Regina a la Formación Raigón.

Paleoambientes

El yacimiento estudiado, por la litología y tafonomía descritas, probablemente tiene su origen a través de depósitos de aluvión, flujos de barro y planicies de inundación, con un importante componente eólico, episodios de evolución de paleosuelos y eventuales aportes fluviales. Entre los mamíferos que contiene, *Lestodon armatus*, *Glyptodon reticulatus*, *Notiomastodon platensis*, *Lycalopex gymnocercus* y *Toxodon* muestran un estrecho vínculo de los ambientes sedimentarios estudiados con paisajes predominantes de áreas abiertas o semi abiertas, con pastizales y arbustos, mientras que *Morenelaphus* también indica la probable presencia de algunas áreas más arboladas (Lopes *et al.*, 2013; Prado *et al.*, 2015; Irrazábal & Rey, 2015; Cuadrelli *et al.*, 2019; Manzuetti *et al.*, 2020; Tomassini *et al.*, 2020).

CONCLUSIONES

En el conjunto mastofaunístico descrito destaca como indicador cronoestratigráfico *Glyptodon reticulatus*, especie característica del Piso/Edad regional Lujanense (Pleistoceno Superior-Groenlandiense).

Toxodon platensis y *Morenelaphus* están presentes desde el Bonaerense (Chibaniense medio y tardío) y son comunes en el Lujanense. Los demás taxa descritos también representan bien el Lujanense, aunque se encuentran también en unidades más antiguas o llegan hasta el presente.

En suma, esta asociación coincide con el Lujanense, siendo todos los taxa registrados representativos de dicha edad, con una especie exclusiva de la misma.

Las descritas características litoestratigráficas de los depósitos contentivos de esta fauna permiten asignarlos a la Formación Dolores, la cual tanto por información bioestratigráfica como por edades numéricas es referida esencialmente al Pleistoceno tardío. A excepción de *Lestodon armatus*, que se confirma para dicha unidad y *Lycalopex gymnocercus*, que se registra por primera vez en esta formación, el resto de los taxa son comunes en la misma.

El yacimiento analizado, de origen claramente continental, generado por flujos gravitacionales, depósitos eólicos retrabajados y planicies de inundación, se generó muy probablemente en vinculación con paisajes de áreas abiertas o semiabiertas con predominio de pastizales, tal como lo indican las características paleoautoecológicas de varios representantes de su fauna, en particular *Lestodon armatus*, *Glyptodon reticulatus*, *Notiomastodon platensis*, *Lycalopex gymnocercus* y la probable presencia de *Toxodon platensis*.

AGRADECIMIENTOS

A M. Gómez, quien, junto a otros vecinos del Balneario Santa Regina en el año 2017, nos brindó los datos geográficos y primeros restos fósiles de la localidad. Al editor asociado K. Porpino y dos revisores anónimos, quienes aportaron sustanciales sugerencias para la mejora del manuscrito. Este trabajo se llevó a cabo con el apoyo parcial de CSIC/UdelaR, PEDECIBA y ANII, Uruguay.

REFERENCIAS

- Alcaraz, M.A. 2010. *Sistemática de los cérvidos (Mammalia, Artiodactyla) del Pleistoceno de las áreas extraandinas de Argentina*. Universidad Nacional de La Plata, Ph.D. thesis, 317 p.
- Ameghino, F. 1888. *Rápidas diagnosis de algunos mamíferos fósiles nuevos de la República Argentina*. Buenos Aires, Imprenta de Pablo E. Coni e Hijos, 17 p.
- Badín, A.C.; Cocorel, E.; Silva, E.; Perea, D.; Manzuetti, A.; Montenegro, F.; Batista, A.; Corona, A. & Verde, M. 2019. Análisis estratigráfico de la localidad fosilífera Santa Regina (Colonia, Uruguay). In: CONGRESO URUGUAYO DE GEOLOGÍA, 9, 2019. *Resúmenes*, Trinidad, p. 244.
- Beilinson, E.; Gasparini, G.M.; Tomassini, R.L.; Zárate, M.A.; Deschamps, C.M.; Barendregt, R.W. & Rabassa J. 2017. The Quequén Salado River basin: Geology and biochronostratigraphy of the Mio-Pliocene boundary in the southern Pampean plain, Argentina. *Journal of South American Earth Sciences*, **76**: 362–374. doi:10.1016/j.jsames.2017.04.002
- Bond, M. 1999. Quaternary native ungulates of South America: a synthesis. In: J. Rabassa & M. Salemmme (eds.) *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula*, vol. 12, A. A. Balkema, p. 177–205.
- Bonissoni-Pêgo, F. 2014. *Revisão taxonômica de Morenelaphus Carette, 1922 (Cetartiodactyla, Cervidae): uma abordagem morfológica dentária*. Universidade Federal do Estado do Rio de Janeiro, M.Sc. thesis, 74 p.
- Bossi, J.; Ortiz, A. & Perea, D. 2009. Pliocene to Middle Pleistocene in Uruguay: A model of climate evolution. *Quaternary International*, **210**:37–43. doi:10.1016/j.quaint.2009.08.011
- Bowdich, T.E. 1821. *An Analysis of the Natural Classifications of Mammalia for the use of Students and Travelers*. Paris, J. Smith, 115 p.
- Burmeister, H. 1854. *Sistematische Übersicht der Thiere Brasiliens, Welche während einer Reise 311 durch die Provinzen von Rio de Janeiro und Minas Geraes gesammelt oder beobachtet Wurden. T. I Säugethiere (Mammalia)*. Berlin, Georg Reimer, 341 p.
- Burmeister, G. 1866. Lista de los mamíferos fósiles del terreno diluviano. *Anales del Museo Público de Buenos Aires*, **3**:121–232.
- Cabrera, A. 1929. Una revisión de los Mastodontes Argentinos. *Revista del Museo de la Plata*, **32**:61–144.
- Carette, E. 1922. Cérvidos actuales y fósiles de Sud América. Revisión de las formas extinguidas pampeanas. *Revista del Museo de La Plata*, **26**:393–472.
- Cione, A. & Tonni E.P. 2005. Bioestratigrafía basada en mamíferos del Cenozoico superior de la provincia de Buenos Aires, Argentina. In: R.E. de Barrio; R.O. Etcheverry; M.F. Caballé & E. Llambías (eds.) *Relatorio del XVIº Cong. Geol. Arg. La Plata*, p. 183–200.
- Cohen, K.M.; Finney, S.C.; Gibbard, P.L. & Fan, J.-X. 2020. The ICS International Chronostratigraphic Chart. *Episodes*, **36**:199–204.
- Cope, E.D. 1889. The Edentata of North America. *American Naturalist*, **23**:657–664.
- Corona, A.; Perea, D. & McDonald, H.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**:1214–1225. doi:10.1080/02724634.2013.764311
- 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**:514–525.
- Cuadrelli, F.; Zurita, A.E.; Toriño, P.; Miño-Boilini, A.N.; Rodríguez-Bualó, S.; Perea, D. & Acuña-Suárez, G.E. 2019. Late Pleistocene Glyptodontinae (Mammalia, Xenarthra, Glyptodontidae) from southern South America: a comprehensive review. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **38**:e1525390. doi:10.1080/02724634.2018.1525390
- Delsuc, F.; Catzeflis, F.M.; Stanhope, M.J. & Douzery, E.J.P. 2001. The evolution of armadillos, anteaters and sloths depicted by nuclear and mitochondrial phylogenies: implications for the status of the enigmatic fossil *Eurotamandua*. *Proceedings of the Royal Society of London B*, **268**:1605–1615. doi:10.1098/rspb.2001.1702
- Fariña, R.A.; Tambusso, P.S.; Varela, L.; Czerwonogora, A.; Di Giacomo, M.; Musso, M.; Bracco, R. & Gascue, A. 2013. Arroyo del Vizcaíno, Uruguay: a fossil-rich 30-ka-old megafaunal locality with cut-marked bones. *Proceedings of the Royal Society B*, **281**:20132211. doi:10.1098/rspb.2013.2211
- Fariña, R.A.; Tambusso, P.S.; Varela, L.; Di Giacomo, M.; Musso, M.; Gascue, A. & Bracco, R. 2014. Among others, cut-marks are archaeological evidence: reply to 'Archaeological evidences are still missing: a comment on Fariña *et al.* Arroyo del Vizcaíno Site, Uruguay by Suárez *et al.* *Proceedings of the Royal Society B*, **281**:20141637. doi:10.1098/rspb.2014.1637
- Fischer, G. 1814. *Zoognosia tabulis synopticis illustrata*. Volumen Tertium. Mosquae, Nicolas Sergeidis Vsevolozsky, 341 p.
- Fischer, G. 1817. *Adversaria Zoologica. Mémoire Société Impériale Naturelle*, **5**:368–428.
- Gervais, F.L.P. 1847. Observations sur les mammifères fossiles du midi de la France. Deuxième partie. *Annales des Sciences Naturelles*, **8**:203–224.

- Gervais, P. 1855. Recherches sur les mammifères fossiles propres à l'Amérique méridionale. *Comptes rendus des séances de l'Académie des Sciences*, **40**:1112–1114.
- Gill, T. 1872. Arrangement of the families of mammals with analytical tables. *Smithsonian Miscellaneous Collections*, **11**:1–98.
- Goldfuss, G.A. 1820. *Handbuch der Zoologie. Erste Abteilung*. Nürnberg, Schrag, 696 p.
- Goso, H. 1972. *Cuaternalario*. Montevideo, Programa de Estudio y Levantamiento de Suelos, Ministerio de Ganadería Agricultura y Pesca, Informe interno, 12 p.
- Goso, H. & Bossi, J. 1966. Cenozoico. In: J. Bossi (ed.) *Geología del Uruguay*, Departamento de Publicaciones, Universidad de la República, 469 p.
- Gray, J.E. 1869. *Catalogue of carnivorous, pachydermatous and edentate Mammalia in the British Museum*. London, British Museum of Natural History, 398 p.
- Illiger, C. 1811. *Prodromus systematis mammalium et avium; additis terminis zoographicis utriusque classis, eorumque versione germanica*. Berlin, C. Salfeld, 301 p.
- Irrazábal, L. & Rey, L. 2015. Nuevos registros de mamíferos fósiles cuaternarios en el arroyo Saladillo, Parque Regional Sur (Rosario, Santa Fe). *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales*, **17**:135–146.
- Linnaeus, C. 1758. *Systema Naturae per regna tri naturae secundum clasiss, ordines, genera, especies cum characteribus, differentiis synonymis loci*. Tomus I, Editio decima, reformata. Olmia, Laurentius Salvius, 824 p.
- Lopes, R.; Ribeiro, A.M.; Dillenburger, S. & Schultz, C. 2013. Late middle to late Pleistocene paleoecology and paleoenvironments in the coastal plain of Rio Grande do Sul State, Southern Brazil, from stable isotopes in fossils of *Toxodon* and *Stegomastodon*. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **369**:385–394. doi:10.1016/j.palaeo.2012.10.042
- Lucherini, M. & Luengos Vidal, E. 2008. *Lycalopex gymnocercus* (Carnivora: Canidae). *Mammalian Species*, **820**:1–9. doi:10.1644/820.1
- Manzuetti, A.; Perea, D.; Jones, W.; Ubilla, M.; Rinderknecht, A.; Badin, A.C. & Morosi, E. 2019. Nuevos registros de *Lycalopex gymnocercus* Fischer, 1814 (Carnivora, Canidae) para el Pleistoceno Tardío de Uruguay. *PE-APA-Suplemento Resúmenes*, **19**:R22.
- Manzuetti, A.; Ubilla, M.; Rinderknecht, A. & Perea, D. 2020. The pampas fox *Lycalopex gymnocercus* (Carnivora, Canidae) in the late Pleistocene of northern Uruguay. *Ameghiniana*, **57**:582–590.
- Martínez, S. 1994. *Bioestratigrafía (invertebrados) de la Formación Camacho (Mioceno, Uruguay)*. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, Ph.D. tesis, 288 p.
- Miño-Boilini, A.R.; Cerdeño, E. & Bond, M. 2006. Revisión del género *Toxodon* Owen, 1837 (Notoungulata: Toxodontidae) en el Pleistoceno de las provincias de Corrientes, Chaco y Santa Fe, Argentina. *Revista Española de Paleontología*, **21**:93–103.
- Montgelard, C.; Catzeflis, F. & Douzery, E. 1997. Phylogenetic relationships of Artiodactyls and Cetaceans (Mammalia) as deduced from the comparison of cytochrome b and 12S rRNA mitochondrial sequences. *Molecular Biology and Evolution*, **14**:550–559. doi:10.1093/oxfordjournals.molbev.a025792
- Mothé, D. & Avilla, L.S. 2015. Mythbusting evolutionary issues on South American Gomphotheriidae (Mammalia: Proboscidea). *Quaternary Science Reviews*, **110**:23–35. doi:10.1016/j.quascirev.2014.12.013
- Mothé, D. et al. 2016. Sixty years after 'The mastodonts of Brazil': The state of the art of South American proboscideans (Proboscidea, Gomphotheriidae). *Quaternary International*, **443**:52–64. doi:10.1016/j.quaint.2016.08.028
- Owen, R. 1837. A description of the cranium of the *Toxodon platensis*, a gigantic extinct mammiferous species, referable by its dentition to the Rodentia, but with affinities to the Pachydermata and the herbivorous Cetacea. *Geological Society of London, Proceedings*, **2**:541–542.
- Owen, R. 1839. Description of a tooth and part of the skeleton of the *Glyptodon*, a large quadruped of the edentate order, to which belongs the tessellated bony armor figured by Mr CLIFT in his memoir on the remains of the *Megatherium*, brought to England by Sir Woodbine Parish, F. G. S. *Proceedings of the Geological Society of London*, **3**:108–113.
- Owen, R. 1845. *Descriptive and Illustrated Catalogue of the Fossil Organic Remains of Mammalia and Aves Contained in the Museum*. London, Museum of the Royal College of Surgeons of London, 96 p.
- Pascale, A.; Arduin, F. & Spoturno, J. 2019. Memoria explicativa preliminar de la carta geológica del sector este del departamento de Colonia. *Revista Investigaciones, Montevideo*, **2**:1–14.
- Pascual, R.; Ortega Hinojosa, E.J.; Gondar, D. & Tonni, E.P. 1965. Las edades del Cenozoico mamalífero de Argentina con especial atención a aquellas del territorio bonaerense. *Anales de la Comisión de Investigaciones Científicas de la provincia de Buenos Aires*, **6**:165–193.
- Paula Couto, C. de. 1954. Sobre um gliptodonte do Uruguai e um tatú fóssil do Brasil. *Divisão de Geologia e Mineralogia, Notas preliminares e Estudos*, **80**:1–10.
- Perea, D. & Alberdi, M.T. 2015. Los gonfoterídeos (Mammalia, Proboscidea) de Uruguay: taxonomía, estratigrafía y cronología. *Estudios Geológicos*, **71**:1–10.
- Perea, D.; Manzuetti, A.; Montenegro, F.; Badín, A.C.; Batista, A. & Corona, A. 2018. Nueva localidad fosilífera al sudoeste de Uruguay (Santa Regina, departamento de Colonia): primeros estudios sobre su paleomastofauna cuaternaria y perspectivas. In: CONGRESO URUGUAYO DE ZOOLOGÍA, 5, 2018. *Resúmenes*, Montevideo, p. 111.
- Perea, D. & Martínez, S. 2004. Estratigrafía del Mioceno–Pleistoceno en el litoral sur-oeste de Uruguay. In: G. Veroslavsky; M. Ubilla & S. Martínez (eds.) *Cuencas Sedimentarias de Uruguay, Cenozoico*, Ediciones DIRAC, p. 105–124.
- Perea, D.; Rinderknecht, A.; Ubilla, M.; Bostelmann, E. & Martínez, S. 2013. Mamíferos y Estratigrafía del Neógeno de Uruguay. *Asociación Paleontológica Argentina, Publicación Especial*, **14**:186–200.
- Perea, D.; Verde, M.; Toriño, P.; Montenegro, F.; Ubilla, M. & Manzuetti, A. 2020. A complex association of invertebrates, vertebrates and trace fossils in the marine Camacho Formation (late Miocene of Uruguay): biostratigraphy and paleoenvironments. *Ameghiniana*, **57**:266–277. doi:10.5710/AMGH.29.02.2020.3327
- Prado, J.; Martínez-Maza, C. & Alberdi, T. 2015. Megafauna extinction in South America: A new chronology for the Argentine Pampas. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **425**:41–49. doi:10.1016/j.palaeo.2015.02.026
- Prevosti, F. & Forasiepi, A. 2018. *Evolution of South American Mammalian Predators During the Cenozoic: Paleobiogeographic and Paleoenvironmental Contingencies*. Cham, Springer Geology, 196 p.

- Rinderknecht, A.; Rodríguez, J.; Bostelmann, E.; & Varela, S. 2010. Análisis tafonómico preliminar de un yacimiento del Pleistoceno tardío del Uruguay. In: CONGRESO URUGUAYO DE ZOOLOGÍA, 1, 2010. *Actas, Sociedad Zoológica Del Uruguay*, Montevideo, p. 5–10.
- Roth, S. 1903. Los ungulados sudamericanos. *Anales del Museo de La Plata (Sección Paleontología)*, **5**:1–36.
- Rotti, A.; Vezzosi, R.; Mothé, D. & Avilla, L. 2021. Rising from the ashes: The biggest South American deers (Cetartiodactyla: Cervidae) once roamed Northeast Brazil. *Journal of South American Earth Sciences*, **108**:103–154. doi:10.1016/j.jsames.2021.103154
- Schiaffini, M.I.; Segura, V. & Prevosti, F.J. 2019. Geographic variation in skull shape and size of the Pampas fox *Lycalopes gymnocercus* (Carnivora: Canidae) in Argentina. *Mammalian Biology*, **97**:50–58. doi:10.1016/j.mambio.2019.04.001
- Silva, E.; Badín, A.C.; Cocorel, E.; Perea, D.; Manzuetti, A.; Montenegro, F.; Batista, A.; Corona, A. & Verde, M. 2019. Análisis lito y bioestratigráfico preliminar de la localidad fosilífera Santa Regina (suroeste del departamento de Colonia). *PE-APA R4-Suplemento Resúmenes*, 19.
- Souza Junior, P. de; Santos, L.M.P.R.; Souza, E.C.; Souza, W.V.; Carvalho, N.C.; Anjos, B.L.; Ferreira, C.C. & Santos, A.L.Q. 2018. Osteologia do membro torácico de *Lycalopes gymnocercus* Fischer, 1814 (Carnivora, Mammalia): abordagens comparada, radiográfica e osteométrica. *Pesquisa Veterinária Brasileira*, **38**:195–221. doi:10.1590/1678-5150-PVB-5270
- Suárez, R.; Borrero, L.A.; Borrazzo, K.; Ubilla, M.; Martínez, S. & Perea, D. 2014. Archaeological evidences are still missing: a comment on Fariña *et al.* Arroyo del Vizcaíno site, Uruguay. *Proceedings of the Royal Society B*, **281**:20140449. doi:10.1098/rspb.2014.0449
- Tomassini, R.L.; Montalvo, C.I.; Deschamps, C.M. & Manera, T. 2013. Biostratigraphy and biochronology of the Monte Hermoso Formation (early Pliocene) at its type locality, Buenos Aires province, Argentina. *Journal of South American Earth Sciences*, **48**:31–42. doi:10.1016/j.jsames.2013.08.002
- Tomassini, R.L.; Montalvo, C.I.; Garrone, M.C.; Domingo, L.; Ferigolo, J.; Cruz, L.E.; Sanz-Perez, D.; Fernandez-Jalvo, Y. & Cerda, I.A. 2020. Gregariousness in the giant sloth *Lestodon* (Xenarthra): multiproxy approach of a bonebed from the Last Maximum Glacial of Argentine Pampas. *Scientific Reports*, **10**:10955. doi:10.1038/s41598-020-67863-0
- Ubilla, M. & Martínez, S. 2016. *Geology and Paleontology of the Quaternary of Uruguay*. Cham, Springer Briefs in Earth System Sciences, 77 p.
- Ubilla, M. & Perea, D. 1999. Quaternary vertebrates of Uruguay: biostratigraphy, biogeographic and climatic overview. *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula*, **12**:75–90.
- Ubilla, M.; Rinderknecht, A.; Corona, A. & Perea, D. 2018. 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*, **25**:291–300. doi:10.1007/s10914-017-9380-2
- Vargas-Peixoto, D.; Colusso, C.S.; Da-Rosa, A.A.S. & Kerber, L. 2019. A new record of *Lestodon armatus* Gervais, 1855 (Xenarthra, Mylodontidae) from the Quaternary of southern Brazil and remarks on its postcranial anatomy. *Historical Biology*, **33**:159–175. doi:10.1080/08912963.2019.1597075
- Verde, M. & Martínez, S. 2004. A new ichnogenus for crustacean trace fossils from the upper Miocene Camacho Formation of Uruguay. *Palaeontology*, **47**:39–49. doi:10.1111/j.0031-0239.2004.00346.x
- Zamorano, M.; Scillato-Yané, G.J. & Zurita, A.E. 2014. Revisión del género *Panochthus* (Xenarthra, Glyptodontidae). *Revista del Museo de La Plata, Sección Paleontología*, **14**:1–46.

Received in 15 July, 2021; accepted in 15 September, 2021.



The ocelot *Leopardus pardalis* (Linnaeus, 1758) (Carnivora, Felidae) in the late Pleistocene of Uruguay

Aldo Manzuetti, Martín Ubilla, Washington Jones, Daniel Perea & Francisco J. Prevosti

To cite this article: Aldo Manzuetti, Martín Ubilla, Washington Jones, Daniel Perea & Francisco J. Prevosti (2022): The ocelot *Leopardus pardalis* (Linnaeus, 1758) (Carnivora, Felidae) in the late Pleistocene of Uruguay, Historical Biology, DOI: [10.1080/08912963.2021.2023140](https://doi.org/10.1080/08912963.2021.2023140)

To link to this article: <https://doi.org/10.1080/08912963.2021.2023140>



View supplementary material [↗](#)



Published online: 13 Jan 2022.



Submit your article to this journal [↗](#)



View related articles [↗](#)



View Crossmark data [↗](#)



The ocelot *Leopardus pardalis* (Linnaeus, 1758) (Carnivora, Felidae) in the late Pleistocene of Uruguay

Aldo Manzuetti^a, Martín Ubilla^a, Washington Jones^b, Daniel Perea^a and Francisco J. Prevosti^{b,c,d}

^aDepartamento de Paleontología, Facultad de Ciencias (UdelaR), Montevideo, Uruguay; ^bDepartamento de Paleontología, Museo Nacional de Historia Natural, Montevideo, Uruguay; ^cMuseo de Ciencias Antropológicas y Naturales Universidad Nacional de La Rioja (UNLaR), La Rioja, Argentina; ^dConsejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), Argentina

ABSTRACT

The Felidae entered South America from North America during the Ensenadan Stage/Age (early to middle Pleistocene). For Uruguay, their fossil record is scarce but informative, although mostly of them correspond to large size felids (*Smilodon*, *Panthera onca*). In the present contribution, skull and mandibular remains are assigned, based on anatomical comparisons and numerical analyses, to *Leopardus pardalis*, which configure the first fossil record reliable documented of this feline in this country. These materials come from late Pleistocene rocks (the Sopas Formation) from northern Uruguay. Based on this remains, topics related to its palaeobiology and palaeoecology are discussed. In this way, during late Pleistocene in the territory of Uruguay, *L. pardalis* would have been the main predator on intermediate levels of the trophic chain, while supporting the possible development of dense and semi-open forest cover.

ARTICLE HISTORY

Received 10 December 2021
Accepted 22 December 2021

KEYWORDS

Leopardus pardalis; Sopas Formation; late Pleistocene; Uruguay

Introduction

Felidae are considered highly specialised terrestrial predators that occupy the top place in the trophic chain in their respective ecosystem, with clearly hypercarnivore diet (see Turner and Antón 1997; Goswami and Friscia 2010; Prevosti and Forasiepi 2018). According to molecular data and fossil record, these carnivores originated in Europe by late Eocene or early Oligocene, around 35–28 M. a., and then migrated to other continents during Miocene-Pleistocene (Johnson et al. 2006; Werdelin et al. 2010; Prevosti and Forasiepi 2018).

In particular, felids entered South America from North America forming part of the Great American Biotic Interchange (GABI) and the first appearance datum is in the Ensenadan Stage/Age (early to middle Pleistocene), along with most of placental carnivores and other groups, during the peak of the GABI (see Prevosti 2006; Soibelzon and Prevosti 2007, 2013; Woodburne 2010; Prevosti and Forasiepi 2018).

The existence of several lineages of felids that have inhabited South America is well accepted, representing two major groups: the extinct Machairodontinae, characterised by hypertrophied and transversally flattened upper canines (lineage Homotheriini and lineage Smilodontini) and the current Felinae, with rounded cross-section conical canines (lineage *Panthera*, lineage *Puma* and lineage *Leopardus*) (Turner and Antón 1997; Werdelin et al. 2010; Prevosti and Forasiepi 2018).

The ocelot *Leopardus pardalis* (Linnaeus 1758) is the third largest felid in South America (body mass 6.6–18.6 kg), after the jaguar and the puma, and the largest of the small spotted cats (De Oliveira et al. 2010; Payán Garrido and Soto Vargas 2012; see also Murray and Gardner 1997). Its distribution extends from southern Texas to Entre Ríos province in Argentina and sporadically northern Uruguay (Tacuarembó department), configuring the southernmost records today (Murray and Gardner 1997; De Oliveira et al. 2010; González and Sappa 2007; Bou et al. 2019 and references

therein; Eltink et al. 2020). According to their anatomy and molecular data, several subspecies were recognised throughout its vast geographical area; but currently, only two remains provisionally valid awaiting for further studies: *L. p. pardalis* in North and Central America and *L. p. mitis* mainly in South America (Kitchener et al. 2017 and references therein). Although this subspecies present certain differences in size and general colouration of their pelage, the limit of distribution is relative unclear (Kitchener et al. 2017 and references therein).

It should be noted that most part of the knowledge about fossil Felidae is related to large-sized taxa, for example *Smilodon* or *Panthera onca*, being the smallest species much less documented (see Prevosti 2006; Werdelin et al. 2010; Morales-Mejía et al. 2010; Prevosti and Forasiepi 2018; Prevosti et al. 2021).

In the present contribution, cranial and mandibular material assigned to *Leopardus pardalis* are described. This material was unearthed from sediments of the Sopas Formation (Lujanian Stage/Age) from northern Uruguay (Malo Creek, Tacuarembó department) (Figure 1). Based on this remains, topics related to its palaeobiology and palaeoecology are discussed.

Geological context

The Sopas Formation, which is located in northern Uruguay, is characterised by conglomerates with clay and calcareous matrices, conglomeratic sandstone, sandy siltstone and siltstone, usually in a fining-upward pattern, predominantly brownish in colour with a thickness of 5–8 m (Martínez and Ubilla 2004; Ubilla et al. 2016). Based on the mammalian fossil assemblage, this unit has been correlated with deposits from the late Pleistocene sequence of the Pampean region (Lujanian Stage/Age) (Ubilla et al. 2004). The radiocarbon Accelerator Mass Spectrometry (AMS ¹⁴C) and Optically Stimulated Luminescence (OSL) ages have correlated this unit mainly with MIS-3 (60–25 ka), although some outcrops

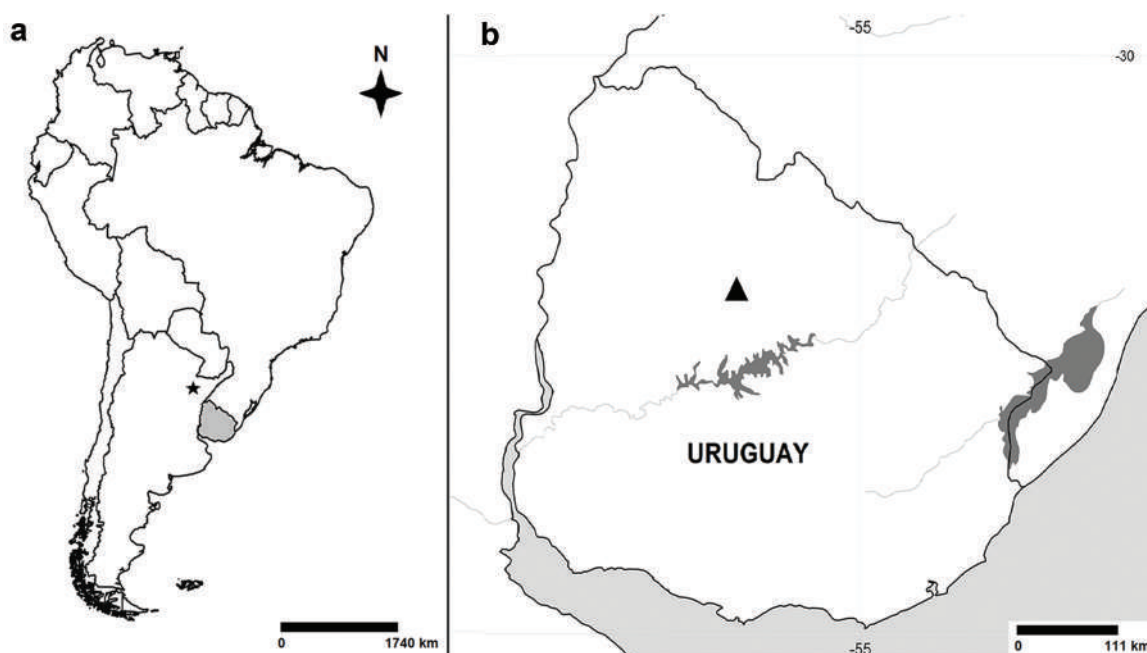


Figure 1. (a) approximately location of the fossil material assigned to ocelot by Prevosti et al. (2021) (black star: Toropí Creek, Corrientes province, Argentina), (b) map of Uruguay showing the location where the material FC-DPV was found (black triangle: Malo Creek, Tacuarembó department).

were dated at approximately 14 ka (Ubilla et al. 2016). For the locality of the studied material (Malo Creek, Tacuarembó department), a set of radiocarbon ages based on mollusc shell and OSL in sediments related to MIS-3 is available (Supplementary Material 1). The palaeontological content of the Sopas Formation suggests that these outcrops involve diverse environments (lacustrine–fluvial, open areas, semi-forested and dense vegetation) (Ubilla and Martínez 2016).

For the comparative analyses, material of *Leopardus pardalis*, *Leopardus geoffroyi*, *Puma concolor*, and Nearctic felids of similar size (*Lynx rufus* and *Lynx canadensis*) housed in MNHN, ZVC-M, and FC-DPV were used (Supplementary Material 2). Moreover, bibliographic material of the aforementioned felids along with other extant small South American felines such as *Herpailurus yagouaroundi*, *Leopardus jacobita*, and the extinct '*Felis*' *pumoides* according to Méndez-Alzola (1941b), Ray et al. (1963), Currier (1983), Seymour (1999), Larivière and Walton (1997), Murray and Gardner (1997), Chimento et al. (2014), Chimento and Dondas (2017), Prevosti et al. (2021) were also used. The dental nomenclature follows Berta (1987b).

Body mass estimates were made based on allometric equations formulated for extant felids (Van Valkenburgh 1990; Thackeray and Kieser 1992) using measurements of the first lower molar (Supplementary Material 3). To reduce the bias between the geometric mean and arithmetic mean, a correction factor (the ratio estimator, RE, that is the ratio between the average observed body masses of the sample and the average estimated body masses from the allometric equation) was used to correct this underestimation (see Smith 1993 and references therein).

Multivariate analyses (principal component analysis or PCA) were performed on the variance-covariance matrix of log10 transformed measurements using the statistical program PAST Version 2.09 (Hammer et al. 2001). The data used in this analyses were obtained from different sources (Merriam and Stock 1932; Méndez-Alzola 1941b; Seymour 1999; Chimento et al. 2014; Prevosti et al. 2021) (Supplementary Material 2).

All measurements were performed with digital calipers accurate to 0.01 mm and expressed in millimetres, following Von Den Driesch (1976) (Supplementary Material 4). The measurement following the letter 'e' indicates it is estimated due to the material preservation.

Abbreviations

Institutions

FC-DPV, Facultad de Ciencias- Colección Paleontológica (Vertebrados fósiles), Montevideo, Uruguay; **MNHN**, Museo Nacional de Historia Natural, Montevideo, Uruguay; **ZVC-M**, Colección de Vertebrados, Facultad de Ciencias – Sección Mamíferos, Montevideo, Uruguay.

Anatomical

Skull and upper dentition measurements: total length (**TL**), rostral width (**RW**), interorbital width (**IOW**), postorbital constriction (**POC**). Tooth row length incisors-P4 (**TRL I-P4**), upper diastema (**UD**), antero-posterior diameter of the canine (**CAP**), transverse diameter of the canine (**CML**), antero-posterior diameter of the P3 (**P3AP**), transverse diameter of the P3 (**P3ML**), antero-posterior diameter of the P4 (**P4AP**), transverse diameter of the P4 (**P4ML**).

Mandible and lower dentition measurements: total length (**TL**), height of the mandible at the posterior border of the m1 (**Hm1**), breadth of the mandible at the posterior border of the m1 (**Bm1**).

Tooth row length incisors-m1 (**TRL i-m1**), lower diastema (**LD**), antero-posterior diameter of the canine (**cAP**), transverse diameter of the canine (**cML**), antero-posterior diameter of the p3 (**p3AP**), transverse diameter of the p3 (**p3ML**), antero-posterior diameter of the p4 (**p4AP**), transverse diameter of the p4 (**p4ML**), antero-posterior diameter of the m1 (**m1 AP**), transverse diameter of the m1 (**m1 ML**).

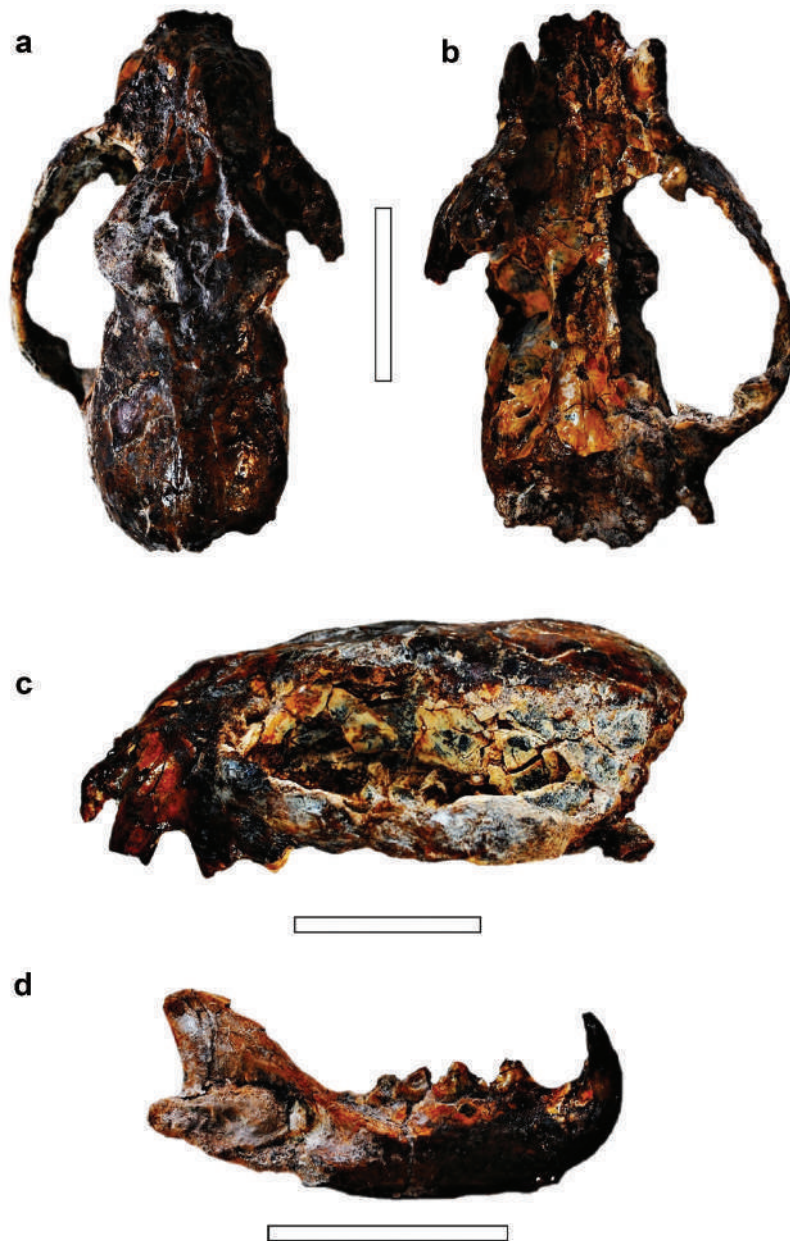


Figure 2. FC-DPV 2890, skull and right mandible. Skull in (a) dorsal view, (b) ventral view and (c) left lateral view. (d) right mandible in external view. Scale bar 5 cm.

Systematic palaeontology Order *Carnivora* Bowdich, 1821
Family *Felidae* Fischer von Waldheim, 1817 Sub-Family *Felinae*
Fischer von Waldheim, 1817 Genus *Leopardus* Gray,
1842 *Leopardus pardalis* (Linnaeus, 1758).

Referred material

FC-DPV 2890, skull and mandible (Figure 2, Table 1).

Geographic and stratigraphic location

Malo Creek, Tacuarembó department. Sopas Formation, late Pleistocene (see Figure 1).

Comparative description

The skull is slightly deformed, and is quite larger than and adult Geoffroy's cat (*Leopardus geoffroyi*) or the yaguarundi (*Herpailurus yagouaroundi*), and smaller than puma (*Puma concolor*), being roughly in the measurements similar to the ocelot *Leopardus pardalis* (see Merriam and Stock 1932; Méndez-Alzola 1941b; Currier 1983; Murray and Gardner 1997; Seymour 1999; Chimento and Dondas 2017).

In dorsal view, the left zygomatic arc preserved is wide and laterally extended; the postorbital process even broken is wide; the postorbital constriction is not well marked, much less than in living *Leopardus pardalis*. In lateral view, the rostrum is short, the skull is vaulted and the sagittal crest is

Table 1. Measurements, in mm, of the fossil material. Abbreviations in the text.

	FC-DPV 2890
Skull	
TL	138.40e
RW	40.36e
IOW	31.17e
POC	39.16e
TRL I-P4	56.74
UD	5.31
CAP	11.45
CML	7.68
P3AP	11.39
P3ML	5.73
P4AP	18.52
P4ML	8.18
Mandible	
TL	96.30
Hm1	22.28
Bm1	10.33
TRL i-m1	50.85
LD	6.48
cAP	9.81
cML	6.89
p3AP	10.67
p3ML	5.08
p4AP	11.93
p4ML	5.27
m1AP	12.06
m1ML	5.56

underdeveloped. In ventral view, the tympanic bulla is relatively narrow; the occipital region is quite broken. The right hemimandible, the best preserved of both mandibular rami, is high and robust, the angular process is fractured, the coronoid process is relatively low and extended in anteroposterior way; the masseteric fossa is quite deep and barely reaches the posterior border of the m1.

The dentition, even though is complete, is not well preserved; it is quite robust comparing with other species of the genus *Leopardus* (see Prevosti et al. 2021). The canines are conic and single-rooted. Comparatively, the upper canines are very robust with regards to their lower canines, as well as compared with upper canines of living *L. pardalis* of similar size (and therefore of the others species of this genus), *H. yagouaroundi*, and *Lynx* spp., and not so much than in *Puma concolor* (see Merriam and Stock 1932; Méndez-Alzola 1941b; Seymour 1999), resembling in robustness to those of '*Felis*' *pumoides*, particularly in anteroposterior length (see Chimento et al. 2014); the upper left canine is broken in transverse way. The P2 is absent (with no evidence of alveolus), as it happens in the genus *Lynx*, this characteristic is variable in *Leopardus* spp. (in particular *L. pardalis*), while in *P. concolor* the P2 is always present (Currier 1983; Larivière and Walton 1997; Murray and Gardner 1997). The material of '*Felis*' *pumoides* presents the alveolus of this tooth (Chimento et al. 2014). In the P3 the main cusp, the paracone, is well developed comparing the other cusps. The P4 is large and presents a development somewhat greater than *L. pardalis*, but with a protocone quite reduced, a variable feature in this species (Prevosti et al. 2021). The internally located protocone is closer to the parastyle than the paracone resembling *H. yagouaroundi*, *Puma concolor*, *Leopardus* spp. and *Lynx* spp., while the opposite happens in '*Felis*' *pumoides* (Larivière and Walton 1997; Chimento et al. 2014). The M1, very reduced, is partially preserved and displaced into the respective alveolus.

The mandibular diastema between the canine and the p3 is shorter than the length of this tooth, as usually occurs in *L. pardalis*, and in contrast to *Lynx* (see Ray et al. 1963; Prevosti et al. 2021). The main cusps of the p3 and p4 are quite large and robust; the p4 is

proportionally large regarding the m1 and also comparing with other species of the genus and with *Lynx* (Ray et al. 1963; Prevosti et al. 2021). The m1 is complete and matches the morphology of current felids, its posterior cusp (the protoconid) is very worn.

Remarks

According to the pronounced tooth wear observed, in particular in the m1, the specimen belongs to an adult individual.

The body mass estimations, using equations for extant felids based on m1 length (see Supplementary Material 3), provide an average value of around 13.4 kg (body mass range 12–14.7 kg), which is congruent with the body mass for *L. pardalis* (De Oliveira et al. 2010).

Multivariate analyses

The principal component analyses for the skull produced six components, of which the first explained more than 96% of the variance in the sample (Supplementary Material 5). When plotting the first two components, the material FC-DPV 2890 is located very close to the morphospace of *Leopardus pardalis* comparing with the other species used in this study (Figure 3(a)). The loading coefficients of the first component showed that the most influential variables were those related to the canine, but the contribution of the other measurements is significant (Supplementary Material 5).

The PCA performed for the mandible indicated nine components, among which PC1 explained almost 96% of the variance of the sample (Supplementary Material 5). When the values of the first two components were plotted, although it is evident an overlap between the *Lynx* and *L. pardalis* sample (largest and smallest specimens, respectively), and to some extent greater than observed for the skull PCA, the material FC-DPV 2890 clearly fell within the variability of the ocelot sample, towards the largest values of this distribution (Figure 3(b)). The loading coefficients of CP1 showed that the most influential variables were, as for the skull PCA, those related to the canine, with the contribution of the remaining measurements again very significant (Supplementary Material 5).

Discussion

Fossil record and palaeobiogeography

The Ocelot lineage (*Leopardus* spp.) is a monophyletic group, which based on molecular data diverged from the other groups of felids around 8 M.a. ago; and traditionally is comprised by 7 species (*Leopardus pardalis*, *L. tigrinus*, *L. wiedii*, *L. geoffroyi*, *L. colocolo*, *L. jacobita* and *L. guigna*) (Johnson et al. 2006; see also Prevosti 2006; Prevosti and Forasiepi 2018). This is subject of constant discussion and update of knowledge due to the new evidence arisen from their morphology, molecular and biogeographical data and environmental niche modelling, not discharging future changes in this regard (see Trigo et al. 2013; Pinedo-Castro and Ruiz-García 2020 and references therein; Nascimento et al. 2020).

However, despite the apparent current diversity, their fossil record is quite incomplete (Murray and Gardner 1997; Prevosti 2006; Prevosti et al. 2021). Within this lineage, *Leopardus vorohuensis* (= '*Felis*' *vorohuensis*) and *L. colocolo* would be the older taxa in South America, from Ensenadan Stage/Age (early to middle Pleistocene) from the Pampean region (see Prevosti 2006; Prevosti and Forasiepi 2018 and references therein; Prevosti et al. 2021). In particular, *L. pardalis* has been found in South America in late Pleistocene-early Holocene rocks in Brazil, Peru, in late Holocene sediments of Ecuador, and also in archaeological sites in Venezuela and Ecuador

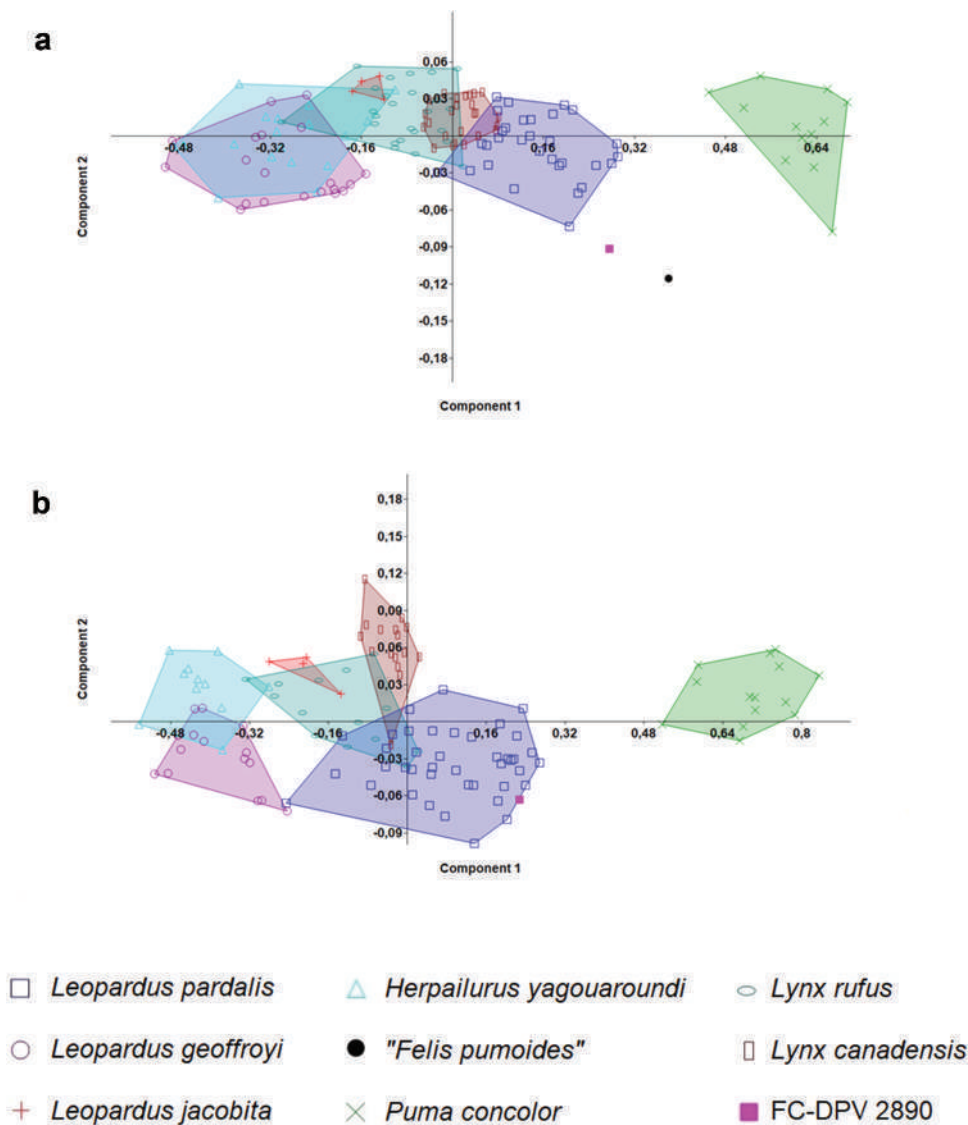


Figure 3. Biplot of the first two components of the PCA for the material FC-DPV 2890. (a) upper dental series; (b) mandible and lower dental series. The data of the comparative sample come from different sources (see material and methods).

(see Prevosti 2006; Prevosti and Forasiepi 2018 and references therein; Eltink et al. 2020; Prevosti et al. 2021). Recently, Prevosti et al. (2021) reported the first remains assigned to this species for the late Pleistocene of Argentina, which is the southernmost record in this country. *L. pardalis* has also been found in late Pleistocene sediments in North America (see Prevosti 2006; Prevosti and Forasiepi 2018; Prevosti et al. 2021 and references therein).

The morphology and proportions observed in the material FC-DPV 2890 are comparative coherent with *Leopardus pardalis*. Moreover, the numerical analyses are congruent with the aforementioned, showing a strong similarity with this felid.

However, as mentioned above, this fossil material shows some differences regarding the comparative sample of extant *L. pardalis* used in this study: a slightly larger size, the robustness of the upper canine and P4, and less marked postorbital constriction. An intraspecific variation could be invoked, that has already been reported for other fossil *L. pardalis* (Prevosti et al. 2021), but it cannot be ruled out that the fossil *L. pardalis* was in some extent different than living populations, and it could possibly belongs to a currently extinct subspecies, but more materials are needed to resolve this issue.

Postcranial bones doubtfully assigned to *L. pardalis* were referred for the Uruguayan fossil record (Ubilla et al. 2009; see also Perea et al. 2015), but not were properly described. Consequently, the remains here described are the first reliable documented fossil record of this species for the country. They were unearthed from the same levels where the postcranial bones were found (Malo Creek) and the possibility they belong to the same taxa or individual should not be discharged. This new specimen is located in the southernmost range of the palaeontological distribution of this species and extends it approximately some 500 km southeastern than the reported by Prevosti et al. (2021).

Paleoenvironmental and palaeobiological aspects

The habitat of *L. pardalis* comprises dense forested areas including riparian vegetation (Murray and Gardner 1997; De Oliveira et al. 2010), which is congruent with the environmental amplitude suggested for the Sopas Formation (see Geological context; Ubilla and Martínez 2016). In particular, the development of semi-forested to forested areas for this geological unit is based in the presence of

several taxa such as *Cariama* that requires trees to nest, *Tapirus*, *Hydrochoerus*, *Mazama* and also *Equus neogeus*, *Hippidion principale* and *Neolicaphrium recens* among others (Ubilla and Martínez 2016; Morosi and Ubilla 2017, 2019; Corona et al. 2019).

L. pardalis has been found in levels correlated with the MIS-5 c in northeastern Argentina (Corrientes province), according to OSL dates of 98 ka (Prevosti et al. 2021). The distributional modelling made by this authors support the presence of the ocelot in middle latitudes in the last interglacial period and in the last glacial maximum, suggesting a potential presence during the MIS-3. According to available data for the outcrops of Malo Creek where the material FC-DPV 2890 was found, this last possibility is supported and its prevalence in middle latitudes during the MIS-3 (60–25 ka) probably was facilitated by dense forest cover context possibly acting as refuge areas.

The ocelot is the largest felid in intermediate levels in the trophic chain, with the capacity to predate over a great variety of small to middle size mammals, mainly rodents, as well as birds, lizards, frogs and some invertebrate animals (Murray and Gardner 1997; Chinchilla 1997; De Oliveira et al. 2010; Prevosti and Forasiepi 2018). In the Sopas Formation stand out arguably potential prey such *Reithrodon* sp., *Lundomys molitor*, *Cavia* spp., *Galea* spp., *Microcavia criolloensis*, *Myocastor coypus*, and *Coendu magnus* (see Ubilla 1985, 2004; Prevosti et al. 2009; Ubilla and Martínez 2016), and also the opossum *Didelphis albiventris* (Manzuetti et al. 2020). Larger prey but much less common in its diet are *Tayassu* and *Mazama* (see Murray and Gardner 1997), both registered in this unit (Ubilla et al. 2004; Gasparini et al. 2013; Ubilla and Martínez 2016).

L. pardalis exhibits intrageneric competition mainly for food and also with *H. yagouaroundi*. In this way, tends to displace the smaller species impacting in a negative way in the number of individuals of those animals, which is known as the ‘ocelot effect’ (De Oliveira et al. 2010 and references therein). However, none of these taxa, aside from the ocelot here reported, are present in the fossil record in Uruguay.

Moreover, the ocelot coexists in much of his distribution range with *Puma concolor* and *Panthera onca*, top predators in South America (Currier 1983; Seymour 1989; Murray and Gardner 1997). In this regard, there are few similarities between the diet of the jaguar and the ocelot, which is related to the use of prey of certain body mass according to the size of the carnivore (Chinchilla 1997; Herrera et al. 2018). Likewise, although there is some kind of overlap between the ecological niche of the ocelot and the puma, which can lead to a certain competition between this two felines, the latter shows a marked preference for larger prey (Moreno et al. 2006). On the other hand, the ocelot can be, in extreme cases of interaction, prey of the aforementioned felids, among other predators (Seymour 1989; Murray and Gardner 1997; De Oliveira et al. 2010; De Oliveira and Pereira 2014; Perera-Romero et al. 2020). Both carnivores (*Panthera onca* and *Puma concolor*) are also found in the Sopas Formation (Ubilla 1985, 2004; Ubilla and Martínez 2016; Manzuetti et al. 2022), so it is expected that a trophic context of similar characteristics has also happened in the past.

Finally, there are few well-documented reports of interaction between *L. pardalis* and foxes. In particular, it happened with *Cerdocyon thous*, a medium size fox, which is recorded during late Pleistocene in Uruguay (Manzuetti et al. 2018). Such an interaction, although it can be interpreted as collateral, can sometimes be lethal to the fox (see Murray and Gardner 1997; De Oliveira and Pereira 2014 and references therein). However, the niche of *L. pardalis* could have partially coincided (at least in the smallest prey), during late Pleistocene with the diet inferred for the large extinct fox *Dusicyon avus* (10–14 kg), which is also found in Uruguay (Prevosti et al. 2009; Manzuetti et al. 2018). In this way, due to

the lack of information and also considering their possible eco-morphological differences, the direct competition for food between this feline and the mentioned large fox, whose diet is inferred that could have been somewhat more carnivorous than the living *Lycalopex culpaeus* (Prevosti et al. 2009, 2011, 2015), for the moment remains speculative.

Conclusions

The materials here described show, based on morphology and size variability, a clear affinity to the species *Leopardus pardalis*. These are the first fossil record reliable assigned to Uruguay, collected from the Sopas Formation (northern Uruguay), of levels related to the MIS-3 (late Pleistocene) and support the development of dense forest environments including riparian contexts. *L. pardalis* is a great predator in intermediate levels of the trophic chain, so during late Pleistocene in the territory of Uruguay their potential prey would have been mainly rodents. At last, this record enlarges its fossil distribution some 500 km to the south-eastern in South America.

Acknowledgments

Jorge S. Da Silva for collecting the specimen; Alejandra Rojas (FC-DPV) for allowing the study of the material; to her, Enrique González (MNHN), Melitta Meneghel and Raúl Maneyro (ZVC-M) for the comparative sample. To Editor in Chief Gareth Dyke, and two anonymous reviewers for the comments that improve an earlier version of this article. To the TSpace Library of University of Toronto (Rachel Wang) for free accessing to the openly accessible for public use of the PhD Thesis K. L. Seymour, year: 1999. Contribution to ANII project POS_NAC_2018_1_151199 (A. Manzuetti), and to ANPICYT (PICT 2019-2874) (F. J. Prevosti).

Disclosure statement

No potential conflict of interest was reported by the author(s).

Funding

This work was supported by the Agencia Nacional de Investigación e Innovación [ANII project POS_NAC_2018_1_151199]; Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica [ANPICYT (PICT 2019-2874)].

ORCID

Francisco J. Prevosti  <http://orcid.org/0000-0003-0511-4720>

References

- Berta A. 1987b. The sabercat *Smilodon gracilis* from Florida and a discussion of its relationships (Mammalia, Felidae, Smilodontini). *Bull Fla State Mus Biol Sci.* 31(1):1–63.
- Bou N, Cuyckens G, González E, Meneghel M. 2019. Conservation planning in Uruguay based on small felids (*Leopardus* spp.) as umbrella species. *Stud Neotrop Fauna Environ.* 54(3):169–180. doi:10.1080/01650521.2019.1669421.
- Bowdich T. E. 1821. An Analysis of the Natural Classifications of Mammalia for the Use of Students and Travelers. J. Smith. Paris; p. 115.
- Chimento N, Derguy M, Hemmer H. 2014. *Puma (Herpailurus) pumoides* (Castellanos, 1958) nov. comb. Comentarios sistemáticos y registro fósil. *Estud Geol.* 30(2):92–134.
- Chimento N, Dondas A. 2017. First record of *Puma concolor* (Mammalia, Felidae) in the early-middle Pleistocene of South America. *J Mamm Evol.* doi:10.1007/s10914-017-9385-x.
- Chinchilla F. 1997. La dieta del jaguar (*Panthera onca*), el puma (*Felis concolor*) y el manigordo (*Felis pardalis*) (Carnivora: felidae) en el Parque Nacional Corcovado, Costa Rica. *Rev Biol Trop.* 45(3):1223–1229.
- Corona A, Ubilla M, Perea D. 2019. New records and diet reconstruction using dental microwear analysis for *Neolicaphrium recens* Frenguelli, 1921 (Lipopterna, Protheriidae). *Andean Geol.* 46(1):153–167. doi:10.5027/andgeoV46n1-3136.

- Currier M. 1983. *Felis concolor*. Mammal Species. 200:7.
- De Oliveira T, Pereira J. 2014. Intraguild predation and interspecific killing as structuring forces of Carnivoran Communities in South America. J Mamm Evol. doi:10.1007/s10914-013-9251-4.
- De Oliveira T, Tortato M, Silveira L, Kasper C, Mazim F, Jácomo A, Lucherini M, Soares J, Marques R, Sunquist M. 2010. Ocelot ecology and its effect on the small-felid guild in the lowland Neotropics. In: Macdonald D, Loveridge A, editors. Biology and conservation of wild felids. Oxford (UK): Oxford University Press; p. 559–580.
- Eltink E, Castro M, Montefeltro C, Trindade Dantas M, Saldanha Scherer C, Victor de Oliveira M, Cardoso Langer M. 2020. Mammalian fossils from Gruta do Ioiô cave and past of the Chapada Diamantina, northeastern Brazil, using taphonomy, radiocarbon dating and paleoecology. J South Am Earth Sci. 98(102379). doi:10.1016/j.jsames.2019.102379.
- Fischer von Waldheim G. 1817. Adversaria Zoologica. Fasciculus primus. Quaedam ad Mammalium systema et genera illustranda. Memoires de la Societe imperiale des naturalistes de Moscou 5: 357–446.
- Gasparini G, Rodríguez S, Soibelzon L, Beilinson E, Soibelzon E, Missaglia R. 2013. *Tayassu pecari* (Link, 1795)(Mammalia, Cetartiodactyla): comments on its South American fossil record, taxonomy and paleobiogeography. Hist Biol. doi:10.1080/08912963.2013.858247.
- González E, Sappa A. 2007. Nuevos registros y status de conservación de cuatro especies de carnívoros raros o amenazados en Uruguay (Felidae y Canidae). Libro de Resúmenes XXI Jornadas Argentinas de Mastozoología; 6–9 de noviembre; Tafi del Valle (Tucumán, Argentina). p. 119.
- Goswami A, Friscia A. 2010. Carnivoran evolution: new views on phylogeny, form and function (Cambridge studies in morphology and molecules: new paradigms in evolutionary bio). New York (New York): Cambridge University Press; p. 524.
- Gray J. E. 1842. Descriptions of some new genera and fifty unrecorded species of Mammalia. Annals and Magazine of Natural History. 10: 255–267.
- Hammer O, Harper D, Ryan PD. 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. Palaeontol Electron. 4(1):9.
- Herrera H, J CE, Alfaro LD, Fuller TK, Montalvo V, Rodrigues F, Carrillo E. 2018. Time partitioning among jaguar *Panthera onca*, puma *Puma concolor* and ocelot *Leopardus pardalis* (Carnivora: felidae) in Costa Rica's dry and rainforests. Rev Biol Trop. 66(4):1559–1568. doi:10.15517/rbt.v66i4.32895.
- Johnson WE, Eizirik E, Pecon-Slatery J, Murphy WJ, Antunes A, Teeling E, O'Brien SJ. 2006. The Late Miocene radiation of modern Felidae: a genetic assessment. Science. 311:73–77. doi:10.1126/science.1122277.
- Kitchener AC, Breitenmoser-Wursten C, Eizirik E, Gentry A, Werdelin L, Wilting A, Yamaguchi N, Abramov AV, Christiansen P, Driscoll C, et al. 2017. A revised taxonomy of the Felidae. The final report of the cat classification task force of the IUCN/ SSC Cat Specialist Group. Cat News Special. 11:80.
- Larivière S, Walton L. 1997. *Lynx rufus*. Mammal Species. 563:8.
- Linnaeus C. 1758. Systema Naturae per regna tri naturae secundum clasiss, ordines, genera, especies cum characteribus, differentiis synonymis loci. 10th edition, vol. 1. Laurentii Salvii. Stocolmo; 824.
- Manzuetti A, Jones W, Perea D, Ubilla M, Rinderknecht A, Toriño P. 2022. The state of knowledge of the jaguar *Panthera onca* (Linnaeus, 1758) (Carnivora, Felidae) during the Quaternary in Uruguay. France: C R Palevol. Forthcoming.
- Manzuetti A, Perea D, Rinderknecht A, Ubilla M. 2018. New Canid Remains from Dolores Formation, late Pleistocene–early Holocene, Uruguay. J Mamm Evol. 25(3):391–396. doi:10.1007/s10914-017-9387-8.
- Manzuetti A, Ubilla M, Perea D, Vezzosi RI, Rinderknecht A, Ghizzoni M, Jones W. 2020. The large American opossum *Didelphis* (Didelphimorphia, Didelphidae) in the Late Pleistocene of Uruguay, and paleoecological remarks. J South Am Earth Sci. 98(102437). doi:10.1016/j.jsames.2019.102437.
- Martínez S, Ubilla M. 2004. El Cuaternario en Uruguay. In: Veroslavsky G, Ubilla M, Martínez S, editors. Cuencas sedimentarias de Uruguay. Geología, Paleontología y recursos naturales. Cenozoico. Montevideo (Uruguay): Ediciones D.I.R.A.C. Universidad de la República- Facultad de Ciencias; p. 195–228.
- Méndez-Alzola R. 1941b. El *Smilodon bonaerensis* (Muñiz): estudio osteológico y osteométrico del gran tigre fósil de La Pampa comparado con otros félidos actuales y fósiles. Anales Mus Argent Ci Nat. 40(67):135–252.
- Merriam JC, Stock C. 1932. The Felidae of Rancho La Brea. Washington (United States): Carnegie Institution of Washington; p. 373.
- Morales-Mejía FM, Arroyo-Cabrales J, Polaco OJ. 2010. Estudio comparativo de algunos elementos de las extremidades anteriores y posteriores y piezas dentales de puma (*Puma concolor*) y jaguar (*Panthera onca*). Rev Espec Cienc Quim-Biol. 13(2):73–90.
- Moreno R, Kays R, Samudio R Jr. 2006. Competitive release in diets of Ocelot (*Leopardus pardalis*) and Puma (*Puma concolor*) after Jaguar (*Panthera onca*) decline. J Mammal. 87(4):808–816. doi:10.1644/05-MAMM-A-360R2.1.
- Morosi E, Ubilla M. 2017. Dietary and palaeoenvironmental inferences in *Neolicaphrium recens* Frenguelli, 1921 (Litopterna, Protheroheriidae) using carbon and oxygen stable isotopes (Late Pleistocene; Uruguay). Hist Biol. doi:10.1080/08912963.2017.1355914.
- Morosi E, Ubilla M. 2019. Feeding and environmental studies on late Pleistocene horses in mid-latitudes of South America (northern Uruguay). Quat Sci Rev. 225:1–9. doi:10.1016/j.quascirev.2019.106025.
- Murray J, Gardner G. 1997. *Leopardus pardalis*. Mammal Species. 548:10.
- Nascimento F, Cheng J, Feijó A. 2020. Taxonomic revision of the pampas cat *Leopardus colocola* complex (Carnivora: felidae): an integrative approach. Zool J Linn Soc. doi:10.1093/zoolinnean/zlaa043.
- Payán Garrido E, Soto Vargas C. 2012. Los Felinos de Colombia. Bogotá (Colombia): Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible, Instituto de Investigaciones de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt y Panthera Colombia; p. 48.
- Perea D, Manzuetti A, Ubilla M, Da Silva JS. 2015. Nuevo félido (Mammalia, Carnivora) para la Formación Sopas (Pleistoceno tardío) de Uruguay. Ameghiniana. 52(4):33–34.
- Perera-Romero L, García-Anleu R, McNab RB, Thornton DH. 2020. When waterholes get busy, rare interactions thrive: photographic evidence of a jaguar (*Panthera onca*) killing an ocelot (*Leopardus pardalis*). Biotropica. doi:10.1111/btp.12916.
- Pinedo-Castro M, Ruiz-García M. 2020. Filogeografía del Margay (*Leopardus wiedii*; Felidae, Carnivora): determinación de posibles subespecies mediante marcadores mitocondriales. Mastozool Neotrop. 27(1):103–125. doi:10.31687/saremMN.20.27.1.0.03.
- Prevosti F. 2006. New material of Pleistocene cats (Carnivora, Felidae) from Southern South America, with comments on biogeography and the fossil record. Geobios. 39:679–694. doi:10.1016/j.geobios.2005.01.004.
- Prevosti F, Forasiepi A. 2018. Evolution of South American Mammalian Predators During the Cenozoic: paleobiogeographic and Paleoenvironmental Contingencies. Cham (Switzerland): Springer Geology; p. 196.
- Prevosti FJ, Méndez C, Schiaffini M, Cirignoli S, Contreras S, Zurita A, Luna C. 2021. The fossil record of the ocelot *Leopardus pardalis* (Carnivora, Felidae): a new record from the southern range of its distribution and its paleoenvironmental context. J Vertebr Paleontol. doi:10.1080/02724634.2021.1922867.
- 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). Biol J Linn Soc Lon. 116:704–720. doi:10.1111/bj.12625.
- 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. Quatern Int. 245:209–217. doi:10.1016/j.quaint.2011.02.010.
- Prevosti F, Ubilla M, Perea D. 2009. Large extinct canids from the Pleistocene of Uruguay: systematic, biogeographic and paleoecological remarks. Hist Biol. 21(1):79–89. doi:10.1080/08912960903249337.
- Ray CE, Olsen S, Gut J. 1963. Three mammals new to the Pleistocene fauna of Florida, and a reconsideration of five earlier records. J Mammal. 44:373–395. doi:10.2307/1377207.
- Seymour K. 1989. *Panthera onca*. Mammal Species. 340:9.
- Seymour K. 1999. Taxonomy, morphology, paleontology and phylogeny of the South American small cats (Mammalia: Felidae) [dissertation]. Toronto (Canada): University of Toronto.
- Smith R. 1993. Bias in equations used to estimate fossil primate body mass. J Hum Evol. 25(1):31–41. doi:10.1006/jhev.1993.1036.
- Soibelzon L, Prevosti F. 2007. Los carnívoros (Carnivora, Mammalia) terrestres del Cuaternario de América del Sur. Mon Soc Hist Nat Balears. 14:49–68.
- Soibelzon L, Prevosti F. 2013. Fossil of South American land carnivores (Carnivora, Mammalia). In: Ruiz-García M, M SJ, editors. Molecular population genetics, evolutionary biology and biological conservation of Neotropical carnivores. New York (New York): Nova Science Publishers Inc; p. 509–527.
- Thackeray J, Kier J. 1992. Body mass and carnassial length in modern and fossil carnivores. Ann Transvaal Mus. 35(24):337–341.
- Trigo TC, Schneider A, De Oliveira TG, Lehugeur LM, Silveira L, Freitas TRO, Eizirik E. 2013. Molecular data reveal complex hybridization and a cryptic species of neotropical wild cat. Curr Biol. 23:2528–2533. doi:10.1016/j.cub.2013.10.046.
- Turner A, Antón M. 1997. The big cats and their fossil relatives: an illustrated guide to their evolution and natural history. New York (New York): Columbia University Press; p. 234.
- Ubilla M. 1985. Mamíferos fósiles, geocronología y paleoecología de la Fm. Sopas (Pleistoceno Sup.) del Uruguay. Ameghiniana. 22:185–196.
- Ubilla M. 2004. Mammalian biostratigraphy of Pleistocene fluvial deposits in northern Uruguay, South America. Proc Geologist Assoc Lon. 115 (3):347–357. doi:10.1016/S0016-7878(04)80014-2.

- Ubilla M, Corona A, Rinderknecht A, Perea D, Verde M. 2016. Marine isotope stage 3 (MIS 3) and continental beds of northern Uruguay (Sopas Formation): paleontology, chronology and climate. In: Gasparini G, Rabassa J, Deschamps C, Tonni E, editors. Marine isotope stage 3 in Southern South America, 60 ka B.P.-30 ka B.P. Basel (Switzerland): Springer; p. 183–205.
- Ubilla M, Martínez S. 2016. Geology and paleontology of the quaternary of Uruguay. Basel (Switzerland): SpringerBriefs in Earth System Sciences; p. 82.
- Ubilla M, Perea D, Goso Aguilar C, Lorenzo N. 2004. Late Pleistocene vertebrates from northern Uruguay: tools for biostratigraphic, climatic and environmental reconstruction. *Quatern Int.* 114:129–142. doi:[10.1016/S1040-6182\(03\)00048-X](https://doi.org/10.1016/S1040-6182(03)00048-X).
- Ubilla M, Perea D, Rinderknecht A, Corona A. 2009. Pleistocene mammals from Uruguay: biostratigraphic, biogeographic and environmental connotations. In: M RA, Bauermann S, G S, editors. Quaternário do Rio Grande do Sul. Porto Alegre (Brazil): Sociedade Brasileira de Paleontologia; p. 217–230.
- Van Valkenburgh B. 1990. Skeletal and dental predictors of body mass in carnivores. In: Damuth J, Macfadden BJ, editors. Body size in mammalian paleobiology: estimation and biological implication. Cambridge (MA): Cambridge University Press; p. 181–205.
- Von Den Driesch A. 1976. A guide to the measurement of animal bones from archaeological sites. Cambridge (MA): Harvard University Press; p. 136.
- Werdelin L, Yamaguchi N, Johnson WE, O'Brien SJ. 2010. Phylogeny and evolution of cats (Felidae). In: W MD, J LA, editors. Biology and conservation of wild felids. Oxford (UK): Oxford University Press; p. 59–82.
- Woodburne MO. 2010. The great american biotic interchange: dispersals, tectonics, climate, sea level and holding pens. *J Mamm Evol.* 17:245–264. doi:[10.1007/s10914-010-9144-8](https://doi.org/10.1007/s10914-010-9144-8).

The state of knowledge of the jaguar
Panthera onca (Linnaeus, 1758) (Carnivora,
Felidae) during the Quaternary in Uruguay

Aldo MANZUETTI, Washington JONES, Daniel PEREA,
Martín UBILLA, Andrés RINDERKNECHT & Pablo TORIÑO



DIRECTEURS DE LA PUBLICATION / PUBLICATION DIRECTORS :
Bruno David, Président du Muséum national d'Histoire naturelle
Étienne Ghys, Secrétaire perpétuel de l'Académie des sciences

RÉDACTEURS EN CHEF / EDITORS-IN-CHIEF : Michel Laurin (CNRS), Philippe Taquet (Académie des sciences)

ASSISTANTE DE RÉDACTION / ASSISTANT EDITOR : Adenise Lopes (Académie des sciences ; cr-palevol@academie-sciences.fr)

MISE EN PAGE / PAGE LAYOUT : Fariza Sissi & Audrina Neveu (Muséum national d'Histoire naturelle ; audrina.neveu@mnhn.fr)

RÉVISIONS LINGUISTIQUES DES TEXTES ANGLAIS / ENGLISH LANGUAGE REVISIONS : Kevin Padian (University of California at Berkeley)

RÉDACTEURS ASSOCIÉS / ASSOCIATE EDITORS (*, *took charge of the editorial process of the article/a pris en charge le suivi éditorial de l'article*) :

Micropaléontologie/*Micropalaeontology*

Maria Rose Petrizzo (Università di Milano, Milano)

Paléobotanique/*Palaeobotany*

Cyrille Prestianni (Royal Belgian Institute of Natural Sciences, Brussels)

Métazoaires/*Metazoa*

Annalisa Ferretti (Università di Modena e Reggio Emilia, Modena)

Paléoichthyologie/*Palaeoichthyology*

Philippe Janvier (Muséum national d'Histoire naturelle, Académie des sciences, Paris)

Amniotes du Mésozoïque/*Mesozoic amniotes*

Hans-Dieter Sues (Smithsonian National Museum of Natural History, Washington)

Tortues/*Turtles*

Juliana Sterli (CONICET, Museo Paleontológico Egidio Feruglio, Trelew)

Lépidosauromorphes/*Lepidosauromorphs*

Hussam Zaher (Universidade de São Paulo)

Oiseaux/*Birds*

Eric Buffetaut (CNRS, École Normale Supérieure, Paris)

Paléomammalogie (mammifères de moyenne et grande taille)/*Palaeomammalogy (large and mid-sized mammals)*

Lorenzo Rook* (Università degli Studi di Firenze, Firenze)

Paléomammalogie (petits mammifères sauf Euarchontoglires)/*Palaeomammalogy (small mammals except for Euarchontoglires)*

Robert Asher (Cambridge University, Cambridge)

Paléomammalogie (Euarchontoglires)/*Palaeomammalogy (Euarchontoglires)*

K. Christopher Beard (University of Kansas, Lawrence)

Paléoanthropologie/*Palaeoanthropology*

Roberto Macchiarelli (Université de Poitiers, Poitiers)

Archéologie préhistorique/*Prehistoric archaeology*

Marcel Otte (Université de Liège, Liège)

RÉFÉRÉS / REVIEWERS : <https://sciencepress.mnhn.fr/fr/periodiques/comptes-rendus-palevol/referes-du-journal>

COUVERTURE / COVER :

Made from the Figures of the article.

Comptes Rendus Palevol est indexé dans / *Comptes Rendus Palevol is indexed by*:

- Cambridge Scientific Abstracts
- Current Contents® Physical
- Chemical, and Earth Sciences®
- ISI Alerting Services®
- Geoabstracts, Geobase, Georef, Inspec, Pascal
- Science Citation Index®, Science Citation Index Expanded®
- Scopus®.

Les articles ainsi que les nouveautés nomenclaturales publiés dans *Comptes Rendus Palevol* sont référencés par /
Articles and nomenclatural novelties published in Comptes Rendus Palevol are registered on:

- ZooBank® (<http://zoobank.org>)

Comptes Rendus Palevol est une revue en flux continu publiée par les Publications scientifiques du Muséum, Paris et l'Académie des sciences, Paris
Comptes Rendus Palevol is a fast track journal published by the Museum Science Press, Paris and the Académie des sciences, Paris

Les Publications scientifiques du Muséum publient aussi / *The Museum Science Press also publish*:

Adansonia, Geodiversitas, Zoosystema, Anthropolozologica, European Journal of Taxonomy, Naturae, Cryptogamie sous-sections *Algologie, Bryologie, Mycologie*.

L'Académie des sciences publie aussi / *The Académie des sciences also publishes*:

Comptes Rendus Mathématique, Comptes Rendus Physique, Comptes Rendus Mécanique, Comptes Rendus Chimie, Comptes Rendus Géoscience, Comptes Rendus Biologies.

Diffusion – Publications scientifiques Muséum national d'Histoire naturelle

CP 41 – 57 rue Cuvier F-75231 Paris cedex 05 (France)

Tél. : 33 (0)1 40 79 48 05 / Fax : 33 (0)1 40 79 38 40

diff.pub@mnhn.fr / <https://sciencepress.mnhn.fr>

Académie des sciences, Institut de France, 23 quai de Conti, 75006 Paris.

© This article is licensed under the Creative Commons Attribution 4.0 International License (<https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>)
ISSN (imprimé / print) : 1631-0683/ ISSN (électronique / electronic) : 1777-571X

The state of knowledge of the jaguar *Panthera onca* (Linnaeus, 1758) (Carnivora, Felidae) during the Quaternary in Uruguay

Aldo MANZUETTI

Facultad de Ciencias (UdelaR), Iguá 4225, CP 11400, Montevideo (Uruguay)
aldomanzuetti@adinet.com.uy (corresponding author)

Washington JONES

Museo Nacional de Historia Natural, 25 de Mayo 582, CP 11000, Montevideo (Uruguay)
wawijo@yahoo.com.ar

**Daniel PEREA
Martín UBILLA**

Facultad de Ciencias (UdelaR), Iguá 4225, CP 11400, Montevideo (Uruguay)
perea@fcien.edu.uy
ubilla@fcien.edu.uy

Andrés RINDERKNECHT

Museo Nacional de Historia Natural, 25 de Mayo 582, CP 11000, Montevideo (Uruguay)
apaleorinder@yahoo.com

Pablo TORIÑO

Facultad de Ciencias (UdelaR), Iguá 4225, CP 11400, Montevideo (Uruguay)
paleopablo@gmail.com

Submitted on 13 March 2021 | Accepted on 1 June 2021 | Published on 8 September 2022

[urn:lsid:zoobank.org:pub:8F56387C-7D5F-4DC8-98D0-EC053A0873AC](https://zoobank.org/pub:8F56387C-7D5F-4DC8-98D0-EC053A0873AC)

Manzuetti A., Jones W., Perea D., Ubilla M., Rinderknecht A. & Toriño P. 2022. — The state of knowledge of the jaguar *Panthera onca* (Linnaeus, 1758) (Carnivora, Felidae) during the Quaternary in Uruguay. *Comptes Rendus Palevol* 21 (31): 707–720. <https://doi.org/10.5852/cr-palevol2022v21a31>

ABSTRACT

Felids are the top predators in the environments they inhabit. They entered South America at the Pliocene-Pleistocene boundary, but their fossil record in Uruguay, although informative, is scarce. In the present contribution, three new materials (two hemimandibles and an isolated first lower molar) assigned to *Panthera onca* (Linnaeus, 1758) are described. This material came from Quaternary sediments (Sopas, Dolores, and Libertad Formations) from several localities in Uruguay. Based on this material, different aspects of the paleobiology and paleoecology of jaguars are discussed. Remains of these felids were previously listed but never described; thus, the material analyzed here is the first fossil records reliably determined for *P. onca* in Uruguay. These felids would have shared an ecological niche with other large carnivores during the late Pleistocene in Uruguay, such as saber-toothed cats (*Smilodon populator* Lund, 1842; *S. fatalis* Leidy, 1868), *Puma concolor* Linnaeus, 1771, and short face bears *Arctotherium* Burmeister, 1879; and they would have fed upon medium-sized herbivores, principally in vegetated environments.

KEY WORDS

Felidae,
Panthera onca,
Quaternary,
Uruguay.

RÉSUMÉ

L'état des connaissances du jaguar Panthera onca (Linnaeus, 1758) (Carnivora, Felidae) au Quaternaire de l'Uruguay.

Les félinés sont les principaux prédateurs des environnements qu'ils habitent. Ceux-ci sont arrivés en Amérique du Sud dans la limite Pliocène-Pléistocène, mais leur registre fossile pour l'Uruguay, bien qu'informatif, est rare. Dans la présente contribution, trois nouveaux matériaux attribués à *Panthera onca* (Linnaeus, 1758) (deux hémimandibles et une première molaire inférieure isolée) sont décrits. Ce matériel provient de sédiments quaternaires (formations Sopas, Dolores et Libertad) de divers sites en Uruguay. Sur la base de ce matériel, différents aspects de la paléobiologie et de la paléoécologie des jaguars sont discutés. Les restes de ces félinés ont été précédemment répertoriés, mais jamais décrits, donc le matériel analysé ici est le premier enregistrement fossile de *P. onca* clairement déterminé pour l'Uruguay. Ce féliné aurait pu partager une niche écologique avec d'autres grands carnivores du Pléistocène supérieur de l'Uruguay, tels que les tigres à dents de sabre (*Smilodon populator* Lund, 1842; *S. fatalis* Leidy, 1868), *Puma concolor* Linnaeus, 1771, et les ours à face courte *Arctotherium* Burmeister, 1879, se nourrissant principalement d'herbivores moyens dans des environnements de jungle.

MOTS CLÉS

Felidae,
Panthera onca,
Quaternaire,
Uruguay.

INTRODUCTION

Members of the family Felidae Fischer von Waldheim, 1817 are the best adapted for hunting and are more exclusively terrestrial carnivores within the order Carnivora Bowdich, 1821 (Kitchener 1991; Richard 2005; Prevosti & Forasiepi 2018). They entered South America from North America at the Pliocene-Pleistocene boundary (Ercoli *et al.* 2019; see also Rincón *et al.* 2011; Chimento *et al.* 2014), and also during the climax of the Great American Biotic Interchange (GABI), at approximately 1.8 Ma (early Ensenadan Stage/Age) and during other recent events (Soibelzon & Prevosti 2007, 2013; Woodburne 2010; Prevosti & Forasiepi 2018; Chahud & Okumura 2020). Subsequently, they underwent great diversification and were established as the dominant terrestrial predators of the continent (Chimento 2016; Rodriguez *et al.* 2018).

Several genera are registered in South America, such as the extinct *Smilodon* Lund, 1842; *Homotherium* Fabrini, 1890 and *Xenosmilus* Martin, Babiarez, Naples & Hearst, 2000; and the extant *Panthera* Oken, 1816; *Leopardus* Gray, 1842; *Puma* Jardine, 1834 and *Herpailurus* Severtzov, 1858 (see among others Berta 1985; Kurtén & Werdelin 1990; Mones & Rinderknecht 2004; Rincón *et al.* 2011; Chimento 2016; Prevosti & Forasiepi 2018; Manzuetti *et al.* 2018, 2020; Chahud 2020; Chahud & Okumura 2020).

The genus *Panthera* Oken, 1816 comprises five extant species in the New and Old World (Johnson *et al.* 2006; Werdelin *et al.* 2010). In the Americas, it is represented only by *Panthera onca* (Linnaeus, 1758), which is currently the largest carnivore on the continent (Seymour 1989; Diaz 2010; Labarca 2015; Rodriguez *et al.* 2018; Prevosti & Forasiepi 2018; Chahud & Okumura 2020). Widely geographically distributed in pre-1900 historical times (from southwestern United States to Patagonia in Argentina) (Seymour 1989; Swank & Teer 1989; Labarca & López 2006; Ferrero 2008; Zarrate-Charry *et al.* 2009; Moreno & Lima-Ribeiro 2015), its distribution has undergone a significant decline in recent times. Currently, it ranges from northern Mexico to northern

Argentina, although with a patched distribution (Seymour 1989; Swank & Teer 1989; Ferrero 2008; Diaz 2010; Rodriguez *et al.* 2018; Ruiz-Ramoni *et al.* 2020), and is considered extinct in several countries, including Uruguay (Seymour 1989; Swank & Teer 1989; Diaz 2010; González *et al.* 2013; Pereira-Garbero *et al.* 2013; Pereira-Garbero & Sappa 2016; Chahud & Okumura 2020). Thus, the last record of a living jaguar in this country dates from 1901 from northeastern Uruguay (Department of Cerro Largo), which borders Brazil (Pereira-Garbero & Sappa 2016).

In the present contribution, three new fossil materials (two hemimandibles and an isolated m1) assigned to *Panthera onca* are described. This material were recovered from Quaternary sediments (the Sopas, Dolores, and Libertad Formations) of different localities from Uruguay (Santa Lucia River near San Ramon town, and Soca, which are both from the Department of Canelones; and Malo Creek from the Department of Tacuarembó) (Fig. 1). Based on this material, different aspects of the paleobiology and paleoecology of jaguars are discussed.

GEOLOGICAL CONTEXT

The Sopas Formation, which is located in northern Uruguay, is characterized by conglomerates with clay and calcareous matrices, conglomeratic sandstone, siltstone, and sandy siltstone. This unit is predominantly brownish with a thickness of 5-8 m and the sedimentary facies were developed mostly under fluvial and associated depositional contexts (Martínez & Ubilla 2004; Ubilla *et al.* 2016). Based on the mammalian fossil assemblage, this unit is correlated with deposits from the late Pleistocene sequence of the Pampean region (Lujanian Stage/Age, 126-7 ka) (Cione & Tonni 2005; Ubilla *et al.* 2011; Cione *et al.* 2015). Radiocarbon and optically stimulated luminescence (OSL) ages in some outcrops correlate mainly with MIS-3 (60-25 ka), and it also includes outcrops at approximately 14 ka (Ubilla *et al.* 2016). Based on the paleontological content of the Sopas Formation, a wide range of environments can be suggested (lacustrine-fluvial, open areas, semi-forested and dense vegetation) (Ubilla & Martínez 2016).

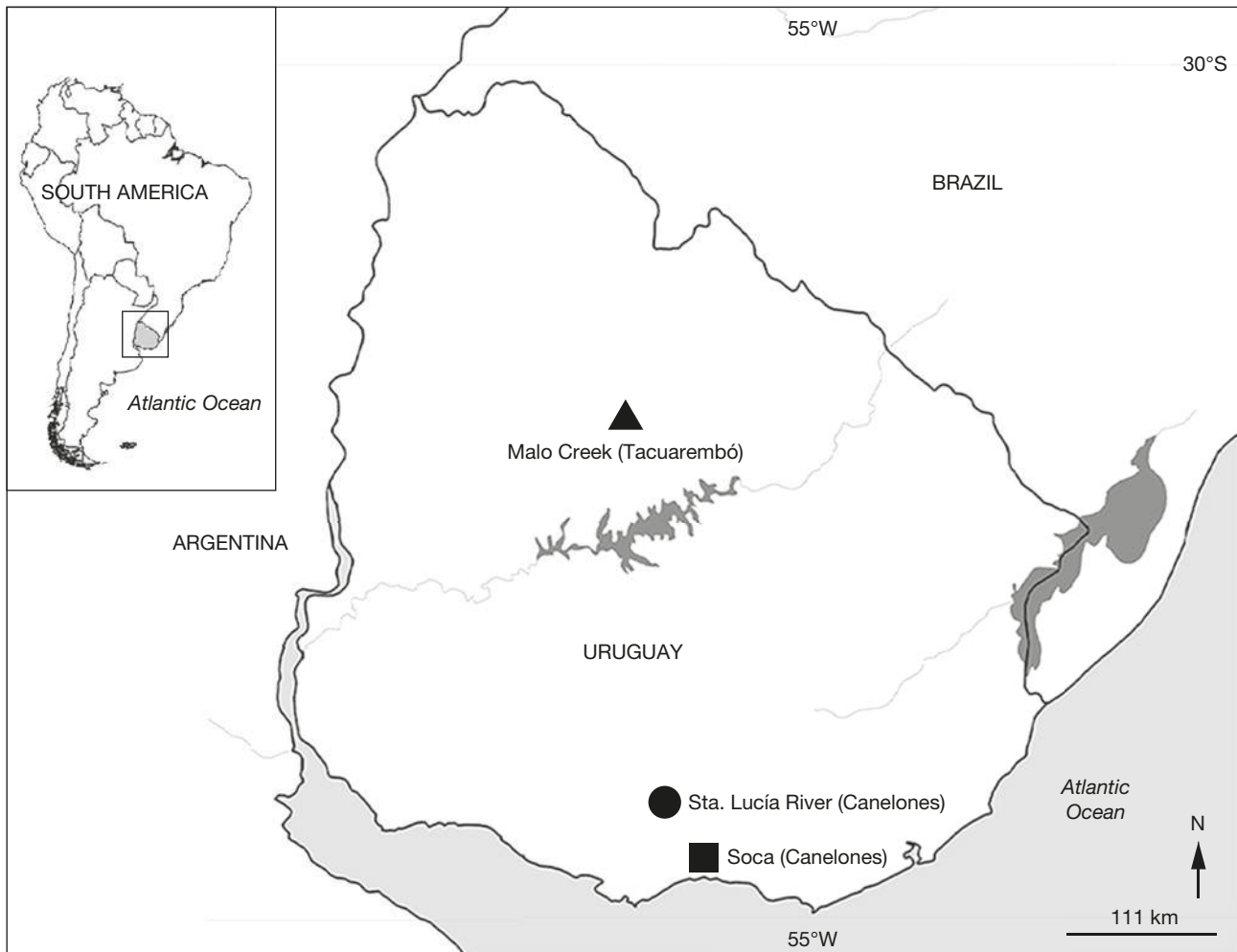


FIG. 1. — Map showing the location of the findings.

The Dolores Formation, which is mainly located in western and southern Uruguay, in the Santa Lucía River Basin (Ubilla *et al.* 2011; Ubilla & Martínez 2016), is comprised of silty claystones and siltstones, clay deposits, sandstones, and gravel (mudstone). It is generally brownish, with shades of gray-green locally, and a maximum thickness of 10 m. It was deposited in semiarid and cold climatic conditions (Martínez & Ubilla 2004; Corona *et al.* 2013). Several absolute dates based on radiocarbon and OSL/TL methods were obtained for the Dolores Formation, with ages ranging from 30–27 to 11.1–10.5 ka BP (Ubilla *et al.* 2011 and references therein; Ubilla *et al.* 2018). Based on the mammalian assemblage, this unit is correlated with the Lujanian Stage/Age (Upper Pleistocene–Groenlandian) (Ubilla *et al.* 2011 and references therein).

Finally, the Libertad Formation, which extends south of the country, contains wavy surfaces and is characterized by lodolites, loess, and sandstones; it has a reddish-brown coloration, incorporates multiform calcium carbonate, and has a thickness of approximately 30 m. It is assumed that this unit was deposited during the early to middle Pleistocene, mainly by stratigraphic criteria (Martínez & Ubilla 2004), although recent dates are approximately 20–17 ka BP

(Gutiérrez *et al.* 2005; Cid *et al.* 2014). According to the mammalian fossil assemblage, this unit is correlated with the Bonaerian Stage/Age (middle to late Chibanian, 400–126 ka, see Cione *et al.* 2015) and Lujanian Stage/Age (upper Pleistocene–Groenlandian) and was deposited in a savannah-like environment or arid to semiarid conditions (Corona *et al.* 2012).

MATERIAL AND METHODS

For comparative analysis, skeletal material of *Panthera onca* and *Puma concolor* Linnaeus, 1771 housed in the FC-DPV were used. Published literature of the aforementioned felids and *Panthera atrox* (Leidy, 1853) from Merriam & Stock (1932); Méndez-Alzola (1941); Currier (1983); Seymour (1989); Ferrero (2008); Christiansen & Harris (2009); Montellano-Ballesteros & Carbot-Chanona (2009); Morales-Mejía *et al.* (2010); Carbot-Chanona & Gómez-Pérez (2014); Chimento & Agnolín (2017); Chimento & Dondas (2017); Rodríguez *et al.* (2018); Ruiz-Ramoni *et al.* (2020) were also used. Dental nomenclature follows Berta (1987).

TABLE 1. — Measurements (in mm) of the fossil material studied (CGF 104, FC-DPV 501, FC-DPV 1890) compared with *Puma concolor* Linnaeus, 1771, *Panthera atrox* (Leidy, 1853) and *Panthera onca* (Linnaeus, 1758) (extant and extinct) specimens. Abbreviations: **N**, number of individuals (for other abbreviations see Material and methods); **OR**, observed range. Data according to Merriam & Stock (1932), Seymour (1989), Chimento & Agnolín (2017), and Chimento & Dondas (2017).

				<i>Puma concolor</i>		<i>Panthera atrox</i>		<i>P. onca</i> SA (fossil)		<i>P. onca</i> (extant)	
	CGF 104	FC-DPV 501	FC-DPV 1890	OR	N	OR	N	OR	N	OR	N
TL	191.6	–	186	113.5-154.8	15	206-318	16	–	–	161-198	11
Hm1	45.3	–	39.5	24.6-33.9	12	46-67.1	16	26-39.5	6	28.9-42.4	12
Bm1	18.4	–	17.1	10.4-14.5	12	20-36.9	16	–	–	12-17.6	12
TRLc-m1	107.6	–	103.9	65-78	12	116.4-156.7	14	–	–	77.3-98.3	12
cAP	–	–	17.4	10.6-15.2	15	21.4-33	40	18-21.4	3	13.2-23.5	112
cML	–	–	18.2	8.2-12.2	15	13.9-21.5	17	14.5-16.4	3	9-17	11
p3AP	17.8	–	–	12-16.6	15	17-21.6	17	17-18.2	2	11.8-16.9	11
p3ML	9.1	–	–	5.5-8.3	15	8.9-13.2	17	8.1	1	4.3-9.2	11
p4AP	24.8	–	–	14.4-17.4	15	25.8-32.3	17	22-24.2	3	15.5-22.2	11
p4ML	11.1	–	–	7.11-9.6	15	12-16.9	17	10-11.2	3	8.2-11.7	12
m1AP	26.6	23.2	23.9	15.7-20.4	15	25.1-34	51	22.4-23.5	6	16.5-24.8	112
m1ML	13.1	10.8	11.6	7-9.5	15	12.5-17.9	50	11-12.5	6	6.7-11.4	11

Body mass estimates were made based on allometric equations formulated for extant felids (Van Valkenburgh 1990; Thackeray & Kieser 1992) using measurements of the first lower molar (Appendix 1). To reduce the bias between the geometric mean and arithmetic mean, a correction factor (the ratio estimator [RE]), that is the ratio between the average observed body masses of the sample and the average estimated body masses from the allometric equation) was used to correct this underestimation (see Smith 1993 and references therein). Body mass estimates of the typical prey species available to *P. onca* and the maximum prey size were calculated using equations formulated for extant felids by Prevosti & Vizcaíno (2006), Hemmer (2007), and Prevosti & Martin (2013) (Appendix 1). To infer the prey size, the average body mass estimate of the carnivore was used. According to data availability, the mean absolute value of the percent prediction error (%PE) and the coefficient of correlation (r) were used as comparative indicators of the accuracy of the prediction of the study variables.

All measurements were performed with digital calipers accurate to 0.1 mm and expressed in millimeters, following von den Driesch (1976) (Appendix 2).

ABBREVIATIONS

Mandible and dental measurements

Bm1	breadth of the mandible at the posterior border of the m1;
cAP	antero-posterior diameter of the canine;
cML	transverse diameter of the canine;
Hm1	height of the mandible at the posterior border of the m1;
m1 AP	antero-posterior diameter of the m1;
m1 ML	transverse diameter of the m1;
p3AP	antero-posterior diameter of the p3;
p3ML	transverse diameter of the p3;
p4AP	antero-posterior diameter of the p4;
p4ML	transverse diameter of the p4;
TL	total length;
TRL c-m1	tooth row length canine-m1.

Institutions

CGF	Colección particular Gonzalo Fierro, Montevideo;
FC-DPV	Facultad de Ciencias-Colección Paleontológica (Vertebrados fósiles), Montevideo, Uruguay.

Other abbreviations

GABI	Great American Biotic Interchange;
OSL	optically stimulated luminescence;
RE	ratio estimator.

SYSTEMATIC PALEONTOLOGY

Order CARNIVORA Bowdich, 1821
Family FELIDAE Fischer von Waldheim, 1817
Subfamily PANTHERINAE Pocock, 1917
Genus *Panthera* Oken, 1816

Panthera onca (Linnaeus, 1758)

[*Felis*] *onca* Linnaeus, 1758: 42. — Type locality: “America meridionali” restricted to Pernambuco, Brazil by Thomas (1911).

Felis nigra Erxleben, 1777: 512. — Type locality: “Brasilia et Guiania.”

Felis panthera Schreber, 1778: 384; pl. 99. — No type locality given.

F. [Felis] jaguar Link, 1795: 90. Renaming of *F. onca* Linnaeus, 1758.

Leopardus hernandesii Gray, 1857: 278. — Type locality: “Mazatlan.”

Panthera onca – Fitzinger 1869: 211. First use of current name combination.

Felis jaguarete Liais, 1872: 451. Renaming of *F. onca* Linnaeus, 1758.

Felis jaguapara Liais, 1872: 451. Renaming of *F. onca* Linnaeus, 1758.

Felis jaguatyrica Liais, 1872: 459. Renaming of *Felis nigra* Erxleben, 1777.

Felis centralis Mearns, 1901: 139. — Type locality: “Talamanca, Costa Rica.”

Felis paraguensis Hollister, 1914: 169. — Type locality: “Paraguay.”

Felis notialis Hollister, 1914: 170. — Type locality: “San Jose, Entre Rios, Argentina.”

Felis ramsayi Miller, 1930: 14. Replacement name for *Felis paraguensis* Hollister, 1914.

REFERRED MATERIAL. — CGF 104 (Fig. 2; Table 1), right mandible; FC-DPV 1890 (Fig. 3; Table 1), left mandible; FC-DPV 501 (Fig. 4; Table 1), right m1.



FIG. 2. — **A, B**, CGF 104; right hemimandible. **A**, right lateral view; **B**, occlusal view. Scale bar: 10 cm.

GEOGRAPHIC AND STRATIGRAPHIC LOCATION. — CGF 104, Santa Lucia River near San Ramon town (Department of Canelones), Dolores Formation, late Pleistocene-early Holocene; FC-DPV 1890, Malo Creek (Department of Tacuarembó), Sopas Formation, late Pleistocene; FC-DPV 501, Soca locality (Department of Canelones), Libertad Formation, Pleistocene.

COMPARATIVE DESCRIPTION

The hemimandibles are very robust and the horizontal ramus is high; a marked angle is formed towards the symphyseal region. Mandible FC-DPV 1890, when placed on a flat surface, rests on the symphysis region and angular process, while material CGF 104 has a third point of contact configured by the slightly convex inferior border of the horizontal ramus, which shows great variation in this regard among pantherines (Merriam & Stock 1932; Christiansen & Harris 2009). The angular process in both materials does not project conspicuously backward compared with *Puma concolor* (Merriam & Stock 1932) but is ventrally deflected, as in *Panthera onca* and *Panthera atrox* (Christiansen & Harris 2009); the condyles are markedly

transverse. In CGF 104, the coronoid process is robust and, in lateral view, does not sweep backward behind the condyle, as observed mainly in *P. onca* and *P. concolor*, and it differs from *P. atrox*, which often clearly does (Merriam & Stock 1932; Christiansen & Harris 2009). The masseteric fossa in both materials is deep and barely reaches the posterior border of the m1, as observed in *P. onca* and *P. concolor*, while in *P. atrox* it reaches at most the middle part of the m1 (Merriam & Stock 1932). In the labial face of each mandibular ramus, the characteristic foramina of the large extant felids are observed (Méndez-Alzola 1941). The dentition is markedly hypercarnivore. In CGF 104, the canine is not preserved, although, based on the size of the alveolus, it is inferred to be a large tooth; in FC-DPV 1890, the canine is very robust. In occlusal view, it shows a rounded shape, as observed in *P. onca*, but it differs from *P. concolor*, which is more oval (Morales-Mejía *et al.* 2010). Unfortunately, due to its preservation, it is very difficult to identify some diagnostic characteristics, such as the lateral crest. The premolars of the CGF 104 material are



FIG. 3. — **A, B**, FC-DPV 1890; left hemimandible: **A**, left lateral view; **B**, occlusal view. Scale bar: 10 cm.

similar in form but with a remarkable difference in size. The principal cusp in each premolar (the protoconid) is directed upwards with a slight inclination in a posterior way. In the m1 of both materials (CGF 104 and FC-DPV 1890) and in the FC-DPV 501 specimen, both cusps are nearly equal in size in a similar way as observed in *P. onca* or *P. concolor* (Méndez-Alzola 1941); moreover, in *P. atrox*, the protoconid is larger, almost twice the length in some cases, than the paraconid (Montellano-Ballesteros & Carbot-Chanona 2009; Carbot-Chanona & Gómez-Pérez 2014; Chimento & Agnolín 2017). Additionally, the protoconid is higher than the paraconid; in its distal portion, the development of a tiny talonid is observed.

REMARKS

According to the absolute size, the material studied here is quite larger than those of *Puma concolor* and in general is smaller than *Panthera atrox*, being within the expected range of values observed for *Panthera onca* (Table 1; see Merriam & Stock 1932; Méndez-Alzola 1941; Seymour 1989; Ferrero 2008; Morales-Mejía *et al.* 2010; Chimento & Agnolín 2017; Chimento & Dondas 2017). However, for CGF 104, some of these measurements (p3 and m1) are in the lower values reported for *P. atrox* (Merriam & Stock 1932; Montellano-Ballesteros & Carbot-Chanona 2009; Carbot-Chanona & Gómez-Pérez 2014; Chimento & Agnolín 2017 among others).

Body mass estimates for the CGF 104 material show that this animal weighed up to 173 kg (Table 2) according to the equation from Thackeray & Kieser (1992), which has a smaller % PE and thus would have a better prediction range (see Supplementary Material 1). For material FC-DPV 1890 and FC-DPV 501, the body mass estimates were clearly over 100 kg (Table 2).

On the other hand, the body mass of the potential prey for material CGF 104 is over 250 kg and up to 360 kg, and the largest prey size is over 800 kg (Table 3). For the other two materials, the typical prey mass is less than 200 kg, and the maximum prey body mass is between 500–600 kg (Table 3). In any case, it is worth noting that all estimations of body mass made for extinct taxa should be considered with caution and taken as a relative approach rather than absolute values (Prevosti & Vizcaíno 2006; Losey *et al.* 2017, see also Manzuetti *et al.* 2020).

DISCUSSION

ANATOMICAL COMMENTS AND PALEONTOLOGICAL RECORD
Mandibular and dental morphology is, in general, quite similar in most pantherines and, according to the reported variation, has many shared characteristics among the species of the genus

TABLE 2. — Body mass estimation (in kg) based on antero-posterior diameter of the m1 (m1AP). Mean body mass: CGF 104, 168.7; FC-DPV 1890, 119.6; FC-DPV 501, 108.7.

	According to equation from Van Valkenburgh (1990)	According to equation from Thackeray & Kieser (1992)
CGF 104	164.1	173.2
FC-DPV 1890	118.4	120.7
FC-DPV 501	108.1	109.2

(Christiansen & Harris 2009). In particular, the combination of some morphological characteristics, along with measurements, of the material studied here are congruent with the variability recognized in *Panthera onca*. The most important anatomical characteristics of fossils useful to differentiate them from other large conical toothed cats, such as *Puma concolor* and *Panthera atrox*, are as follows: the angular process does not project conspicuously backward, the coronoid process does not extend posteriorly to the condyle, the masseteric fossa reaches the posterior end of m1, the general shape of the canine, and m1 cusps (paraconid and protoconid) of similar size. Moreover, this material correspond to large specimens for the species (in particular the material CGF 104). In addition, the proportions of the p3 and p4 are used as diagnostic characteristics to discriminate among some pantherines (see Hemmer *et al.* 2010). In this way, the size of the p3 is in the measurement range for *P. onca* and *P. atrox*; moreover, the p4 length is intermediate between these two taxa (smaller than *P. atrox* and slightly larger than *P. onca*), but its thickness is clearly jaguar-sized (see Table 1).

The fossil record of *P. onca* in the Americas is quite scarce (Diaz 2010; Chahud & Okumura 2020). The oldest remains assigned to the species come from early to middle Pleistocene sediments from North America (Seymour 1989; Diaz 2010; Rodriguez *et al.* 2018; Ruiz-Ramoni *et al.* 2020). However, there is no agreement about the oldest record in South America (see, among others, Ferrero 2008; Diaz 2010; Cruz *et al.* 2012; Labarca 2015; Rodriguez *et al.* 2018). For instance, according to Van Valkenburgh (1991) and Berman (1994), *P. onca* has been recorded since the Ensenadan Stage/Age (Gelasian-Early Chibanian, 2.58–0.4 Ma, see Cohen *et al.* 2013, 2020), including the Pampean Region of Argentina, but according to Seymour (1989) and Arroyo-Cabrales (2002), *P. onca* entered the late Pleistocene. During the late Pleistocene-early Holocene, it was also recorded in Argentina, Bolivia, Brazil, Chile, Ecuador, Peru, Uruguay, and Venezuela (Ubilla *et al.* 2004; Labarca & López 2006; Ferrero 2008; Shockey *et al.* 2009; Cruz *et al.* 2012; Rodrigues *et al.* 2014; Rodriguez *et al.* 2018; Chahud & Okumura 2020 among others). On the other hand, two extinct subspecies, larger than modern jaguars, are recognized: the North American *P. o. augusta* (Leidy, 1872) (see Seymour 1989; Ruiz-Ramoni *et al.* 2020; Chahud & Okumura 2020) and the southern South American *P. o. mesembrina* Cabrera, 1934, the so-called Patagonian Jaguar (see Labarca 2015; Martin 2016; Prevosti & Forasiepi 2018 among others); however, the taxonomic status

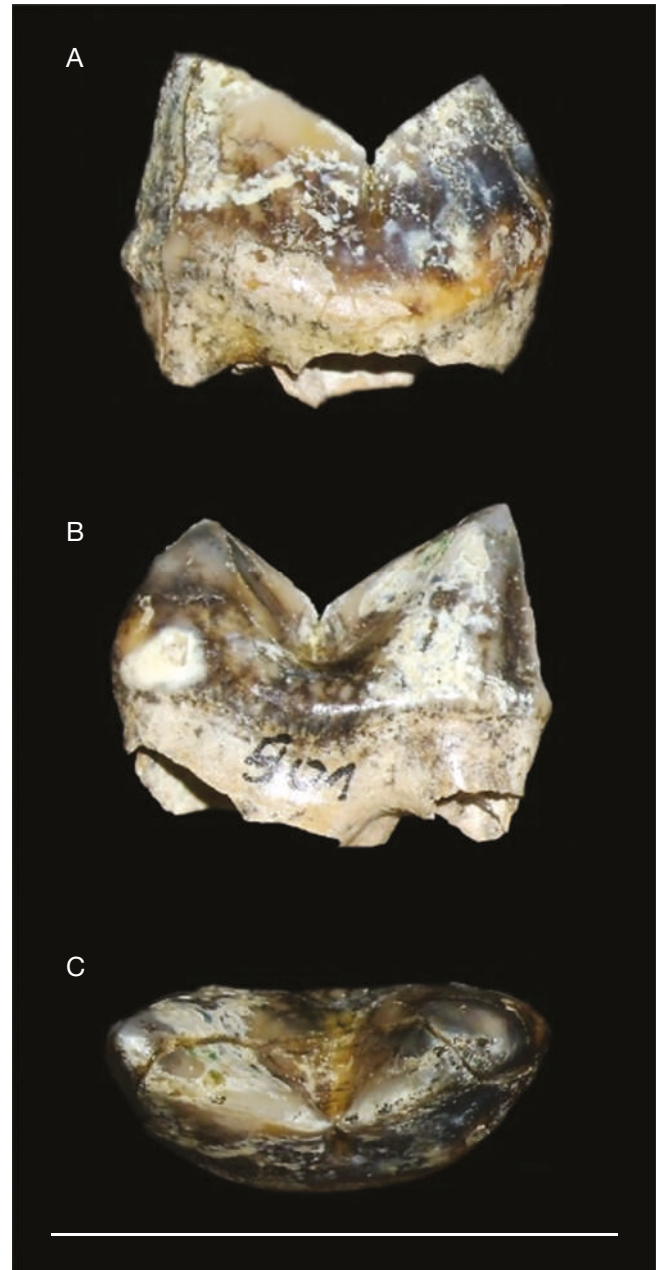


FIG. 4. — **A–C**, FC-DPV 501; right m1: **A**, external view; **B**, inner view; **C**, occlusal view. Scale bar: 3 cm.

of the latter is under debate. In this way, Cione *et al.* (2009) considered *P. o. mesembrina* indistinguishable from extant jaguars. Moreover, Metcalf *et al.* (2016) found, based on mitochondrial sequences, that the *P. onca* of the Pleistocene of South American Patagonia was genetically different from the modern jaguar but more closely related to it than to Old World pantherines; thus, it represents the extinct subspecies *P. onca mesembrina*. However, according to Chimento & Agnolín (2017), these remains, based on anatomy and its size, correspond to the American lion *P. atrox*, so its taxonomic status is far from resolved.

Although fossil remains of these felids have been previously listed on Uruguayan faunal lists (see Ubilla & Perea 1999;

TABLE 3. — Body mass estimation (in kg) of the typical prey (TPM) and maximum prey (MPM) for the studied material.

	According to equation from Prevosti & Vizcaíno (2006)		According to equation from Prevosti & Martin (2013)		According to equation from Hemmer (2007)
	TPM	MPM	TPM	MPM	TPM
CGF 104	252.6	887.1	323.4	826.3	362.6
FC-DPV 501	111.5	503.2	164.4	532.4	156.1
FC-DPV 1890	133.2	569.2	190.4	585.8	187.5

Ubilla *et al.* 2004), to date, no material of such species have been reliably described. Thus, the present remains are the first properly documented fossil records of this taxon for the country. Moreover, the material studied here along with some remains from Buenos Aires Province (Argentina) (see Seymour 1989; Ferrero 2008; Cruz *et al.* 2012; Moreno & Lima-Ribeiro 2015; Rodríguez *et al.* 2018), considering that the *P. o. mesembrina* remains could correspond to *P. atrox* (see above), would be at the southernmost limit of the distribution of the representative fossils of the species.

PALEOECOLOGICAL ASPECTS AND BODY MASS

Currently, *Panthera onca* lives mainly in tropical conditions within dense vegetation near water sources (rivers, creeks, etc.) or swampy areas, although they show wide environmental tolerance (Seymour 1989; Swank & Teer 1989; Ferrero 2008; Diaz 2010; Rodrigues *et al.* 2014; Moreno & Lima-Ribeiro 2015; Chahud & Okumura 2020). In its distribution range, the species compete for food with another large felid, namely, *Puma concolor*, although their interactions are minimal, and they seem to mutually avoid each other (Seymour 1989 and references therein; Harmsen *et al.* 2009; Romero-Muñoz *et al.* 2010; Rueda *et al.* 2013; Ávila-Nájera *et al.* 2020). However, when both felids are sympatric, *P. concolor* is more abundant in dry areas, while *P. onca* prefers more humid areas (Seymour 1989 and references therein). Additionally, temporal separation has been reported between these two felids (Harmsen *et al.* 2009; Romero-Muñoz *et al.* 2010; Ávila-Nájera *et al.* 2020), and in addition to the aforementioned, jaguars generally show a greater dependence on larger prey than pumas (Romero-Muñoz *et al.* 2010; Payán Garrido & Soto Vargas 2012; Rueda *et al.* 2013; Ávila-Nájera *et al.* 2020). Therefore, it is expected that a segregation pattern based on spatiotemporal distribution and prey preference has probably occurred in the past.

Moreover, these felids coexisted during the late Pleistocene in South America, in addition to *P. concolor*, with other large carnivorous mammals, such as saber-toothed cats (*Smilodon fatalis* Leidy, 1868; *S. populator* Lund, 1842), short face bears (*Arctotherium* Burmeister, 1879), and large canids (*Aenocyon* (synonym of *Canis*) *dirus* (Leidy, 1858), see Perri *et al.* 2021; *Procyon troglodytes* (Lund, 1838) (see Prevosti *et al.* 2009; Prevosti & Forasiepi 2018; Manzuetti *et al.* 2018, 2020). However, according to differences in body mass, trophic segregation could be inferred between *P. onca* and the cited carnivores, so the competition among them would be limited (see Prevosti & Martin 2013; Bocherens *et al.* 2016).

The diet of *P. onca* includes medium to large mammals, up to 600 kg, but they also show a marked preference for reptiles, particularly caimans, lizards, turtles, boas, and anacondas (Seymour 1989; Swank & Teer 1989; Prevosti & Vizcaíno 2006; Payán Garrido & Soto Vargas 2012). In this context, and according to our results of typical prey mass, *Tayassu pecari* (Link, 1795), *Hydrochoerus* Brisson, 1762, *Tapirus terrestris* (Linnaeus, 1758), *Lama* (*Vicugna*) Molina, 1782, *Equus neogeus* Lund, 1840, *Hippidion* Roth, 1899 and *Mazama* Rafinesque, 1817, among others, are recorded in late Pleistocene strata in the territory of current Uruguay (Prevosti *et al.* 2009 and references therein; Ubilla & Martínez 2016), so the possibility that some of these species could have been potential prey of *P. onca* cannot be ruled out.

Finally, body mass estimates for the CGF 104 material greatly surpass the known body mass for most extant individuals of the species (for males, 37–121 kg; for females, 31–100 kg; see Sunquist & Sunquist 2009 and references therein; however, individuals of 130 kg to 158 kg are occasionally reported; see Seymour 1989 and references therein) and are more congruent with fossil remains assigned to this taxon (Prevosti & Martin 2013). For the remaining materials, those values are above the range of females of the species but within the known body mass range for this taxon (Sunquist & Sunquist 2009), particularly towards the larger sizes of the species.

Based on the larger size and body mass of the members of the populations living in the Pleistocene, these felids could potentially hunt larger prey than extant individuals, including juvenile mega mammals (Prevosti & Vizcaíno 2006, see also Prevosti & Martin 2013). The estimation of the body mass of the maximum prey reported here (particularly for material CGF 104) could, to some extent, be indicative of such predatory behavior, but prey preferences of an apex predator are conditioned by a complex combination of factors, such as the size of prey, availability, prey density, and scavenging activities (Schaller 2009). Compared with other solitary felid predators, extant jaguars show an unusually low predator-to-prey body mass ratio, which means that they tend to kill prey slightly smaller than themselves (Hayward *et al.* 2016). In this way, the predation of jaguars over megafauna species could be unusual, and they most likely focused their efforts on smaller animals available within the late Pleistocene herbivore assemblage. This condition, along with the effect of megafaunal extinction and reduction of jaguar body mass at the end of the Pleistocene, suggests that the predatory jaguar ecology has been substantially altered since then (Hayward *et al.* 2016). Additionally,

it was observed that jaguars can use both medium- and large-sized prey that are available and behaviorally vulnerable (González & Miller 2002). Thus, the prey plasticity displayed by *P. onca* may have contributed to their survival to the present (see Hayward *et al.* 2016).

CONCLUSIONS

The material described here, based on morphology and measurements, are assigned to large individuals of *Panthera onca*. These remains are the first fossil materials of this taxon reliably determined for Uruguay and additionally represent the southern limit of its distribution during the Pleistocene in South America. Currently, *P. onca* is the apex predator in South America, inhabiting mainly environments with vegetative cover. During the late Pleistocene in the territory of Uruguay, a large carnivore guild was integrated, potentially hunting upon medium-size mammals.

Acknowledgements

Gonzalo Fierro for collecting and allowing the study of the material CGF 104. Alejandra Rojas (FC-DPV) for allowing the study of the material under their care and for comparative sample. José Coronel participates in the finding of material FC-DPV 501. Associate Editor Lorenzo Rook, and the reviewers (Damián Ruiz Ramoni and another anonymous) for useful comments. Contribution to the Ph.D. Project PEDECIBA Biología of Aldo Manzuetti (Grant ANII POS_NAC_2018_1_151199) and CSIC-C-211-348 (M. Ubilla).

REFERENCES

- ARROYO-CABRALES J. 2002. — Registro fósil del jaguar, in MEDELLÍN R., EQUINGUA C., CHETKIEWICZ C., CRAWSHAW JR. P., RABINOWITZ A., REDFORD K., ROBINSON J., SANDERSON E. & TABER A. (eds), *El jaguar en el nuevo milenio, Fondo de cultura Económica, Universidad Nacional Autónoma de México*. Wildlife Conservation Society, México: 343-354.
- ÁVILA-NÁJERA D. M., CHÁVEZ C., PÉREZ-ELIZALDE S., PALACIOS-PÉREZ J. & TIGAR B. 2020. — Coexistence of jaguars (*Panthera onca*) and pumas (*Puma concolor*) in a tropical forest in south-eastern Mexico. *Animal Biodiversity and Conservation* 43 (1): 55-66. <https://doi.org/10.32800/abc.2020.43.0055>
- BERMAN W. E. 1994. — *Los carnívoros continentales (Mammalia, Carnivora) del Cenozoico en la provincia de Buenos Aires*. Unpublished PhD thesis, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, La Plata, 412 p.
- 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.
- 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. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2016.02.017>
- CABRERA A. 1934. — Los yaguasres vivientes y extinguidos de la América austral. *Notas Preliminares del Museo de la Plata* 2: 34-50.
- CARBOT-CHANONA G. & GÓMEZ-PÉREZ L. E. 2014. — Nueva evidencia de *Panthera atrox* (Mammalia, Felidae) en el Pleistoceno Tardío de Chiapas. *Lacandonia* 8 (2): 83-89.
- CHAHUD A. 2020. — Occurrence of the sabretooth cat *Smilodon populator* (Felidae, Machairodontinae) in the Cuvieri cave, eastern Brazil. *Palaeontologia Electronica* 23 (2): a24. <https://doi.org/10.26879/1056>
- CHAHUD A. & OKUMURA M. 2020. — The presence of *Panthera onca* Linnaeus 1758 (Felidae) in the Pleistocene of the region of Lagoa Santa, State of Minas Gerais, Brazil. *Historical Biology* 33 (10): 2496-2503. <https://doi.org/10.1080/08912963.2020.1808975>
- CHIMENTO N. 2016. — Sistemática y relaciones filogenéticas de la familia Felidae en América del Sur, in AGNOLIN F., LIO G., BRISSÓN EGLI F., CHIMENTO N. & NOVAS F. (eds), *Historia Evolutiva y Paleobiogeográfica de los Vertebrados de América del Sur*. Contribuciones del MACN, Buenos Aires: 373-383.
- CHIMENTO N. & AGNOLIN F. 2017. — The fossil American lion (*Panthera atrox*) in South America: Palaeobiogeographical implications. *Comptes Rendus Palevol* 16 (8): 850-864. <https://doi.org/10.1016/j.crpv.2017.06.009>
- CHIMENTO N. & DONDAS A. 2017. — First Record of *Puma concolor* (Mammalia, Felidae) in the Early- Middle Pleistocene of South America. *Journal of Mammalian Evolution* 25: 381-389. <https://doi.org/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. 2009. — Craniomandibular morphology and phylogenetic affinities of *Panthera atrox*: implications for the evolution and paleobiology of the lion lineage. *Journal of Vertebrate Paleontology* 29 (3): 934-945. <https://doi.org/10.1671/039.029.0314>
- CID A., ANJOS R., ZAMBONI C., CARDOSO R., MUNIZ M., CORONA A., VALLADARES D., KOVACS L., MACARIO K., PEREA D., GOSO AGUILAR C. & VELAZCO H. 2014. — Na, K, Ca, Mg, and U-series in fossil bone and the proposal of a radial diffusion-adsorption model of uranium uptake. *Journal of Environmental Radioactivity* 136: 131-139. <https://doi.org/10.1016/j.jenvrad.2014.05.018>
- CIONE A. & TONNI E. 2005. — Bioestratigrafía basada en mamíferos del Cenozoico superior de la región Pampeana, in DE BARRIO R., ETCHEVERRY R.O., CABALLÉ M. & LLAMBÍAS E. (eds), *Geología y Recursos Minerales de la Provincia de Buenos Aires*. Relatorio del XVI Congreso Geológico Argentino. Asociación Geológica Argentina, La Plata: 183-200.
- 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?, in HAYNES G. (ed.), *American Megafaunal Extinctions at the End of the Pleistocene*. Springer, Dordrecht: 125-144. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-8793-6_7
- CIONE A., GASPARINI G., SOIBELZON E., SOIBELZON L. & TONNI E. 2015. — *The Great American Biotic Interchange: a South American perspective*. Springer Earth System Sciences, Dordrecht, 97 p. <https://doi.org/10.1007/978-94-017-9792-4>
- COHEN K. M., FINNEY S. M., GIBBARD P. L. & FAN J.-X. 2013. — The ICS International Chronostratigraphic Chart. *Episodes* 36 (3): 199-204. <https://doi.org/10.18814/epiugs/2013/v36i3/002>
- COHEN K. M., HARPER D.A.T. & GIBBARD P. L. 2020. — ICS International Chronostratigraphic Chart 2020/03. *International Commission on Stratigraphy, IUGS*. Available at: www.stratigraphy.org

- 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. <https://doi.org/10.1080/02724634.2013.764311>
- 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. <https://doi.org/10.5710/AMGH.27.11.2011.516>
- CURRIER M. 1983. — *Felis concolor*. *Mammalian Species* 200, 7 p. <https://doi.org/10.2307/3503951>
- DÍAZ N. 2010. — New historical records of the jaguar (*Panthera onca*) in Patagonia. *Revista Mexicana de Mastozoología* 14: 23-45. <https://doi.org/10.22201/ie.20074484e.2010.14.1.25>
- ERCOLI M., RAMÍREZ M., MORALES M., ÁLVAREZ A. & CANDELA A. 2019. — First record of carnivora (Puma lineage, Felidae) in the Uquía Formation (late Pliocene-early Pleistocene, NW Argentina) and its significance in the Great American Biotic Interchange. *Ameghiniana* 56 (3): 195-212. <https://doi.org/10.5710/AMGH.31.03.2019.3206>
- 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.
- GONZÁLEZ C. A. L. & MILLER B. J. 2002. — Do jaguars (*Panthera onca*) depend on large prey?. *Western North American Naturalist* 62 (2): 218-222.
- GONZÁLEZ E., MARTÍNEZ-LANFRANCO J., JURI E., RODALES A., BOTTO G. & SOUTULLO A. 2013. — Mamíferos, in SOUTULLO A., CLAVIJO C. & MARTÍNEZ-LANFRANCO J. (eds), *Especies prioritarias para la Conservación en Uruguay. Vertebrados, moluscos continentales y plantas vasculares*. Sistema Nacional de Áreas Protegidas/ Dirección Nacional de Medio Ambiente/Ministerio de Vivienda, Ordenamiento Territorial y Medio Ambiente/Dirección de Innovación, Ciencia y Tecnología/Ministerio de Educación y Cultura, Montevideo: 175-207.
- GUTIÉRREZ M., ALBERDI M. T., PRADO J. L. & PEREA, D. 2005. — Late Pleistocene *Stegomastodon* (Mammalia, Proboscidea) from Uruguay. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Monatshefte* 11: 641-662. <https://doi.org/10.1127/njgpm/2005/2005/641>
- HAMMER O., HARPER D. & RYAN P. D. 2001. — PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica* 4 (1), 9 p.
- HARMSSEN B., FOSTER R., SILVER S., OSTRO L. E. T. & DONCASTER C. 2009. — Spatial and temporal interactions of sympatric Jaguars (*Panthera onca*) and Pumas (*Puma concolor*) in a Neotropical forest. *Journal of Mammalogy* 90 (3): 612-620. <https://doi.org/10.1644/08-MAMM-A-140R.1>
- HAYWARD M. W., KAMLER J. F., MONTGOMERY R. A., NEWLOVE A., ROSTRO-GARCÍA S., SALES L.P. & VAN VALKENBURGH B. 2016. — Prey Preferences of the Jaguar *Panthera onca* Reflect the Post-Pleistocene Demise of Large Prey. *Frontiers in Ecology and Evolution* 3 (148), 19 p. <https://doi.org/10.3389/fevo.2015.00148>
- HEMMER H. 2007. — Saber-tooth cats and cave lions – from fossils to felid performance and former living communities. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* 259: 1-12.
- HEMMER H., KAHLKE R.-D. & VEKUA A. K. 2010. — *Panthera onca georgica* ssp. nov. from the Early Pleistocene of Dmanisi (Republic of Georgia) and the phylogeography of jaguars (Mammalia: Carnivora: Felidae). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen* 257 (1): 115-127. <https://doi.org/10.1127/0077-7749/2010/0067>
- 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 (5757): 73-77. <https://doi.org/10.1126/science.1122277>
- KITCHENER A. 1991. — *The Natural History of the Wild Cats*. Cornell, University Press, New York, 280 p.
- KURTÉN B. & WERDELIN L. 1990. — Relationships between North and South American *Smilodon*. *Journal of Vertebrate Paleontology* 10 (2): 158-169. <https://doi.org/10.1080/02724634.1990.10011804>
- 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. & LÓPEZ P. 2006. — Los mamíferos finipleistocénicos de la Formación Quebrada Quereo (IV Región Chile): biogeografía, bioestratigrafía e inferencias paleoambientales. *Mastozoología Neotropical* 13 (1): 89-101.
- LOSEY R. J., MCLACHLIN K., NOMOKONOVA T., LATHAM K. & HARRINGTON L. 2017. — Body mass estimates in Dogs and North American Gray Wolves using limb element dimensions. *International Journal of Osteoarchaeology* 27 (2): 180-191. <https://doi.org/10.1002/oa.2528>
- MANZUETTI A., PEREA D., UBILLA M. & RINDERKNECHT A. 2018. — First record of *Smilodon fatalis* Leidy, 1868 (Felidae, Machairodontinae) in the extra-Andean region of South America (late Pleistocene, Sopas Formation), Uruguay: Taxonomic and paleobiogeographic implications. *Quaternary Science Reviews* 180: 57-62. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2017.11.024>
- MANZUETTI A., PEREA D., JONES W., UBILLA M. & RINDERKNECHT A. 2020. — An extremely large saber-tooth cat skull from Uruguay (late Pleistocene-early Holocene, Dolores Formation): body size and paleobiological implications. *Alcheringa: An Australasian Journal of Palaeontology* 44 (2): 332-339. <https://doi.org/10.1080/03115518.2019.1701080>
- MARTÍN F. 2016. — Cueva del Milodón. The hunting grounds of the Patagonian panther. *Quaternary International* 466 Part B: 212-222. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2016.05.005>
- MARTÍNEZ S. & UBILLA M. 2004. — El Cuaternario en Uruguay, in VEROSLAVSKY G., UBILLA M. & MARTÍNEZ S. (eds), *Cuenas Sedimentarias de Uruguay. Geología, Paleontología y recursos naturales. Cenozoico*. Ediciones D.I.R.A.C. Universidad de la República- Facultad de Ciencias, Montevideo: 195-228.
- 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., MARTÍN F., BRAY S., VILSTRUP J., ORLANDO L., SALAS-GISMONDI R., LOPONTE D., MEDINA M., DE NIGRIS 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* 2 (6): 1-8. <https://doi.org/10.1126/sciadv.1501682>
- MONES A. & RINDERKNECHT A. 2004. — The first South American Homotheriini (Mammalia: Carnivora: Felidae). *Comunicaciones Paleontológicas del Museo Nacional de Historia Natural y Antropología* 35 (2): 201-212.
- MONTPELLANO-BALLESTEROS M. & CARBOT-CHANONA G. 2009. — *Panthera leo atrox* (Mammalia: Carnivora: Felidae) in Chiapas, Mexico. *The Southwestern Naturalist* 54 (2): 217-222. <https://doi.org/10.1894/CLG-20.1>

- 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.
- MORENO A. M. & LIMA-RIBEIRO M. S. 2015. — Ecological niche models, fossil record and the multi-temporal calibration for *Panthera onca* (Linnaeus, 1758) (Mammalia: Felidae). *Brazilian Journal of Biological Sciences* 2 (4): 309-319.
- PAYÁN GARRIDO E. & SOTO VARGAS C. 2012. — *Los Felinos de Colombia*. Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible, Instituto de Investigaciones de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt y Panthera Colombia. Ediprint Ltda., Bogotá, 48 p.
- PEREIRA-GARBERO R. & SAPP A. 2016. — Historia del jaguar en Uruguay y la Banda Oriental, in MEDELLÍN R., DE LA TORRE A., ZARZA H., CHÁVEZ C. & CEBALLOS G. (eds), *El jaguar en el siglo XXI. La perspectiva continental*. FCE, UNAM - Instituto de Ecología, México: 479-494.
- PEREIRA-GARBERO R., BARRENECHE J., LAUFER G., ACHAVAL F. & ARIM M. 2013. — Mamíferos invasores en Uruguay, historia, perspectivas y consecuencias. *Revista Chilena de Historia Natural* 86 (4): 403-421. <https://doi.org/10.4067/S0716-078X2013000400003>
- PERRI A. R., MITCHELL K. J. & MOUTON A. [...] & FRANTZ L. A. F. 2021. — Dire wolves were the last of an ancient New World canid lineage. *Nature* 591: 87-91. <https://doi.org/10.1038/s41586-020-03082-x>
- 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. & MARTIN F. 2013. — Paleoecology of the mammalian predator guild of Southern Patagonia during the latest Pleistocene: ecomorphology, stable isotopes, and taphonomy. *Quaternary International* 305: 74-84. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2012.12.039>
- PREVOSTI F. & FORASIEPI A. 2018. — *Evolution of South American Mammalian Predators During the Cenozoic: Paleobiogeographic and Paleoenvironmental Contingencies*. Springer Geology, Switzerland, 196 p.
- PREVOSTI F., UBILLA M. & PEREA D. 2009. — Large extinct canids from the Pleistocene of Uruguay: systematic, biogeographic and paleoecological remarks. *Historical Biology* 21 (1): 79-89. <https://doi.org/10.1080/08912960903249337>
- RICHARD E. 2005. — *Introducción al conocimiento de los felinos (Mammalia: Felidae) de Argentina y Bolivia, con especial referencia al estatus en Argentina*. Cátedra de Zoología General: Materiales de Estudio. Carrera de Ingeniería Ambiental, Escuela Militar de Ingeniería, La Paz, 139 p.
- 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. <https://doi.org/10.1080/02724634.2011.550366>
- 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. <https://doi.org/10.1590/0001-3765201420140314>
- RODRIGUEZ S., MÉNDEZ C., SOIBELZON E., SOIBELZON L. H., CONTRERAS S., FRIEDRICH J., LUNA C. & ZURITA A. 2018. — *Panthera onca* (Carnivora, Felidae) in the late Pleistocene-early Holocene of northern Argentina. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Monatshefte* 289 (2): 177-187. <https://doi.org/10.1127/njgpa/2018/0758>
- ROMERO-MUÑOZ A., MAFFEI L., CUÉLLAR E. & NOSS A. 2010. — Temporal separation between jaguar and puma in the dry forests of southern Bolivia. *Journal of Tropical Ecology* 26 (3): 303-311.
- RUEDA P., MENDOZA G. D., MARTÍNEZ D. & ROSAS-ROSAS O. C. 2013. — Determination of the jaguar (*Panthera onca*) and puma (*Puma concolor*) diet in a tropical forest in San Luis Potosí, Mexico. *Journal of Applied Animal Research* 41 (4): 484-489. <https://doi.org/10.1080/09712119.2013.787362>
- RUIZ-RAMONI D., MONTELLANO-BALLESTEROS M., ARROYO-CABRALES J., CASO A. & CARVAJAL-VILLARREAL S. 2020. — The large jaguar that lived in the past of México: a forgotten fossil. *Therya* 11 (1): 33-40. <https://doi.org/10.12933/therya-20-821>
- SCHALLER G. B. 2009. — *The Serengeti lion: a study of predator-prey relations*. University of Chicago Press., Chicago, 480 p.
- SEYMOUR K. 1989. — *Panthera onca*. *Mammalian Species* 340: 9 p. <https://doi.org/10.2307/3504096>
- 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 p.
- SMITH R. 1993. — Bias in equations used to estimate fossil primate body mass. *Journal of Human Evolution* 25 (1): 31-41. <https://doi.org/10.1006/jhev.1993.1036>
- SOIBELZON L. & PREVOSTI F. 2007. — Los carnívoros (Carnivora, Mammalia) terrestres del Cuaternario de América del Sur. *Monografías de la Societat D'Historia Natural de Les Balears* 14: 49-68.
- SOIBELZON L. & PREVOSTI F. 2013. — Fossil of South American land carnivores (Carnivora, Mammalia), in RUIZ-GARCÍA M. & SHOSTELL J. M. (eds), *Molecular population genetics, evolutionary biology and biological conservation of Neotropical carnivores*. Nova Science Publishers, Inc., New York: 509-527.
- SUNQUIST M. E. & SUNQUIST F. C. 2009. — Family Felidae (cats), in WILSON D. & MITTERMEIER R. (eds), *Handbook of the mammals of the world*. Vol. 1. *Carnivores*. Lynx Ediciones, Barcelona: 54-168.
- SWANK W. & TEER J. 1989. — Status of the jaguar 1987. *Oryx* 23 (1): 14-21. <https://doi.org/10.1017/S0030605300022547>
- THACKERAY J. & KIESER J. 1992. — Body mass and carnassial length in modern and fossil carnivores. *Annals of the Transvaal Museum* 35 (24): 337-341.
- THOMAS O. 1911. — The mammals of the tenth edition of Linnaeus: an attempt to fix the types of the genera and the exact bases and localities of the specimens. *Proceedings of the Zoological Society of London* 81: 120-158.
- UBILLA M. & PEREA D. 1999. — Quaternary vertebrates of Uruguay: a biostratigraphic, biogeographic and climatic overview. *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula* 12: 75-90.
- UBILLA M. & MARTÍNEZ S. 2016. — *Geology and Paleontology of the Quaternary of Uruguay*. SpringerBriefs in Earth System Sciences, Switzerland, 82 p. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-29303-5>
- 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 (1): 129-142. [https://doi.org/10.1016/S1040-6182\(03\)00048-X](https://doi.org/10.1016/S1040-6182(03)00048-X)
- UBILLA M., PEREA D., LORENZO N., GUTIÉRREZ M. & RINDERKNECHT A. 2011. — Fauna Cuaternaria Continental, in PEREA D. (ed.), *Fósiles de Uruguay*. Edición DI.R.A.C, Facultad de Ciencias, Montevideo: 283-314.
- UBILLA M., CORONA A., RINDERKNECHT A., PEREA D. & VERDE M. 2016. — Marine isotope Stage 3 (MIS 3) and continental beds of northern Uruguay (Sopas Formation): paleontology, chronology and climate, in GASPARINI G., RABASSA J., DESCHAMPS C. & TONNI E. (eds), *Marine Isotope Stage 3 in Southern South America, 60 ka B.P.-30 ka B.P.* Springer International Publishing, Basel: 183-205. https://doi.org/10.1007/978-3-319-40000-6_11
- UBILLA M., RINDERKNECHT A., CORONA A. & PEREA D. 2018. — 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*

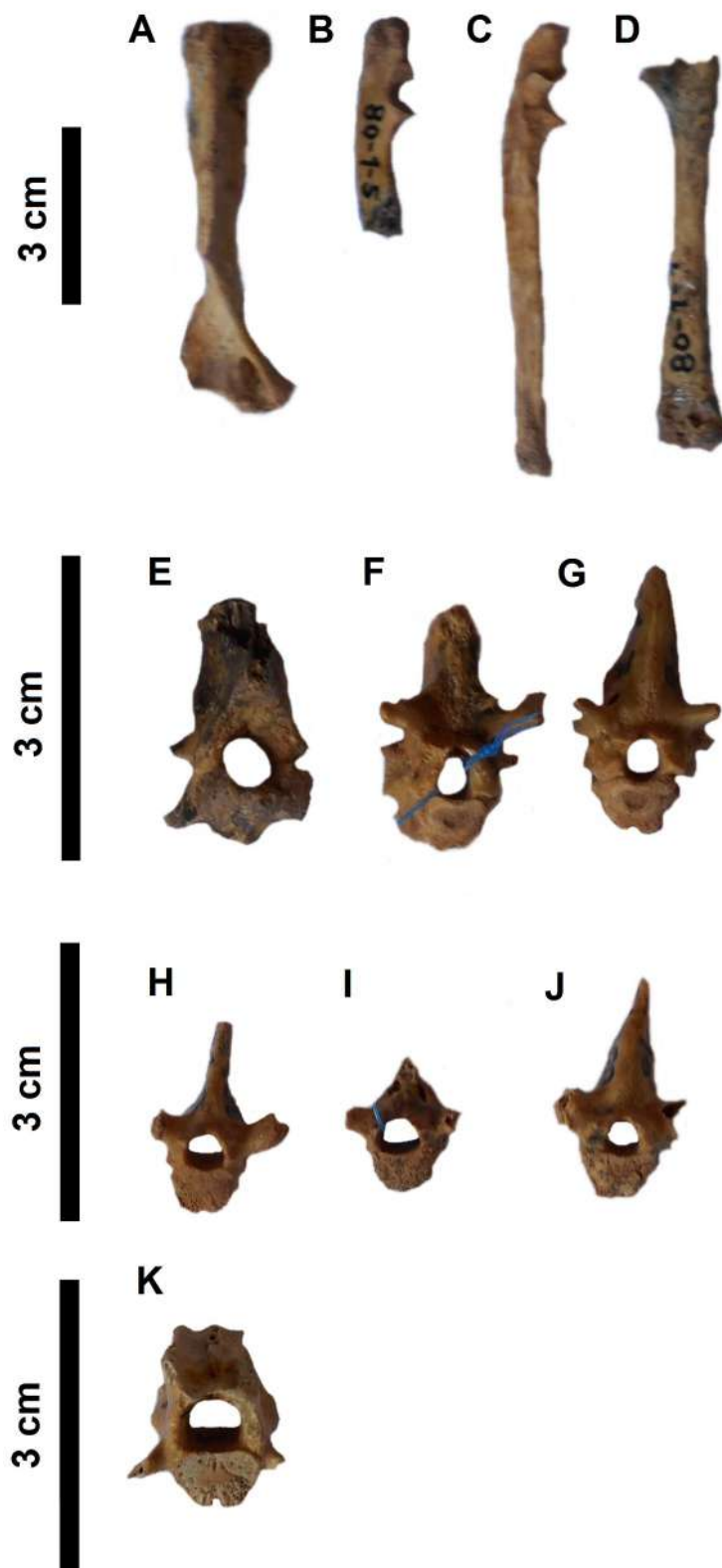
- Evolution* 25: 291-300. <https://doi.org/10.1007/s10914-017-9380-2>
- VAN VALKENBURGH B. 1990. — Skeletal and dental predictors of body mass in carnivores, in DAMUTH J. & MACFADDEN B. J. (eds), *Body Size in Mammalian Paleobiology: Estimation and Biological Implication*. Cambridge University Press, Cambridge: 181-205.
- VAN VALKENBURGH B. 1991. — Iterative evolution of hypercarnivory in canid (Mammalia: Carnivora): evolutionary interactions among sympatric predators. *Paleobiology* 17 (4): 340-362. <https://doi.org/10.1017/S0094837300010691>
- VON DEN DRIESCH A. 1976. — *A guide to the measurement of animal bones from archaeological sites*. Harvard University Press, Cambridge (MA), 136 p.
- 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. (eds), *Biology and Conservation of Wild Felids*. Oxford University Press, Oxford: 59-82.
- WOODBURNE M. O. 2010. — The Great American Biotic Interchange: Dispersals, Tectonics, Climate, Sea Level and Holding Pens. *Journal of Mammalian Evolution* 17: 245-264. <https://doi.org/10.1007/s10914-010-9144-8>
- ZARRATE-CHARRY D., LAVERDE TRUJILLO L., BALAGUERA-REINA S., GONZÁLEZ-MAYA J. & TRUJILLO F. 2009. — Rescate y manejo de fauna silvestre ex situ en Colombia: estudio de caso de un jaguar (*Panthera onca*) en la orinoquía colombiana. *Revista CES-Medicina Veterinaria y Zootecnia* 4 (1): 81-89.

*Submitted on 13 March 2021;
accepted on 1 June 2021;
published on 8 September 2022.*

ANEXO 6

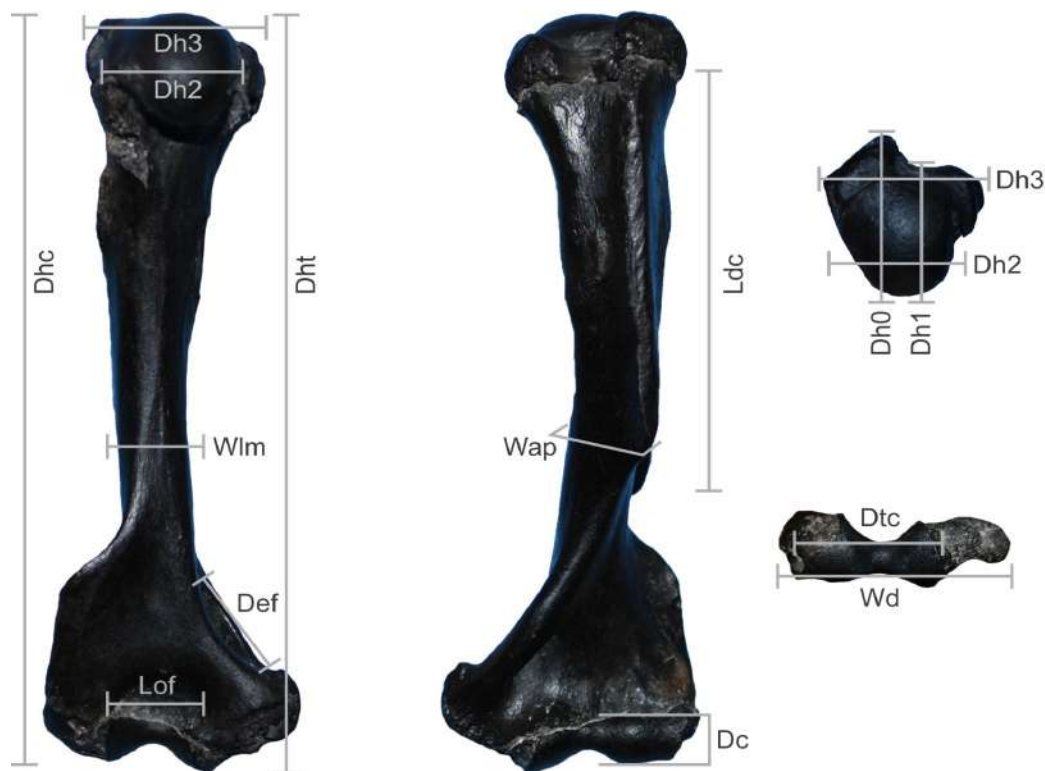
Otros datos

Anexo 6



CPG 80-1: A, húmero derecho (CPG 80-1-3); B, C, ulnas (CPG 80-1-5 y CPG 80-1-4 respectivamente); D, fémur (derecho?) (CPG 80 1-1); E, axis (CPG 80-1-13); F, G, otras vértebras cervicales (CPG 80-1-12 y CPG 80-1-7 respectivamente); H, I, J, vértebras dorsales (CPG 80-1-9, CPG 80-1-14, CPG 80-1-10 respectivamente); K, vértebra lumbar (CPG 80-1-6).

Medidas usadas en los estudios comparativos y análisis multivariados para el material CPG 80-1-2: distancia proximo-distal del cóndilo (Dc); longitud total entre la cabeza del húmero y el cóndilo distal (Dhc); longitud total entre la cabeza del húmero y la tróclea (Dht); longitud máxima del foramen entepicondilar (Def); distancia latero-medial entre la tróclea y el cóndilo (Dtc); ancho proximal antero-posterior máximo (Dh0); ancho antero-posterior de la cabeza del húmero (Dh1); ancho latero-medial de la cabeza (Dh2); distancia proximal entre el tubérculo mayor y el tubérculo menor (Dh3); longitud de la cresta deltopectoral (Ldc); longitud máxima de la fosa olecraneana (Lof); ancho antero-posterior de la diáfisis debajo de la cresta (Wap); ancho distal (Wd); ancho latero-medial de la diáfisis debajo de la cresta (Wlm). Tomado de Vezzosi *et al.*, 2017.



Ecuación del índice de robustez del húmero (HRI) (ver Vezzosi *et al.*, 2017 y referencias allí citadas). Medidas en mm.

HRI: $(Wlm/Dht) \times 100$

Estimación del HRI para el material **CPG 80 1-2**

HRI: $(5.90/69) \times 100 = 8.551$

Taxa	n	HRI	SD	Var	CV	Rango
CPG 80 1-2	1	8.551				
<i>D. albiventris</i>	23	8.283	0.206	0.888	0.116	6.752–11.078
<i>D. aurita</i>	7	7.646	0.170	0.144	0.054	7.275–8.357
<i>D. marsupialis</i>	4	8.314	0.125	0.031	0.026	8.064–8.455
<i>M. nudicaudatus</i>	4	7.538	0.176	0.062	0.040	7.306–7.883
<i>Philander</i> spp.	5	7.428	0.108	0.035	0.029	7.122–7.629
<i>L. crassicaudata</i>	5	7.978	0.360	0.390	0.090	6.921–8.529

Comparación del valor del HRI calculado sobre el material CPG 80 1-2 con otros Didelphidae. Abreviaturas: n, tamaño muestral; SD, desviación estandar; Var, varianza; CV, coeficiente de variación (adaptado de Vezzosi *et al.*, 2017).

Masa corporal y hábito locomotor en varios Didelphidae actuales (adaptado de Manzuetti *et al.*, 2020b: Supplementary material 5).

Taxón	Masa corporal	Hábito locomotor
<i>Caluromys</i>	140-390g	Arborícola
<i>Glironia</i>	130-140g	Arborícola, terrestre
<i>Metachirus</i>	300-630g	Terrestre (cursorial)
<i>Chironectes</i>	395-800g	Terrestre y semi-acuático
<i>Lutreolina</i>	125-1000g aprox.	Terrestre, también escansorial y acuático
<i>Philander</i>	200-960g	Terrestre, también escansorial y acuático
<i>Monodelphis</i>	90-155g	Terrestre y escansorial
<i>Lestodelphys</i>	76-90g	Terrestre y escansorial
<i>D. albiventris</i>	400-2750g	Terrestre y escansorial
<i>D. marsupialis</i>	565-1960g	Terrestre y escansorial
<i>D. pernigra</i>	1600-1700g	Terrestre y escansorial
<i>D. imperfecta</i>	794g promedio	Terrestre y escansorial
<i>D. aurita</i>	700-1880g	Terrestre y escansorial
<i>D. virginiana</i>	1900-6000g	Terrestre y escansorial