

# Sistemática de los grandes cánidos (Mammalia, Carnivora, Canidae) fósiles de América del Sur

FRANCISCO JUAN PREVOSTI<sup>1,2</sup>

1. Museo de Ciencias Antropológicas y Naturales, Universidad Nacional de La Rioja (UNLaR). Avenida Luis M. de la Fuente S/N, 5300 La Rioja, Argentina.  
2. Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET).

Recibido: 4 de marzo 2022 - Aceptado: 28 de octubre 2022 - Publicado: 15 de mayo 2023

**Para citar este artículo:** Francisco Juan Prevosti (2023). Sistemática de los grandes cánidos (Mammalia, Carnivora, Canidae) fósiles de América del Sur. *Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina* 23(1): 78–192.

**Link a este artículo:** <http://dx.doi.org/10.5710/PEAPA.28.10.2022.417>

©2023 Prevosti



This work is licensed under

**CC BY-NC 4.0**



ISSN 2469-0228

Asociación Paleontológica Argentina  
Maipú 645 1° piso, C1006ACG, Buenos Aires  
República Argentina  
Tel/Fax (54-11) 4326-7563  
Web: [www.apaleontologica.org.ar](http://www.apaleontologica.org.ar)

# SISTEMÁTICA DE LOS GRANDES CÁNIDOS (MAMMALIA, CARNIVORA, CANIDAE) FÓSILES DE AMÉRICA DEL SUR

FRANCISCO JUAN PREVOSTI<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup>Museo de Ciencias Antropológicas y Naturales, Universidad Nacional de La Rioja (UNLaR). Avenida Luis M. de la Fuente S/N, 5300 La Rioja, Argentina. [protocyon@hotmail.com](mailto:protocyon@hotmail.com)

<sup>2</sup>Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET).

**Resumen.** Durante el Pleistoceno, América del Sur tenía varios géneros y especies de grandes cánidos hipercarnívoros, los cuales se extinguieron completamente al final de esta época. En este trabajo se presenta una revisión sistemática exhaustiva del grupo (cuatro géneros y siete especies), sobre la base de nuevos análisis cladísticos que también contemplan información genómica y un estudio de la variación intraespecífica en cánidos. Se discuten los resultados generados sobre la filogenia, sistemática, bioestratigrafía y biogeografía de los cánidos sudamericanos. Se sinonimizó *Protocyon orcesi* con *Protocyon troglodytes* y *Canis nehringi* con *Aenocyon dirus*. El género *Theriodictis* sería parafilético por lo que *Theriodictis tarijensis* fue transferido a *Protocyon*. "*Canis*" *gezi* claramente no pertenece al género *Canis*. Las distribuciones de *A. dirus* y *P. troglodytes* llegarían hasta la región pampeana y México, respectivamente. Por otro lado, se restringió a la región pampeana la distribución de *Theriodictis*. El carácter fragmentario de varios taxones de América del Norte y del Sur complican su ubicación filogenética y las interpretaciones biogeográficas y evolutivas, pero se pueden inferir varios eventos inmigratorios desde América del Norte y Central y algunos posteriores en sentido contrario, así como también una diversificación importante dentro de América del Sur. Nuevos ejemplares bien preservados son necesarios para evaluar la presencia de *Chrysocyon* y *Theriodictis* fuera de América del Sur y la asignación sistemática de los restos de cánidos de los sitios de Orocuai (Venezuela). La evidencia disponible no permite corroborar la presencia de grandes cánidos con anterioridad al Ensenadense (>1,8 Ma).

**Palabras clave.** Sistemática. Filogenia. *Theriodictis*. *Protocyon*. *Aenocyon*. Biogeografía. Evolución. Cuaternario.

**Abstract.** SYSTEMATICS OF THE LARGE CANIDS (MAMMALIA, CARNIVORA, CANIDAE) FOSSILS OF SOUTH AMERICA. During the Pleistocene, South America had several genera and species of large hypercarnivorous canids, which became completely extinct at the end of this epoch. This paper presents a comprehensive systematic review of the group (four genera, seven species) based on new cladistic analyses that include genomic information and a study of intraspecific variation in canids. The results generated are discussed in the context of knowledge on the phylogeny, systematics, biostratigraphy, paleoecology, and biogeography of South American canids. *Protocyon orcesi* was synonymized with *Protocyon troglodytes*, and *Canis nehringi* with *Aenocyon dirus*. The genus *Theriodictis* would be paraphyletic, so *T. tarijensis* was transferred to *Protocyon*. "*Canis*" *gezi* does not belong to the genus *Canis*. The distribution of *A. dirus* and *P. troglodytes* would reach the Pampean Region and the latter as far as Mexico. On the other hand, the distribution of *Theriodictis* was restricted to the Pampean Region. The fragmentary nature of several taxa from North and South America complicates their phylogenetic location and biogeographical and evolutionary interpretations. However, several immigration events from North and Central America, and some later ones in the opposite direction, can be inferred, and a diversification in South America. New specimens with good preservation are needed to evaluate the presence of *Chrysocyon* and *Theriodictis* outside South America and the assignment of several canids from the Orocuai sites (Venezuela). The available evidence does not allow us to corroborate the presence of large canids prior to the Ensenadense (>1.8 Ma).

**Key words.** Systematics. Phylogeny. *Theriodictis*. *Protocyon*. *Aenocyon*. Biogeography. Evolution. Quaternary.

Los cánidos son un grupo relativamente reciente en América del Sur ya que ingresaron durante el Plioceno Tardío en el marco del Gran Intercambio Biótico Americano (Berta, 1989; Berman, 1994; Prevosti, 2006, 2010; Woodburne *et al.*, 2006; Woodburne, 2010; Cione *et al.*, 2015). Sin embargo, la familia posee una notable diversidad en este continente, producto de diferentes inmigraciones, así como eventos de especiación *in situ* (Prevosti y Soibelzon, 2012; Prevosti y Forasiepi, 2018).

En la actualidad, América del Sur presenta una importante diversidad de cánidos silvestres, representada principalmente por formas omnívoras de pequeño a mediano porte (Sillero Zubiri *et al.*, 2004), más otra extinguida en tiempos históricos (Kraglievich, 1930; Langguth, 1969, 1975; Berta, 1987, 1989; Sillero Zubiri *et al.*, 2004). Desde el punto de vista sistemático está constituida por más de 12 especies que se agrupan en cinco géneros. Los "zorros de

campo" del género *Lycalopex* Burmeister, 1854, con seis especies, habitan principalmente zonas abiertas desde el extremo sur de Chile y Argentina hasta sur de Colombia y el Cerrado en Brasil (Sillero Zubiri *et al.*, 2004; Wilson y Mittermeier, 2009). El género *Dusicyon* Hamilton Smith, 1839 contiene dos especies extinguidas en tiempos históricos. *Dusicyon australis* (Kerr, 1792) vivió en las Islas Malvinas hasta finales del siglo XIX (Slater *et al.*, 2009; Austin *et al.*, 2013). *Dusicyon avus* (Burmeister, 1866) habitó las regiones pampeana y patagónica (Brasil, Uruguay, Chile y Argentina; Manzuetti *et al.*, 2018; Prevosti y Forasiepi, 2018) durante el Pleistoceno Tardío y Holoceno y se extinguió hace aproximadamente 400 años (Prevosti *et al.*, 2015). *Cerdocyon thous* (Linnaeus, 1766) y *Atelocynus microtis* (Sclater, 1883), ambos representando géneros monotípicos en su expresión reciente, ocupan zonas arboladas de la mitad norte del continente, la primera, mientras que la segunda está restringida a la selva lluviosa amazónica (Sillero Zubiri *et al.*, 2004; Wilson y Mittermeier, 2009). *Urocyon cinereoargenteus* (Schreber, 1775) ocupa gran parte de América del Norte y Central y el norte de América del Sur (Venezuela y Colombia; Sillero Zubiri *et al.*, 2004; Wilson y Mittermeier, 2009). Las dos especies restantes presentan tipos morfológicos singulares en la historia de los cánidos. Por un lado, *Chrysocyon brachyurus* (Illiger, 1815) es el cánido viviente más grande de América del Sur (ca. 25 kg de masa corporal), con miembros extremadamente alargados y es el único viviente de gran tamaño omnívoro (Sillero Zubiri *et al.*, 2004; Wilson y Mittermeier, 2009). Por otro lado, *Speothos venaticus* (Lund, 1842) es una forma de mediano tamaño, miembros cortos y dieta hipercarnívora, que habita zonas forestadas (Sillero Zubiri *et al.*, 2004; Wilson y Mittermeier, 2009). Excluyendo a *U. cinereoargenteus*, los restantes cánidos mencionados constituyen un grupo monofilético (véase Zrzavý y Řičánková, 2004; Bardeleben *et al.*, 2005; Lindblad-Toh *et al.*, 2005; Prevosti, 2010; Austin *et al.*, 2013).

A pesar de la diversidad y disparidad ecológica y morfológica de los cánidos sudamericanos vivientes, el nicho de los grandes (>20 kg) cánidos hipercarnívoros está vacío en el presente en este continente. Sin embargo, durante el Pleistoceno varias especies y géneros lo ocuparon exitosamente. La ocurrencia de grandes cánidos fósiles reconoce antecedentes tempranos en la historia de la paleontología

sudamericana. Lund (1838, 1950) dio a conocer restos de *Protocyon troglodytes* (Lund, 1838), mientras que otros autores describieron algunos géneros y especies a finales del siglo XIX y principios del XX (*e.g.*, Mercerat, 1891; Lydekker, 1894; Ameghino, 1902). En el año 1959 fueron publicados los primeros restos de *Aenocyon dirus* (Leidy, 1858), en depósitos del Pleistoceno Tardío del norte de América del Sur (Perú; Churcher, 1959a). Esta especie se encuentra muy bien representada en el registro paleontológico de América del Norte, donde se registran para la misma los restos más antiguos (Nowak, 1979, 2002; Dundas, 1999; Tedford *et al.*, 2009). Sin embargo, los trabajos más importantes del siglo XX son las revisiones de L. Kraglievich (1928), Berta (1989; para la fecha de publicación de este trabajo véase Flynn, 1991) y Berman (1994; véase también J. L. Kraglievich, 1952a), quienes refinaron el marco sistemático del grupo. Estos autores reconocieron dos géneros estrictamente sudamericanos: *Protocyon* Giebel, 1855 y *Theriodictis* Mercerat, 1891. Según ellos, *Protocyon* posee tres especies (*P. troglodytes*, *Protocyon orcesi* Hoffstetter, 1952 y *Protocyon scagliarum* J. L. Kraglievich, 1952a) y *Theriodictis* dos (*Theriodictis platensis* Mercerat, 1891 y *Theriodictis tarijensis* (Ameghino, 1902). En su tesis doctoral Berman (1994) describió una nueva especie de *Protocyon* que nunca fue formalmente publicada. También fueron reconocidas tres especies de *Canis* Linnaeus, 1758 en América del Sur: *Canis gezi* Kraglievich, 1928, *Canis dirus* (= *A. dirus*) y *Canis nehringi* (Ameghino, 1902). Adicionalmente, algunos restos incompletos de *Ch. brachyurus* fueron descritos para el Ensenadense? de Bolivia y el Pleistoceno Tardío de Brasil (Winge, 1895; Hoffstetter, 1963; Berta,

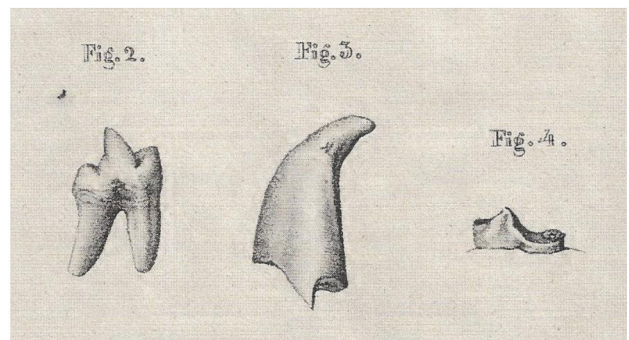


Figura 1. Ilustración reproducida del original de Lund (1837: lámina 2) que muestra varios restos dentarios de carnívoros del Pleistoceno Tardío de Lagoa Santa (Brasil), incluyendo un m1 derecho en vista lateral de "*Canis spelaeus*" (fig. 2; = *Speothos pacivorus* Lund, 1838).

1989). Cabe destacar que varios de estos taxones sólo son conocidos por sus holotipos y/o por restos incompletos o deformados, aunque recientemente han sido encontrados ejemplares muy bien preservados de *T. platensis* y *P. troglodytes* (Cartelle y Langguth, 1999; Prevosti y Palmqvist, 2001). Sobre la base de datos genómicos, recientemente fue revalidado el género *Aenocyon*, el cual contiene a la especie *A. dirus* que hasta el momento era ubicada en *Canis* (Perri *et al.*, 2021).

Cabe mencionar que algunos aspectos puntuales desarrollados en mi tesis doctoral (Prevosti, 2006) ya fueron publicados. Entre éstos se incluyen nuevos registros de *Theriodictis* para Argentina y de cf. *Theriodictis* para el sur de Brasil (Prevosti y Palmqvist, 2001; Hadler *et al.*, 2004; Prevosti *et al.*, 2004a), estudios paleoecológicos de *T. platensis* (Prevosti y Palmqvist, 2001), fósiles del Pleistoceno Tardío y Medio de Venezuela, que permitieron identificar nuevos restos y registros para ese país de *A. dirus* y *P. troglodytes* en el Pleistoceno Tardío (Lujanense; Prevosti y Rincón, 2007) y cf. *Protocyon* en el Pleistoceno Medio (Ensenadense; cf. Rincón *et al.*, 2009; véase más abajo), restos de *P. troglodytes* para Uruguay y el sur de Brasil, así como una interpretación paleoecológica en el contexto de las faunas del Pleistoceno Tardío de estos países (Oliveira *et al.*, 2005; Prevosti *et al.*, 2009a), el registro de *Ch. brachyurus* en el Holoceno de la región pampeana (Prevosti *et al.*, 2004a), la descripción de un resto de *P. troglodytes* de la Provincia de Buenos Aires, datado en ca. de 20,71 cal ka AP y la implicancia de los isótopos estables en la interpretación de la dieta de esta especie (Prevosti y Schubert, 2013), una revisión del registro fósil del grupo y de su relevancia bioestratigráfica (Prevosti *et al.*, 2009b), etc. Aspectos filogenéticos, biogeográficos y evolutivos de estos cánidos fueron discutidos en Prevosti (2010), Prevosti y Soibelzon (2012) y Prevosti y Forasiepi (2018). Finalmente, también se extendió el rango de distribución de *P. troglodytes* al Pleistoceno Tardío (12,85–38,40 cal ka AP) de América Central (Yucatán, México; Schubert *et al.*, 2019).

El presente estudio se basa en parte de mi trabajo de tesis doctoral presentado en noviembre de 2006 (Prevosti, 2006) remozado no solo los distintos avances que se han realizado en las casi dos décadas transcurridas sino también con el análisis personal de nuevos especímenes. Su objetivo principal es contrastar la validez del esquema sis-

temático vigente a través de la revisión de los materiales disponibles, incluyendo nuevos ejemplares recuperados en los últimos años, contemplando la variabilidad intraespecífica observada en cánidos actuales y realizando análisis cladísticos. También se ha procurado evaluar el impacto que tienen los resultados obtenidos para la comprensión de la evolución, filogenia, biogeografía y bioestratigrafía del grupo.

## MATERIALES Y MÉTODOS

**Abreviaturas Institucionales.** **AMNH P**, Division of Paleontology, American Museum of Natural History, Nueva York, EE.UU.; **BM**, Natural History Museum, Londres, Reino Unido; **CICYTTP–PV**, Colección Paleontología Vertebrados, Centro de Investigaciones Científicas y Transferencia de Tecnología a la Producción de Diamante, Entre Ríos, Argentina; **CTES PZ**, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales y Agrimensura, Paleozoología, Universidad Nacional del Nordeste, Corrientes, Argentina; **DP**, Instituto Nacional de Antropología e Historia, Ciudad de México, México; **F:AM**, Division of Paleontology, Frick collection, American Museum of Natural History, Nueva York, EE.UU.; **FMNH**, Field Museum of Natural History, Chicago, EE.UU.; **IPUP**, Instituto Paleontológico de la Universidad Nacional de Piura, Piura, Perú.; **MACN–Pv**, Colección Nacional de Paleovertebrados, Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Ciudad Autónoma de Buenos Aires, Argentina; **MACNU**, Museo de Arqueología y Ciencias Naturales, Salto, Uruguay; **MBLUZ P**, Sección Paleontología, Museo de Biología de la Universidad del Zulia, Zulia, Venezuela; **MCNN**, Museo de Ciencias Naturales de Necochea, Buenos Aires, Argentina; **MCN.P**, colecciones paleontológicas del Museu de Ciências Naturais, Setor de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Paraná, Curitiba, Brasil; **MCN–PV**, Coleção de Paleovertebrados, Museu de Ciências Naturais da Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul, Rio Grande do Sul, Brasil; **MCPU–PV**, Museu de Ciências, Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Rio Grande do Sul, Brasil; **MHNG**, Muséum d’Histoire Naturelle, Ginebra, Suiza; **MLP Ma**, Sección Mastozoología, Museo de La Plata, Buenos Aires, Argentina; **MLP**, División Paleontología de Vertebrados Museo de La Plata, Buenos Aires, Argentina; **MMP**, Museo Municipal de Ciencias Naturales de Mar del Plata “Lorenzo Scaglia”, Buenos Aires,



Argentina; **MNHN**, Museum National d'Histoire Naturelle, Isla de Francia, Francia; **MNPA**, Museo Nacional de Paleontología y Arqueología, Tarija, Bolivia; **MNRJ**, Museu Nacional de Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Brasil; **MPS**, Museo Paleontológico de San Pedro, Buenos Aires, Argentina; **MUSM Ma**, Mastozoología, Museo de la Universidad de San Marcos, Lima, Perú; **MUSM Pv**, Paleontología, Museo de la Universidad de San Marcos, Lima, Perú; **MUSM V**, Mineralogía, Museo de la Universidad de San Marcos, Lima, Perú; **MZUSP**, Museu de Zoologia de São Paulo, Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil; **NM1**, Departamento Científico Antropología, Colección Sitio Arqueológico Nutria Mansa 1, Museo de La Plata, Buenos Aires, Argentina; **OR**, Colección de El Breal de Orocuai, Laboratorio de Paleontología, Centro de Ecología, Intituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC), Miranda, Venezuela; **PIMUZ**, Paläontologisches Institut und Museum, Universität Zürich, Zürich, Suiza; **PUCM**, Pontificia Universidade Católica de Minas Gerais, Belo Horizonte, Brasil; **PVE**, Museo Provincial de Ciencias Naturales Villa Escolar, Formosa, Argentina; **PVL**, Colección de Paleontología Vertebrados, Instituto Miguel Lillo, Tucumán, Argentina; **UF**, Vertebrate Paleontology, Florida Museum of Natural History, University of Florida, EE.UU.; **NHMD ZMK**, Natural History Museum of Denmark, Región Capital, Dinamarca; **VF**, Museo Rojo y Gómez, Universidad Central, Departamento de Geología, Distrito Capital, Venezuela.

**Abreviaturas anatómicas.** **I/i**, incisivo superior/inferior; **C/c**, canino superior/inferior; **P/p**, premolar superior/inferior; **M/m**, molar superior/inferior; **DC/c**, **DP/p**, **DM/m**, caninos, premolares y molares superiores/inferiores deciduos, respectivamente; **C1°**, cúspide principal; **CAM**, cúspide accesoria mesial; **CAD**, cúspide accesoria distal; **CAD2°**, cúspide accesoria distal secundaria; **CCD**, cúspide cingular distal; **CM**, cingulo mesial; **CD**, cingulo distal; **Mc**, metacarpiano; **Mt**, metatarsiano. Los números asociados se utilizan para designar la posición dentro de la serie de elementos, como molares, premolares, incisivos, vértebras, metapodios, falanges (e.g., Mc2, metacarpiano segundo).

**Abreviaturas estadísticas.** **CV**, coeficiente de variación; **CV\***, CV corregido ( $CV^* (1 + 1/4 * N)$ ) para muestras pequeñas; Plavcan y Cope, 2001); **N**, tamaño de la muestra; **PCA**, análisis de componentes principales.

## Medidas

Las medidas fueron tomadas con calibre vernier (precisión 0,05 mm) y digital (precisión 0,01 mm) y se expresan en mm. Unos pocos ejemplares fueron medidos a partir de fotografías utilizando los programas tpsUTIL 1.81 y tps2Dig 2.32 (Rohlf, 2021a y 2021b; véase Información Suplementaria online 1 y 2).

**Cráneo y mandíbula.** **LCB**, largo cóndilobasal del cráneo, medido entre el extremo caudal de los cóndilos occipitales y el borde anterior de los premaxilares por delante del I1; **LT**, largo total del cráneo entre el extremo del ionion hasta el borde más anterior de los premaxilares; **LOO**, distancia entre el límite caudal de los cóndilos occipitales y el borde anterior de la órbita; **LP**, largo del paladar, medido entre el extremo caudal del paladar secundario (sin tener en cuenta a la espina nasal) y el borde anterior de los premaxilares; **AP**, ancho del paladar, medido entre las caras laterales de los maxilares en el contacto entre P4–M1; **AFME**, ancho de la fosa mesopterigoidea; **AIM**, ancho interorbitario mínimo; **ACP**, ancho de la constricción postorbitaria; **APPO**, ancho entre el ápice de los procesos postorbitarios; **ACC**, ancho de la caja craneana, tomada por encima del proceso cigomático del temporal; **AM**, ancho mastoideo, diámetro transversal del cráneo entre los bordes laterales de los procesos mastoideos; **AY**, altura del yugal; **AMMa**, ancho máximo a la muesca del yugal, donde se origina el músculo masetérico superficial; **ALTRO**, altura del rostro, medido entre el borde alveolar del M1 y el borde ventral de la órbita; **LBU**, largo de la bulla timpánica, desde la sutura con el proceso paraoccipital al borde anterior, sin incluir los procesos musculares y estilóideos; **ABU**, ancho de la bulla timpánica, medido perpendicularmente al LBU sin incluir al meato auditivo externo; **ABICO**, distancia entre los extremos laterales de los cóndilos occipitales; **AFM**, ancho máximo del foramen magno; **ALFM**, altura máxima del foramen magno; **ABIC**, ancho bicigomático del cráneo, medido entre los bordes más externos de la arcada homónima; **ARC1**, ancho del rostro entre los bordes laterales de los alvéolos de los C1; **LM**, largo de la mandíbula, medido entre el extremo caudal del cóndilo y el borde anterior del c1; **APC**, altura del proceso coronoideo; **LPC**, largo del proceso coronoideo; **ARHm1**, altura de la rama horizontal de la mandíbula, medida entre los m1–2; **ERHm1**, diámetro transversal de la rama horizontal

de la mandíbula, medida entre los m1-2; **ARHp4**, altura de la rama horizontal de la mandíbula, medida entre los p3-p4; **ERHp4**, diámetro transversal de la rama horizontal de la mandíbula, medido entre los p3-p4; **Lbpm1**, distancia entre el borde caudal del cóndilo mandibular y el surco carnícer del m1; **MAT**, distancia entre el punto medio del cóndilo mandibular y el punto medio del ápice del proceso coronoideo; **MAM**, distancia entre el punto medio del cóndilo mandibular y el borde ventral del proceso angular (Información Suplementaria online 1, Fig. S1; Información Suplementaria online 2).

**Dentición.** **LSDS**, largo de la serie dentaria superior, medida entre el borde distal del M2 y el mesial del C1; **ASIS**, ancho de la serie incisiva superior, medido entre los bordes labiodistales de los I3; **LI1**, diámetro labiolingual del I1, medido perpendicularmente al eje mesiodistal del diente; **AI1**, diámetro mesiodistal del I1; **LI2**, diámetro labiolingual del I1, medido perpendicularmente al eje mesiodistal del diente; **AI2**, diámetro mesiodistal del I1, medido perpendicularmente a la medida anterior; **LI3**, diámetro labiolingual del I1, medido perpendicularmente al eje mesiodistal del diente; **AI3**, diámetro mesiodistal del I1, medido perpendicularmente a la medida anterior; **ALI3**, altura de la corona del I3, medida entre el cuello y el ápice de la cúspide principal, sobre la cara labial; **LC1**, diámetro mesiodistal del C1; **AC1**, diámetro labiolingual del C1; **ALC1**, altura del C1, medida entre el cuello y el ápice de la corona, sobre la cara labial; **LP1**, diámetro mesiodistal del P1; **AP1**, diámetro labiolingual del P1; **LP2**, diámetro mesiodistal del P2; **AP2**, diámetro labiolingual del P2; **LP3**, diámetro mesiodistal del P3; **AP3**, diámetro labiolingual del P3; **LP4**, diámetro mesiodistal del P4; **AP4**, diámetro labiolingual del P4, medido entre el borde más labial del paracono y el más lingual del protocono; **AP4PO**, diámetro labiolingual del P4 a la altura del surco carnícer; **LLAM1**, diámetro mesiodistal del borde labial del M1, medido entre el extremo distal del metacono y el extremo mesial del paracono; **LLIM1**, largo mesiodistal de la porción lingual del M1, medido entre el cingulo mesial y el borde distal del hipocono; **AM1**, diámetro labiolingual del M1, medido perpendicularmente al LLAM1; **AM1B**, diámetro labiolingual máximo del M1 (véase Berta, 1989: 22, fig. 7); **LM2**, diámetro mesiodistal del M2, medido entre el borde distal del metacono y el borde mesial del paracono; **AM2**,

diámetro labiolingual máximo del M2, medido entre el extremo más labial y el más lingual del diente, perpendicularmente al LM2; **LSDI**, largo de la serie dentaria inferior, medido entre el borde distal del m3 y el mesial del c1; en el caso de ausencia natural del m3 (y de su alvéolo), se tomó a partir del borde distal del m2; **Li1**, diámetro labiolingual del i1, medido perpendicularmente al eje mesiodistal del diente; **Ai1**, diámetro mesiodistal del i1, medido perpendicularmente a la medida anterior; **Li2**, diámetro labiolingual del i1, medido perpendicularmente al eje mesiodistal del diente; **Ai2**, diámetro mesiodistal del i1, medido perpendicularmente a la medida anterior; **Li3**, diámetro labiolingual del i1, medido perpendicularmente al eje mesiodistal del diente; **Ai3**, diámetro mesiodistal del i1, medido perpendicularmente a la medida anterior; **Lc1**, diámetro mesiodistal del c1; **Ac1**, diámetro labiolingual del c1; **ALC1**, altura del c1, medida entre el cuello y el ápice de la corona, sobre la cara labial; **Lp1**, diámetro mesiodistal del p1; **Ap1**, diámetro labiolingual del p1; **Lp2**, diámetro mesiodistal del p2; **Ap2**, diámetro labiolingual del p2; **Lp3**, diámetro mesiodistal del p3; **Ap3**, diámetro labiolingual del p3; **Lp4**, diámetro mesiodistal del p4; **Ap4**, diámetro labiolingual del p4; **Lm1**, diámetro mesiodistal del m1, medido entre el extremo distal del talónido y el mesial del paracono; **Ltrm1**, largo del trigónido del m1; **Atrm1**, ancho del trigónido del m1; **Atlm1**, ancho del talónido del m1; **Lm2**, diámetro mesiodistal del m2; **Am2**, diámetro labiolingual del m2, medido sobre el trigónido; **Lm3**, diámetro mesiodistal del m3; **Am3**, diámetro labiolingual del m3, medido sobre el trigónido; **LDP2**, largo mesiodistal del DP2; **ADP2**, diámetro labiolingual del DP2; **LDP3**, largo mesiodistal del DP3; **ADP3**, diámetro labiolingual del DP3; **LLADP4**, largo mesiodistal labial del DP4; **LLIDP4**, largo mesiodistal lingual del DP4; **ADP4**, ancho del DP4; **LDC1**, diámetro mesiolingual del Dc1; **ADC1**, ancho del Dc1; **LDP2**, largo mesiodistal del Dp2; **ADP2**, diámetro labiolingual del Dp2; **LDP3**, largo mesiodistal del Dp3; **ADP3**, diámetro labiolingual del Dp3; **LDP4**, largo mesiodistal del Dp4; **LTRDP4**, largo del trigónido del Dp4; **ATRDp4**, diámetro labiolingual del trigónido del Dp4; **ATALDP4**, diámetro labiolingual del talónido del Dp4 (Información Suplementaria online 1, Fig. S1; Información Suplementaria online 2).

**Postcráneo.** **AAtlas**, ancho del atlas, medido entre las apófisis articulares craneales; **LAtlas**, largo del atlas, medido

desde el borde más anterior hasta el borde caudal de las facetas articulares con el axis; **LAxis**, largo del axis, medido desde el ápice del proceso odontoideo hasta el borde caudal del cuerpo; **AAxis**, ancho del axis, medido entre los bordes externos de las facetas articulares con el atlas; **LVC**, largo del cuerpo de las vértebras cervicales, medido perpendicularmente a las caras anterior y posterior; **ALVC**, altura de la faceta articular anterior del cuerpo vertebral de las cervicales; **AVC**, ancho de la faceta articular anterior del cuerpo vertebral las cervicales; **LVT**, largo del cuerpo de las vértebras torácicas, medido perpendicularmente a las caras anterior y posterior; **ALVT**, altura de la faceta articular anterior del cuerpo vertebral de las torácicas; **AVT**, ancho de la faceta articular anterior del cuerpo vertebral de las torácicas; **LVL**, largo del cuerpo de las vértebras lumbares, medido perpendicularmente a las caras anterior y posterior; **ALVL**, altura de la faceta articular anterior del cuerpo de las lumbares; **AVL**, ancho de la faceta articular anterior del cuerpo de las lumbares; **LVCd**, largo del cuerpo en las vértebras caudales; **LSac**, largo del sacro, medido entre la faceta articular anterior de la primera vértebra sacra y la faceta caudal de la última vértebra sacra; **ANSac**, ancho de la faceta articular anterior del cuerpo vertebral de la primera vértebra sacra; **LEsc**, largo de la escápula, medido entre la cavidad glenoidea hasta el punto más dorsal, paralelamente a la espina; **AEsc**, ancho de la hoja de la escápula, medido paralelamente al borde ventral de la misma; **AcgEsc**, ancho de la cavidad glenoidea de la escápula; **LPxEsc**, largo proximal de la escápula, medido entre el borde caudal de la cavidad glenoidea y el proceso coracoideo; **LHum**, largo del húmero, medido entre la cabeza y la escotadura troclear, perpendicularmente a la diáfisis; **LPHum**, largo máximo del húmero, medido entre el borde anterior de la tuberosidad mayor y el extremo caudal de la cabeza del húmero; **APHum**, ancho máximo del húmero, medido entre los bordes externos de las tuberosidades mayor y menor del húmero; **ADiaHum**, diámetro transverso de la diáfisis del húmero, medido en la mitad de su largo; **LDiaHum**, diámetro anteroposterior de la diáfisis del húmero, medido perpendicularmente al **ADiaHum**; **LDHum**, largo máximo de la porción distal del húmero, medido perpendicularmente al plano formado por el borde anterior de la articulación distal de este hueso; **ADHum**, ancho máximo de la porción distal del humero, medido entre los

bordes externos de los epicóndilos; **LUlna**, largo máximo de la ulna; **Lolec**, largo del olécranon, medido entre la mitad de la escotadura sigmoidea y el punto más proximal del proceso; **ADiafUln**, ancho de la diáfisis de la ulna, medido en la mitad de su largo; **LDiafUln**, largo de la diáfisis de la ulna, medido perpendicularmente al **ADiafUln**; **LRadio**, largo máximo del radio, sin tener en cuenta el proceso estiloides; **APRadio**, diámetro transverso de la cabeza del radio; **LPRadio**, diámetro anteroposterior de la cabeza del radio; **ADiafRad**, ancho de la diáfisis del radio en la mitad de su largo; **LDiafRad**, largo de la diáfisis del radio, medido perpendicularmente al **ADiafRad**; **ADRradio**, diámetro transverso máximo de la porción distal del radio; **AEscaf**, diámetro transversal máximo del escafolunar; **APEscaf**, diámetro anteroposterior máximo la faceta radial del escafolunar, perpendicular al **AEscaf**; **AMCun**, ancho máximo del cuneiformes, medido paralelamente a su eje transversal; **LPisc**, largo máximo del pisciforme; **APisc**, ancho máximo del extremo proximal del pisciforme; **LMc/Mt**, largo total del metacarpiano/metatarsiano, medido entre el borde proximal de la faceta articular anterior y el extremo distal del hueso; **ADiafMc/Mt**, ancho de la diáfisis del metapodio, en la mitad de su largo; **APDiafMc/Mt**, diámetro anteroposterior de la diáfisis del metapodio, medido perpendicularmente al **ADiafMc/Mt**; **LFPA**, largo de las falanges proximales del miembro anterior; **LFMA**, largo de las falanges medianas del miembro anterior; **LFUA**, largo de las falanges ungueales del miembro anterior; **LPelv**, largo máximo de la pelvis, medido entre el borde anterior del ilion y el borde caudal del isquion; **APelv**, ancho máximo de la pelvis, medido entre las tuberosidades isquiáticas; **ALili**, altura máxima del ilion; **LFem**, largo del fémur, medido entre el borde dorsal de la cabeza y la base de los cóndilos; **APxFem**, diámetro de la porción proximal del fémur, medido entre el borde medial de la cabeza y el borde lateral del trocánter mayor; **LDiafFem**, diámetro anteroposterior de la diáfisis del fémur, a la mitad de su largo; **ADiafFem**, diámetro transversal de la diáfisis del fémur, a la mitad de su largo; **DTDFem**, largo anteroposterior de la porción distal del fémur, medido desde el borde anterior de la tróclea para la rótula y el borde posterior de los cóndilos; **DTDFem**, ancho máximo del fémur, medido entre los cóndilos del fémur; **LTib**, largo total de la tibia, medido entre las superficies articulares proximal y distal;

**LPxTib**, largo anteroposterior de la porción proximal de la tibia, medido desde el borde más caudal del cóndilo medial y el borde anterior de la tuberosidad tibial; **APxTib**, ancho de la porción proximal de la tibia, medido entre las caras externas de los cóndilos; **LDiafTib**, diámetro anteroposterior de la diáfisis de la tibia, a la mitad de su largo; **ADiafTib**, diámetro anteroposterior de la diáfisis de la tibia, a la mitad de su largo; **ADTib**, ancho máximo de la porción distal de la tibia; **APxFib**, diámetro transversal máximo de la porción proximal de la fíbula; **LAst**, largo del astrágalo, desde el borde distal de la cabeza hasta el extremo proximal de la tróclea; **ATroAst**, ancho máximo de la tróclea del astrágalo (sin incluir al proceso lateral); **DMAst**, diámetro transversal (máximo) de la cabeza del astrágalo; **ACAst**, diámetro de la cabeza del astrágalo perpendicular al DMAst; **LCalc**, largo máximo del calcáneo; **LCalc**, largo del tubérculo del calcáneo, medido entre el ápice y la cara anterior de la faceta ectal; **AICalc**, altura del calcáneo, medida sobre el ápice de la faceta ectal; **LNavic**, diámetro anteroposterior máximo del navicular, incluyendo al proceso plantar; **ANavic**, ancho máximo del navicular sin incluir al proceso plantar; **LCubo**, largo proximodistal del cuboides, medido sobre su cara anterior perpendicularmente a la cara distal; **ACubo**, ancho del cuboides, medido entre los procesos medial y lateral; **LEcto**, largo proximodistal del ectocuneiforme, medido sobre la cara anterior; **AEcto**, ancho del ectocuneiforme, medido sobre la cara anterior; **LFPP**, largo de las falanges proximales del miembro posterior; **LFMP**, largo de las falanges medianas del miembro posterior; **LFUP**, largo de las falanges ungueales del miembro posterior (Información Suplementaria online 1, Fig. S3-S5; Información Suplementaria online 2).

### Delimitación de grupos etarios y del grado de desgaste dentario

El desgaste dentario suele utilizarse para categorizar la edad de los especímenes ya que muestra una correlación positiva con el tiempo de vida de los cánidos (e.g., Crespo y de Carlo, 1963; Crespo, 1971), aunque también otros factores lo afectan. Por ejemplo, el tipo de dieta puede oscurecer la relación entre desgaste dentario y edad (Van Valkenburgh y Hertel, 1993; Binder *et al.*, 2002). Otro elemento de juicio utilizado, habitualmente en conjunción con el desgaste, es la obliteración de suturas craneanas (Crespo y de Carlo, 1963;

Crespo, 1971; Zapata *et al.*, 1997). En *Lycalopex culpaeus* (Molina, 1782) y *Lycalopex gymnocercus* (Fischer, 1814), el cierre de la sutura basiesfenoides-basioccipital ocurre durante el primer año de vida, la basiesfenoides-preesfenoides antes de finalizar el segundo año y la maxilar-premaxilar, entre los 14 y 26 meses (Crespo y de Carlo, 1963; Crespo, 1971). Crespo (1971) divide a las suturas en 3 grados de fusión: 1. abiertas; 2. semifusionadas; 3. fusionadas. Con respecto al desgaste dentario, el esquema utilizado es una leve variación del propuesto por Crespo (1971) y considera cuatro grados: 0. sin desgaste; 1. con pequeñas facetas de desgaste en los ápices de las principales cúspides dentarias; 2. facetas de desgastes mayores que dejan expuestas amplias superficies de dentina y altera la morfología de las cúspides; 3. facetas de desgastes más amplias que se contactan con otras facetas individuales y dejan expuestas porciones de la cavidad pulpar.

En este trabajo fueron clasificados como adultos aquellos individuos con la dentición permanente completamente erupcionada (en su ubicación definitiva) y la sutura basiesfenoides-basioccipital fusionada. En el caso de tratarse de restos mandibulares se tomó en cuenta el estadio de desgaste dentario (grado 2). Fueron clasificados como subadultos aquellos animales con la dentición permanente en posición, pero la sutura basiesfenoides-basioccipital abierta. Esta categoría es difícil de identificar con restos mandibulares aislados, aunque puede corresponder al grado de desgaste 0-1. Los individuos con dentición decidua o dientes permanentes no eclosionados fueron considerados como juveniles. En el caso de elementos postcraneanos aislados, aquellos con las epífisis fusionadas se tomaron como adultos, mientras que como subadultos/juveniles los que las presentan semifusionadas o no fusionadas.

### Análisis estadísticos

Para evaluar la variación observada en algunas especies fósiles que poseen al menos más de cinco ejemplares comparables, se usó el test de Cope y Lacy (1992) siguiendo a Plavcan y Cope (2001), con 100.000 remuestreos. Se compararon las medidas de los P4, M1 y m1 (LP4, LLAM1, AM1 y Lm1) por presentar estos dientes, en general, mejores muestras y porque tienden a tener menor variación que aquellos ubicados en los extremos de las series dentarias



(véase más abajo). Aunque la muestra es limitada en cuanto a la cantidad de ejemplares fósiles, se exploró la variación y dispersión de los taxones estudiados utilizando gráficos bivariados y PCA, mediante el comando *prcomp* en la plataforma R 4.0.2 (R Core Team, 2020) a través de RStudio Version 1.3.1073 (RStudio Team, 2020; Información Suplementaria online 3). Los PCA fueron realizados a partir de la matriz de varianza/covarianza de las medidas transformados a Ln. Todos los análisis estadísticos fueron realizados con los programas indicados.

### Nomenclatura anatómica y marco filogenético

El sistema de referencia utilizado para nombrar las estructuras dentarias sigue la propuesta de Smith y Dodson (2003), en cuanto la orientación (*e.g.*, mesial, distal, labial, lingual) y la utilizada por Wang *et al.* (1999), con respecto al nombre de las cúspides (Fig. S6 de Información Suplementaria online 1). Para la anatomía osteológica se tomó como base la nomenclatura veterinaria (Barone, 1987, 1990; Evans, 1993; Evans y deLahunta, 1997), con ciertas modificaciones (*e.g.*, Wang, 1993, 1994; Wang y Tedford, 1994; Wang *et al.*, 1999). Las listas sinonímicas fueron construidas sobre la base de compilaciones previas (Kraglievich, 1928; Berta, 1989; Mones, 1986; Berman, 1994) y la revisión de la bibliografía existente.

En cuanto a los aspectos filogenéticos se toma como base los trabajos de Prevosti (2006, 2010; con el agregado de datos de ADN mitocondrial para *Dusicyon avus* según la contribución de Austin *et al.*, 2013). Para incorporar otra información de ADN generada en los últimos años, esta matriz fue combinada con la matriz de datos genómicos y mitogenómicos publicada recientemente por Perri *et al.* (2021). Se agregaron también datos mitogenómicos para algunos taxones, así como también los marcadores mitocondriales (*cytb*, *COI*, *COII*), datos que fueron tomados del Genbank (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>; véase también Chemisquy *et al.*, 2019; Hassanin *et al.*, 2021; véase Información Suplementaria online 4). Sólo se incluyeron cambios mínimos en la matriz morfológica: *Ferrucyon avius* (Tedford *et al.*, 2009), "*Cerdocyon*" *texanus* Tedford *et al.*, 2009 y "*Chrysocyon*" *nearcticus* Tedford *et al.*, 2009 no fueron incluidos por no ser interés de este estudio y haber sido revisados recientemente (véase Prevosti, 2010; Ruiz-Ramoni

*et al.*, 2020; su inclusión en los análisis no alteró los resultados presentados); *Leptocyon vafer* (Leidy, 1858) fue codificado con el estado 0 (presencia) para el carácter 111 (foramen entepicondilar del humero) siguiendo a Tedford *et al.* (2009) y Ruiz-Ramoni *et al.* (2020); *Nyctereutes procyonoides* Gray, 1834 (carácter: estado): 16: 0; 52: 2; 91: [01]; 93: [12]; 94: [01]; 97: [23]; el carácter 85 fue modificado introduciendo un nuevo estado entre los originales 2 (entocónido es una cúspide cónica que se conecta con el hipocónido por crístidas transversales) y 3 (ahora es el estado 4: entocónido reducido a bajo cíngulo). El nuevo estado 3 de este carácter representa una situación intermedia donde el entocónido es un cíngulo elevado, pero no tan reducido como en el estado 4. El estado 3 fue codificado para el holotipo de *Xenocyon texanus* (Troxell, 1915) (YPM 10028), *Xenocyon lycaonoides* Kretzoi, 1938 (F:AM 67180), el holotipo de *Theriodictis? floridanus* Tedford *et al.*, 2009 (UF 19324), el espécimen OR 1332 y un espécimen de *Protocyon tarijensis* (Ameghino, 1902) (véase más abajo).

Las secuencias de ADN fueron alineadas online con el programa Mafft v. 7 con los parámetros establecidos por defecto (<https://mafft.cbrc.jp/alignment/server/>; Kuraku *et al.*, 2013; Katoh *et al.*, 2019). Los análisis filogenéticos fueron realizados con el programa TNT 1.5 (Goloboff *et al.*, 2008; Goloboff y Catalano, 2016) bajo pesos iguales e implicados (Goloboff, 1993) siguiendo a Prevosti (2006, 2010) y explorando un amplio rango de valores de concavidad (*k*: 1000, 500, 100, 50, 25, 12, 7). Los soportes de rama fueron calculados con Bremer absoluto, Bremer relativo y Bremer combinado (Bremer, 1994; Goloboff y Farris, 2001; Farris y Goloboff, 2008; Goloboff, 2014), "aproximándose" la última medida a los soportes calculados con Jackknife (Goloboff, 2014; Torres *et al.*, 2022). En las Figuras S7–S8 del archivo de Información Suplementaria online 1, se presentan las topologías obtenidas. La matriz utilizada constituye la Información Suplementaria online 4.

### Análisis de la variación craneodentaria cualitativa en una población reciente de *Lycalopex gymnocercus* y cuantitativa en *Lycalopex culpaeus*

Se analizaron 143 cráneos de zorros pampeanos (*Lycalopex gymnocercus*) depositados en la MLP Ma, coleccionados en Laguna Chasicó (38° 43' S, 62° 50' O, Provincia de Buenos

Aires, Argentina). La variación cuantitativa de esta muestra fue estudiada por Prevosti y Lamas (2006); aquí sólo se incluyen algunos resultados junto a la síntesis de la información ya publicada al respecto. En cuanto al estudio de la variación de rasgos cualitativos se codificaron y cuantificaron las siguientes variables dentarias (Información Suplementaria online 1, Fig. S9–S10; Información Suplementaria online 2): 1. CAM del I1. 0: bien desarrollada; 1: ausente; 2. CAD del I1. 0: bien desarrollada; 1: ausente; 3. CAM del I2. 0: bien desarrollada; 1: ausente; 4. CAD del I2. 0: bien desarrollada; 1: ausente; 5. P1. 0: presente; 1: ausente; 6. Raíces del P1. 0: una sola raíz; 1: dos raíces o una bilobulada; 7. CAD del P2. 0: ausente; 1: presente, separada de la cúspide principal por un surco; 8. CAD del P3. 0: ausente; 1: presente, separada de la cúspide principal por un surco; 9. Borde mesial del P4. 0: recto; 1: suavemente cóncavo; 2: muy cóncavo; 10. Tamaño del protocono del P4. 0: grande; 1: pequeño; 11. Protocono del P4. 0: dirigido mesiolingualmente; 1: dirigido lingualmente; 12. Parastilo del P4. 0: ausente; 1: presente; 13. Desarrollo del cingulo lingual del P4. 0: no contacta con el protocono; 1: contacta con el protocono, formando un cingulo lingual completo; 14. Extensión mesial del hipocono del M1. 0: no está expandido mesialmente, ubicándose distolingualmente al protocono; 1: rodea mesiolingualmente al protocono y puede conectarse con el cingulo mesial; 15. Hipocono del M1. 0: entero, no dividido por un surco transversal; 1: dividido en dos por un surco transversal; 16. Paracónulo del M1. 0: ausente; 1: presente, separado del protocono por un conspicuo surco; 17. Metacónulo del M1. 0: simple; 1: dividido en dos cúspides; 18. Extensión mesial del hipocono del M2. 0: no está expandido mesialmente, ubicándose distolingualmente al protocono; 1: rodea mesiolingualmente al protocono y puede llegar a conectarse con el cingulo mesial; 19. Hipocono del M2. 0: entero, no dividido por un surco transversal; 1: dividido en dos por un surco transversal; 20. Paracónulo del M2. 0: ausente; 1: presente, separado del protocono por un conspicuo surco; 21. p1. 0: presente; 1: ausente; 22. CAD del p2. 0: ausente; 1: presente, separada de la cúspide principal por un surco; 23. CAD del p3. 0: ausente; 1: presente, separada de la cúspide principal por un surco. 24. CAD del p4. 0: ausente; 1: presente, separada de la cúspide principal por un surco; 25. Entocónulo del m1. 0: ausente; 1: presente; 26. Mesocónido del m1: 0 ausente;

1: presente; 27. Protostilido del m1: 0: ausente; 1: presente; 28. Cúspides del talónido del m2. 0: entocónido reducido a un cingulo; 1: solo una cúspide bien desarrollada (entocónido); 2: cingulo crenulado; 3: entocónido más una pequeña cúspide anterior (entocónulo); 4: entocónido más dos cúspides pequeñas anteriores; 5: entocónido dividido más una pequeña cúspide anterior; 6: entocónido dividido; 7: entocónido dividido, más una gran cúspide anterior; 8: entocónido más una gran cúspide anterior; 9: entocónido con una crístida mesial crenulada; 29. Altura del metacónido del m2. 0: igual o más bajo que el protocónido; 1: más alto que el protocónido; 30. Desarrollo del cingulo mesiolabial del m2. 0: restringido al borde mesiolabial del protocónido; 1: expandido caudalmente hasta el borde distal del protocónido o hasta el hipocónido; 31. m3. 0: presente; 1: ausente; 32. Número de raíces en el m3. 0: una raíz; 1: dos raíces; 33. Número de cúspides en el m3. 0: una sola cúspide ("protocónido"); 1: dos cúspides ("protocónido" y "metacónido"); 34. Diastemas entre los premolares inferiores. 0: premolares separados por amplios diastemas; 1: diastemas cortos, premolares casi en contacto.

Sobre la base de la muestra de ejemplares actuales de *Lycalopex culpaeus* estudiada por Prevosti *et al.* (2015), cerca de 100 especímenes recolectados en Chile y Argentina, se calcularon los CV y CV\* (Plavcan y Cope, 2001). Sólo fueron incluidos ejemplares adultos para las medidas craneanas y subadultos, pero con los dientes completamente desarrollados, en el caso de las medidas dentarias. El análisis incluyó individuos de los dos sexos, o de sexo indeterminado, sin distinción (*i.e.*, incluye al dimorfismo sexual).

### Marco cronoestratigráfico, cronológico y bioestratigráfico

El esquema de Pisos/Edades utilizado se basa en las actualizaciones de los publicados por Cione y Tonni (1995a, 1995b, 1999, 2005), Prevosti y Forasiepi (2018) y Cione *et al.* (2015). Para la calibración cronológica del Vorohuense y Sanandresense se utilizó el trabajo paleomagnético de Bidegain y Rico (2012). Por lo tanto, estas unidades tendrían las siguientes antigüedades: Vorohuense: 2,9–2,7 Ma; Sanandresense: 2,7–ca. 1,78 Ma; Ensenadense ca. 1,78–ca. 0,5 Ma; Bonaerense: ca. 0,5–0,125 Ma; Lujanense: 0,125–0,008 Ma; Platense: 0,008 Ma–presente. Los fechados ba-

sados en  $^{14}\text{C}$ , se indican como ka  $^{14}\text{C}$  AP cuando no están calibrados y como ka cal. AP cuando lo están. Las edades basadas en otros métodos de fechado, o cuando se expresa un rango de edades que surge de una combinación de fechados  $^{14}\text{C}$  y otro tipo de métodos, se refieren simplemente como ka o Ma.

## RESULTADOS

### Variación intraespecífica de caracteres craneodentarios en cánidos vivientes

**Revisión bibliográfica.** Este apartado busca brindar una síntesis de la bibliografía existente sobre la variabilidad craneodentaria en cánidos actuales y, aunque se trató de incluir la mayor cantidad de trabajos posibles, claramente no fue exhaustiva. De todas formas, esta síntesis es lo suficientemente abarcativa como para que sea una buena representación de la variabilidad existente en los cánidos actuales y constituye una importante fuente de información para ser tenida en cuenta a la hora de estudiar el registro fósil del grupo. En este análisis tenemos en cuenta la variación intraespecífica que no responde a cambios ontogenéticos y se centra en trabajos que tratan rasgos cualitativos y cuantitativos, con distintas metodologías. Si bien se incluyen algunos estudios morfométricos en los que se exploró el papel de distintos factores en la variabilidad craneana, sólo se incorporaron algunos casos puntuales al respecto.

En los cánidos, a diferencia de otros carnívoros (*e.g.*, Felidae, Mustelidae), el dimorfismo sexual es poco acusado y, sobre todo, impacta en el tamaño relativo de los caninos, pero es algo más evidente en las especies hipercarnívoras. Por ejemplo, las medidas craneodentarias de los machos son entre 1 y 20 % mayores que las de las hembras, lo que se encuentra por debajo de lo observado en otras familias (Gittleman y Van Valkenburgh, 1997; Van Valkenburgh y Sacco, 2002). Sin embargo, existe información publicada que demuestra la existencia de una importante variación intraespecífica no necesariamente relacionada con el dimorfismo sexual.

Varios autores han señalado casos puntuales de variaciones en especies vivientes. Lucas Kraglievich (1930) observó que el grado de desarrollo del protocono del P4 y del hipocono en los M1–M2 varían en *Lycalopex gymnocercus*. En uno de los ejemplares que figuró, el protocono del P4

está bien expandido mesiolingualmente y se encuentra separado del borde mesial del diente por una profunda escotadura. En cambio, en otro ejemplar esta estructura es muy corta y la escotadura está poco marcada. En este último animal el hipocono de los M1–M2 es mayor y se haya lingualmente más expandido. Kraglievich (1930) señaló que el m3 izquierdo faltaba en un ejemplar de *Lycalopex culpaeus* y mencionó la carencia de M2 y m3 en ejemplares estudiados por Trouessart y Lönnberg, así como la presencia de un M3 en un ejemplar depositado en el MACN. Mivart (1890) también citó la presencia de M3 en *Cerdocyon thous* (Linnaeus, 1766), M2 en *S. venaticus* y m4 en *Lycalopex culpaeus* y *C. thous*. De manera ocasional, los m2 y M2 de *Speothos venaticus* pueden faltar naturalmente (Huxley, 1880; Mivart, 1890; Kraglievich, 1930; Langguth, 1980) y lo mismo ocurre con el M2 de *Cuon alpinus* (Pallas, 1811) (Mivart, 1890). Algunos ejemplares de *Cu. alpinus* conservan el m3 (Huxley, 1880), pero este diente falta generalmente en esta especie. Langguth (1980) señaló que en los especímenes de *Speothos venaticus* que estudió (un total de 43), en el 7% faltaban los M2/m2 en conjunto, mientras que el 23% de ellos tenían el m2 pero no el M2; en diez ejemplares los P3 estaban rotados, siendo casi transversales a la dirección de la serie dentaria, lo cual se correlacionaría con la falta de M2 y el acortamiento del rostro (Langguth, 1980). En el marco de los estudios cladísticos realizados (Prevosti, 2006, 2010), se detectó la existencia de polimorfismo en *Speothos venaticus*, tanto en algunos caracteres craneanos (*e.g.*, largo de los nasales, desarrollo de la cresta sagital), como dentarios (*i.e.*, presencia de CAD en el P3; presencia de diastemas entre los premolares inferiores).

En *Lycaon pictus* (Temminck, 1820), Steenkamp y Borrel (1999) encontraron que frecuentemente faltan los m3, que los P1–3 suelen estar apiñados o rotados y, menos frecuentemente, también los p1–4. Además, Buchalczyk *et al.* (1981) reportaron la ausencia de los m3 (en ambas mandíbulas), la rotación y desplazamiento de premolares en *Ca. lupus* (Linnaeus, 1758), como así también molares supernumerarios (m4, M3) pero restringidos a un solo lado de la mandíbula o el maxilar. Osgood (1934) registró la variación en la posición del protocono del P4 en diferentes especies de cánidos (incluyendo a *Ca. latrans* Say, 1823) y la altura del metacónido del m1 en *Lycalopex griseus* (Gray, 1837). Van

Valen (1964), mencionó la presencia de molares supernumerarios (M4/m5) y la ausencia del último inferior (m4) en *Otocyon megalotis* (Desmarest, 1822), pero sólo en un lado de las series dentarias. También registró polimorfismo en la presencia de los últimos molares en *Speothos venaticus* y halló las siguientes frecuencias en una muestra de 23 individuos: el M2 fue encontrado en ambos lados en cuatro ejemplares, mientras que sólo en un ejemplar apareció unilateralmente; el m2 lo hizo en dieciséis individuos y unilateralmente en otro ejemplar. De los ejemplares vivientes de *Cuon alpinus* estudiados por Baryshnikov (1996), 25 poseen un metacónido en el m1, mientras que en otros cuatro esta estructura está reducida a una crístida; uno sólo muestra un entocónido muy pequeño, que se diferencia sobre el cíngulo lingual del talónido y este cíngulo rodea distalmente al hipocónido en dos especímenes, pero no llega a hacerlo en otros diez ejemplares.

La variación en otras estructuras del cráneo fue observada y descrita con enfoques tanto descriptivos como cuantitativos. Mivart (1890, p. 102) halló gran variabilidad en el desarrollo de la cresta sagital y de los procesos postorbitarios en ejemplares adultos de *Lycalopex griseus* y *Lycalopex vetulus* (Mivart, 1890, p. 105–106). *Lycaon pictus* actualmente se distribuye en dos grandes poblaciones ubicadas en el sur y este de África, respectivamente (MacDonald y Sillero Zubiri, 2004). Estas poblaciones presentan caracteres craneodentarios que permiten diferenciarlas, ya que los individuos del sur poseen un peso corporal mayor (25%), cráneos más anchos, LP4 mayores y Am2 menores (Girman *et al.*, 1993). Los cráneos de algunas de las subespecies de *Ca. latrans* fueron caracterizados morfométricamente con el uso de técnicas multivariadas. Por ejemplo, *Ca. latrans ochropus* Eschscholtz, 1829 posee un cráneo largo, que es mayor y proporcionalmente más ancho que *Ca. latrans lestes* Merriam, 1897. El cráneo de *Ca. latrans mearnsi* Merriam, 1897 es más pequeño, mientras que el de *Ca. latrans elepticus* Elliot, 1903 es intermedio en tamaño, pero relativamente ancho (Giles, 1960).

Pocock (1935) revisó las razas geográficas de *Canis lupus* a lo largo de toda su distribución y señaló la presencia de variaciones de tamaño, patrón de pelaje, proporciones de los miembros y algunos caracteres craneodentarios. Con una escasa muestra de cráneos europeos halló variaciones

de tamaño (*i.e.*, los ejemplares de Noruega poseen mayores dimensiones, los de Francia y el sur de Europa, las menores, con una diferencia del 7,50% en el largo cóndilobasal (calculado con los datos de su tabla de página 654) y que un ejemplar se distinguió del resto por presentar un rostro y un p4 proporcionalmente más ancho. Además, remarcó que los cráneos de las hembras son menores que los de los machos. Los lobos de Kamchatka presentan rostros, proporcionalmente, más anchos a la altura de los P1–P2 y los P2–P3, medidas que son mayores que en los lobos europeos (*Ca. lupus lupus*). *Ca. lupus hodophylax* Temminck, 1839, la subespecie de Japón, presenta un cráneo de pequeño tamaño pero robusto con bullas deprimidas y proporcionalmente pequeñas. La subespecie india *Ca. lupus pallipes* Sykes, 1831 es, comparativamente, más pequeña que el resto de las formas paleárticas, pero la subespecie de Arabia es, inclusive, menor. Pocock (1935) también señaló la diferencia de tamaño y de forma (*e.g.*, ancho del paladar, ancho interorbitario y de la constricción postorbitaria, elevación de la frente, inflamamiento de las bullas timpánicas) entre las subespecies de América del Norte. Con los datos brindados por este autor se calculó el CV de algunas medidas craneodentarias (LT, LCB, ABIC, ACP, AIM, ARC, LP, AP, LM, LP4, AP4, LM1, AM1, Lm1, LC1, P2, P3, p2, p3, p4). Los valores abarcan el rango de 7,07–15,27, perteneciendo los más altos al AIM, LC1, AP4, LP2, Lp2. La diferencia entre el valor mínimo y máximo de la mayoría de estas medidas es cercana al 30%, aunque en algunas (AIO, LC1, P2) es más elevada (aproximadamente 40%) y, en el AP4, llega al 50%. Esta muestra incluye hembras, machos y algunos con sexo indeterminado, abarcando casi todas las poblaciones vivientes; aunque el número de individuos de cada una es pequeño. Dayan *et al.* (2002) reportaron una pequeña muestra de lobos de Israel (9 hembras y 13 machos) con CV de medidas craneodentarias en el rango de 3,09–10. Las más variables fueron el largo de la fosa del músculo temporal (10), ancho de P3 (9,21) y P2 (9,34), largo del m3 (9,04) y altura de la rama horizontal de la mandíbula entre los p2–p3 (8,22).

En la revisión de los lobos de América del Norte, Young y Goldman (1944) describieron la variación presente en las poblaciones estudiadas. Por un lado, distinguieron una variación geográfica reflejada por cambios en el pelaje y la morfología craneodentaria (robustez del cráneo, largo rela-



tivo del rostro, expansión caudal del escudo supraoccipital, forma de los frontales, tamaño relativo de la dentición y de los dientes). Según estos autores, los límites entre las subespecies son difusos y, en general, la variación entre ellas es continua. Por otro lado, mencionaron la existencia de variación "individual" que ocurre dentro de cada población (tamaño, pelaje, detalles craneanos), que puede llegar a oscurecer el patrón geográfico e impedir la asignación a subespecie de ejemplares con procedencias inciertas. En la muestra estudiada por estos autores algunos individuos carecían de m3 y P1/p1, mientras que otros poseían incisivos y premolares supernumerarios; así como un pequeño M3 por detrás del M2. También establecieron que, en general, las hembras son de menor tamaño y presentan crestas sagitales menos desarrolladas que los machos, pero existe un cierto solapamiento entre los sexos en el desarrollo de estos caracteres.

Los lobos de Latvia también presentan algo de dimorfismo sexual en las medidas craneanas (en las hembras son menores), así como variación geográfica (el tamaño de estas variables aumenta hacia el este y el norte del país; Anderson y Ozoliņš, 2000). Anderson y Ozoliņš (2000) estudiaron 185 cráneos de esta especie y encontraron que los CV (sexos separados) varían entre 4,15 (LT) y 15,83 (distancia entre los bordes labiales de los alvéolos de los c1), aunque la mayoría se encuentra entre 6 y 9. Encontraron una diferencia del 22,78% entre el menor y el mayor LCB y una del 26,71 para el ABIC. Además, hallaron que los m3 faltan en 2,1% de los ejemplares (aunque sólo en dos la ausencia era simétrica) y que una mandíbula portaba un m4, mientras otros cráneos poseían M3. Por último, observaron que en un ejemplar el alvéolo del p1 estaba reabsorbido, lo que indica que perdió el diente en vida, mientras que en otro ocurrió lo mismo con el P3 (Anderson y Ozoliņš, 2000). El cráneo de la subespecie *Ca. lupus italicus* Altobello, 1921 es más pequeño que el de *Ca. lupus lupus*, pero el ancho bicigomático es relativamente mayor, al igual que el ancho entre los procesos postorbitarios y la frente es más plana que en las otras subespecies (Nowak y Federoff, 2002).

Jolicoeur (1959; véase también Jolicoeur, 1975 y Kolenosky y Standfield, 1975) estudió la sistemática de las grandes especies de *Canis* de América del Norte utilizando técnicas estadísticas bi- y multivaridas. Este autor halló que en *Ca.*

*lupus* los machos son 4% mayores que las hembras en las medidas craneodentarias analizadas. Las poblaciones del nordeste presentan cráneos más cortos y relativamente más anchos, mientras que en los del noroeste son más grandes, pero cortos y anchos que en los de la Columbia Británica. Los cráneos de esta región y de la Isla de Vancouver poseen P4 proporcionalmente menores y distancias interbulares más angostas, pero bullas más infladas que el resto de las poblaciones de América del Norte. Los de la isla de Vancouver se destacan por presentar M1 proporcionalmente cortos. Los ejemplares del este presentan, en términos relativos, P4 mayores y paladares más cortos que los del oeste (Jolicoeur, 1959).

Nowak (1979) revisó la sistemática del género *Canis* del Cuaternario de América del Norte, utilizando técnicas estadísticas (bi- y multivariadas), así como caracteres cualitativos, brindando importantes datos sobre la variabilidad existente en las especies vivientes de ese continente. En *Ca. latrans* notó que existen variaciones en cuanto a la presencia de CAD en los p2–4. Otros caracteres variables son la extensión mesial del hipocono del M1 (que puede no llegar a rodear la cara mesiolingual del protocono), el desarrollo del paracónulo y el hipocono del M2, el ancho del rostro, el tamaño de las bullas timpánicas, el ancho del M2, la forma de la cresta sagital y la inclinación de la rama ascendente de la mandíbula. En *Canis rufus* Audubon y Bachman, 1851 el p2–3, ocasionalmente, lleva una CAD, mientras que el p4, generalmente, lleva 2. En un ejemplar los M2 no estaban presentes. También observó que en esta especie el grado de abultamiento del escudo frontal es variable. *Canis lupus* presenta en América del Norte variaciones geográficas sobre las que fueron descritas distintas subespecies (e.g., Mech, 1970; véase más arriba). Este autor hizo referencia al amplio rango de tamaños que presentan estas subespecies y remarcó que algunas subespecies asiáticas (i.e., *Ca. lupus chanco* Gray, 1863, *Ca. lupus pallipes*, *Ca. lupus arabs* Pocock, 1934), ocupan el hiato con respecto a *Ca. latrans* o, inclusive, poseen individuos con tamaños similares a esta última. Agrega que en América del Norte los ejemplares del Ártico presentan paladares relativamente muy anchos, dientes carnívoros grandes y premolares apiñados, con respecto al resto de las poblaciones de este continente. Además, mencionó que algunos especímenes se destacan por

poseer rostros y frentes proporcionalmente más anchos. En la dentición, los p2 generalmente llevan una CAD, dos el p3 y una o dos el p4. En este último el cingulo distal puede estar muy reducido, al igual que el protocono del P4. Los valores de CV calculados por Nowak (1979) para las poblaciones de ejemplares actuales de *Ca. lupus* y *Ca. latrans* se encuentran entre 2,41 y 9,01. Sin embargo, estos fueron estimados para cada sexo y subespecie por separado, por lo que no representan la variación total de la muestra estudiada.

Los estudios más detallados fueron llevados a cabo en la especie *V. vulpes* (Linnaeus, 1758). Miller (1912) encontró que la presencia de CAD en los premolares varía geográficamente. Este autor señaló que la disposición de los premolares (espaciados o en contacto), el tamaño de la dentición en relación al cráneo y el tamaño en sí mismo de este último, varían entre las diferentes subespecies. Ansorge (1994) midió y comparó cerca de 700 ejemplares de *V. vulpes* provenientes del este de Alemania y encontró que los machos son, significativamente, más grandes que las hembras (aproximadamente 4% de las medidas lineales) y que sus cráneos poseen rostros más largos y dientes superiores más anchos. Los valores de CV (estimados por sexo y clase de edad) están entre 2,1 y 15,3, siendo las medidas de los m3 y P1/p1 las más variables, mientras que algunas craneanas (e.g., ancho de la caja craneana, altura del cráneo) fueron las menos variables. Pavlinov (1975) estudió las anomalías dentarias presentes en *V. vulpes*, *V. lagopus* (Linnaeus, 1758) y *U. cinereoargenteus*, de las cuales algunas representan teratologías, ya que se tratan de morfologías aberrantes (e.g., cúspides divididas, dientes supernumerarios, raíces extras en posiciones no habituales), mientras que otras son morfologías que pueden hallarse en otros géneros o especies de cánidos (e.g., reducción de los M2). Dentro de esta última categoría se encuentra la extrema reducción de los M2 en *V. vulpes* y *V. lagopus*, la casi ausencia o ausencia del hipocono en el M1 en un espécimen de *V. vulpes* y de *V. lagopus*, respectivamente y la presencia de M3 en algunos ejemplares de esta última. Szuma (2000, 2002) estudió la variación de caracteres dentarios cualitativos, cuantitativos y continuos de *Vulpes vulpes* en Polonia. Encontró variaciones en el desarrollo del cingulo lingual del I3 (desde casi ausente hasta formar una cúspide), número de raíces (una o dos) en

los P1–p1, presencia y desarrollo de la CAD en los P2–3 y p2–4. En el P4 definió cuatro caracteres variables (Szuma, 2002): presencia de una escotadura entre el protocono y el borde mesial del diente (desde profunda a ausente), desarrollo del parastilo (ausente a presente), contorno de la cara labial (convexo, con una depresión en su parte media o con dos depresiones en la parte media y distal) y la interrupción del cingulo lingual (continuo o interrumpido). En el hipocono del M1 encontró dos caracteres variables: hipocono continuo o interrumpido por un surco; hipocono continuo con los cingulos mesial y distal, o no continuo (Szuma, 2002). En el m1 detectó que pueden presentarse ninguna, una o dos cúspides (entoconúlido y "postmetaconúlido") entre el entocónido y el metacónido (Szuma, 2002). Lo mismo ocurre entre el hipocónido y el protocónido del m1 (Szuma, 2002). El borde lingual del p4 puede ser más o menos recto, presentar una convexidad que inclina distalmente, presentar esta convexidad y una suave concavidad distal y un último morfotipo en el que esta concavidad es una constricción bien marcada (Szuma, 2002). El m3 puede tener una o dos raíces (o dos semifusionadas), presentar una o dos cúspides o estar congénitamente ausente (Szuma, 2002). Szuma (1999) también registró que el m3 faltaba en 4,5% de los 1.453 ejemplares provenientes de Polonia, el P1 en 1,2% y el p1 en 0,6%. La ausencia de los I1, i1, I2, i2, i3, c1, p2, p3, p4, m1 y M2 sólo fue registrada en un individuo (Szuma, 1999: 402). La presencia de parastilo en el P4, CAP en P2–P3/p2–3, ausencia de CAD en p4, ausencia de entoconúlido, presencia de "postmetaconúlido" en el m1 y presencia de una raíz bilobulada en el m3 son caracteres poco frecuentes en esa muestra (Szuma, 2002). Estos caracteres cualitativos no presentan dimorfismo sexual y su variación estaría explicada en parte por el tamaño de las piezas dentarias. Si bien rara vez faltan los M2, este diente muestra una alta tasa de desviaciones en la forma de la corona, lo que indicaría una tendencia al acortamiento de la serie dentaria superior (Szuma, 1999). Según esta autora, en general los dientes con estructuras más complicadas (e.g., premolares con CAD, entoconúlido del m1), son más grandes que sus homólogos más simples, lo que estaría causado por la existencia de umbrales durante el desarrollo dentario, impuesto por el tamaño de estas estructuras en determinados momentos del desarrollo (i.e., ciertas cúspi-

des se desarrollan sólo si el germen dentario alcanza un tamaño determinado; Szuma, 2002; véase también Kurtén, 1967). Adicionalmente, el m3 muestra una alta frecuencia de patologías (deformaciones de la corona, anomalías en la implantación; Szuma, 1999), que se vincularían con la escasa importancia funcional del diente (Szuma, 2002). Szuma (2004) estudió la variación de las crístidas presentes en el entocónido e hipocónido del m1 de *V. vulpes* a lo largo de toda su distribución. El rango de variación de estas estructuras abarca desde la ausencia de crístidas a la presencia de 2 crístidas que conectan al hipocónido con el entocónido (estado 2 y 3 del carácter 2 de Tedford *et al.*, 1995, respectivamente), pasando por varios estados intermedios (Szuma, 2004). La frecuencia de los diferentes estados definidos por esta autora varía en las distintas poblaciones y existe una tendencia en el aumento de frecuencia de los estados con mayor desarrollo de crístidas hacia el norte de la distribución de la especie (Szuma, 2004). Las piezas dentarias de *V. vulpes* que mostraron una mayor variación en sus dimensiones lineales fueron los m3, C1/c1, seguidos por los P1/p1 (Szuma, 2000). El análisis de estas variables cuantitativas y cualitativas a lo largo del siglo XX, puso en evidencia la existencia de fluctuaciones y cambios direccionales en sus frecuencias/valores de los diferentes caracteres definidos por esta autora (Szuma, 2003). Los caracteres cualitativos de los P2–P3/p2–p4 y los I mostraron un aumento de los estados más complejos (*e.g.*, presencia de CAD o cíngulos más desarrollados), mientras que los del m1, p1, P1 y m3 presentaron fluctuaciones en la frecuencia de sus estados, pero sin marcar una tendencia clara (Szuma, 2003). Las medidas de estos dientes no variaron de tamaño, aunque los CV y los coeficientes de correlación (entre diferentes medidas) si lo hicieron (Szuma, 2003). Las medidas dentarias son significativamente mayores en los machos, aunque la diferencia es poco marcada (1,01 y 1,8) siendo los caninos los más afectados por el dimorfismo sexual (Szuma, 2000). El estudio del dimorfismo en esta especie, muestra que los dientes de los machos, en especial los caninos, son más grandes que los de las hembras en un 3,6%, con un índice de dimorfismo entre 1,01 y 1,06 (Szuma, 2007). El dimorfismo es más marcado en las poblaciones paleárticas que en las neárticas, siendo los tamaños de los caninos y el m1, significativamente diferentes (Szuma, 2007). Tanto en Paleártica

como en Neártica el tamaño de los dientes de *V. vulpes* sigue la Regla de Bergmann, siendo más grandes en los ambientes más fríos y variables en la primera región y relacionado a la temperatura y la humedad en la segunda (Szuma, 2008a). La presencia de otras especies de zorros también afectaría el tamaño de los dientes, a través de un mecanismo de competencia (*i.e.*, desplazamiento ecológico de caracteres; Szuma, 2008a).

Siguiendo un enfoque similar al de Szuma (1999, 2002, 2004), Gimranov *et al.* (2015) y Gimranov (2017) estudiaron la variación de rasgos cualitativos de la dentición de *V. vulpes*, *V. lagopus* y *Vulpes corsac* (Linnaeus, 1768), encontrando resultados comparables en lo que respectan a la variabilidad de estas especies. Si bien la variabilidad de estas especies se superpone, se encontraron diferencias significativas en las frecuencias de algunos morfotipos o en la presencia/ausencia de algunos de ellos en cada especie, rasgos que sirven para diferenciarlas. En el contexto de una revisión de fósiles del género *Vulpes* de Europa, Bartolini Lucenti y Madurell-Malapeira (2020) realizaron un estudio con una muestra de *Vulpes vulpes* de Italia, en la que observaron un patrón de variación similar al reportado previamente.

Otros estudios efectuados con medidas craneanas en *V. vulpes* también coinciden en que los machos son mayores y que poseen cráneos más alargados y angostos en la constricción postorbitaria (Lynch, 1996). Churcher (1959b, 1960) revisó el estatus sistemático del zorro colorado de América del Norte (*Vulpes vulpes*), describiendo la variación morfológica que presentaban en algunos caracteres los individuos analizados. Este autor observó que el largo y ancho del rostro, tamaño proporcional de las bullas timpánicas, ancho de los basioccipitales, ancho de la arcada cigomática, ancho de la constricción postorbitaria, extensión de los forámenes incisivos, desarrollo y orientación del protocono del P4, expansión del hipocono del M1 y largo de los premolares superiores, varían geográficamente o intrapoblacionalmente. Reconoció cuatro morfotipos de M1: 1. Cíngulo labial bien "redondeado", talón ancho y borde mesial convexo; 2. Cíngulo labial arqueado (comprimido al nivel de la unión paracono–metacono), cara distal cóncava, talón angosto, cíngulo mesial prominente; 3. Similar al morfotipo 2 pero sin cíngulo mesial sobre el protocono y con una incipiente cúspide entre el hipocono y el protocono; 4. Cara labial "angu-

losa”, talón alargado con las caras mesial y distal cóncavas y un pequeño metacónulo (Churcher, 1959b). Cavallini (1995, p. 421–427) encontró que es posible distinguir a los ejemplares de *V. vulpes* provenientes de diferentes regiones geográficas (*i.e.*, América del Norte, Europa continental e Inglaterra) usando la masa o medidas corporales externas. Otro estudio realizado con esta especie en la República Checa (Nentvichová y Anděra, 2008), en el cual estudiaron 785 especímenes, encontraron, además de diferentes patologías, la presencia de variaciones (algunas de ellas en ambos lados de la dentición) similares a las reportadas por Szuma (1999), como ser la presencia de raíces extra (*e.g.*, M1), reducción de la corona del M2, fusión de raíces (*e.g.*, M2), o presencia de raíces bilobuladas (*e.g.*, en el m3), cambio en la posición de los dientes (*e.g.*, P2, P3), pérdida de P1, p1 y m3, pero en general en bajas proporciones (0,1–9,7). En ese país *V. vulpes* también es dimórfico, siendo casi todas las medidas craneanas mayores en los machos, con la excepción del ancho de la constricción postcraneana que es mayor en las hembras (Hartová-Nentvichová *et al.*, 2010). Korablev *et al.* (2019) analizaron 17 medidas craneodentarias de 403 cráneos de *V. vulpes* colectados en cuatro sitios del óblast Tver (Rusia). El dimorfismo sexual, calculado para toda la muestra, alcanzó una media de 1,03 (mín.: 0,99; máx.: 1,05), mientras que la media del CV (calculada para cada sexo por separado) fue de 4,5, siendo el largo total del cráneo (CV 2,78) y el ancho del cráneo en los procesos postorbitarios (CV: 7,83), las medidas menos y más variables, respectivamente. Estos autores encontraron variaciones entre las poblaciones estudiadas (*e.g.*, LP4, LC1, ancho del rostro), así como también a lo largo de los años de colecta (véase también Gingerich y Winkler, 1979; Pengilly, 1984).

Szuma (2008b, 2011), realizó el mismo tipo de estudios mencionados para *V. vulpes* en *Vulpes lagopus* y sus resultados revelaron un patrón similar de variación, con variaciones geográficas claras en el tamaño de los dientes y cráneos relacionadas a condiciones climáticas, recursos alimentarios y, secundariamente, a la competencia con otras especies. El dimorfismo sexual registrado en la dentición mostró un índice macho/hembra de entre 0,99–1,13, mientras que el CV promedio en el cráneo y la dentición fue de entre 4–5,8 (Szuma, 2008b). La variación de los polimorfismos encontrados en caracteres dentarios cualitativos también estaría

explicada por factores ambientales, recursos alimentarios y competencia interespecífica, con una menor influencia de los primeros (Szuma, 2011). Daitch y Guralnick (2007) estudiaron la forma del M1 de *Vulpes lagopus* usando morfometría geométrica en dos dimensiones y encontraron diferencias significativas (*e.g.*, largo relativo, forma del ectoflexo) entre las poblaciones de las islas y las continentales, pero no entre estas últimas. La divergencia en la forma del molar se correlacionó con la distancia geográfica, pero no con factores climáticos como la temperatura y precipitación media anual y estaría relacionada con cambios alométricos y procesos estocásticos. Las diferencias en el tamaño de este molar, entre todas las poblaciones, también fueron significativas. Por último, Prôa y Nanova (2020) hallaron diferencias significativas en medidas craneanas en una población de *Vulpes lagopus*, después de una importante reducción poblacional generada por enfermedades.

Yom Tov *et al.* (2003) detectaron un aumento en el tamaño absoluto y relativo a lo largo del siglo XX de algunas variables craneodentarias (*i.e.*, ancho bicigomático, largo del P4, diámetro del C1) en las poblaciones de *V. vulpes* de Dinamarca, lo cual estaría relacionada a un cambio en la disponibilidad de recursos alimentarios. Por otro lado, aparentemente esta especie sufrió una disminución de tamaño (estimado a partir del largo del m1) al final del Pleistoceno en Medio Oriente (Davis, 1977, 1981; véase Dayan *et al.*, 1991). Davis (1977, 1981) interpretó que esto se ha debido a un aumento de la temperatura durante el inicio del Holoceno, ya que en las poblaciones vivientes de América del Norte y Eurasia el tamaño (largo del cuerpo, largo del m1) de esta especie posee una correlación positiva con la temperatura. Esta correlación con la temperatura o la latitud ha sido detectada en otras especies como *Ca. lupus* (masa corporal, largo del m1, largo del cuerpo), *Ca. latrans* (masa corporal) y *Lupulella mesomelas* (Schreber, 1775) (largo m1), *Lycalopex culpaeus* y *Lycalopex griseus* (peso corporal, largo del cuerpo), por lo menos en parte de sus respectivas distribuciones (*e.g.*, Rosenzweig, 1968; McNab, 1971; Davis, 1977, 1981; Fuentes y Jaksic, 1979; Dayan *et al.*, 1991, 1992; Cavallini, 1995; Jiménez *et al.*, 1995) y explicada a través de la Regla de Bergmann o la Regla del Recurso (*e.g.*, Rosenzweig, 1968; Davis, 1977, 1981). Sin embargo, varios autores (McNab, 1971; Fuentes y Jaksic, 1979; Dayan *et al.*, 1991, 1992) han



señalado que algunos de estos cambios son el producto del desplazamiento ecológico de caracteres causado por la presencia en simpatria de otras especies de cánidos. Este último fenómeno no sólo afecta al tamaño de las especies, sino también a las dimensiones relativas de varias piezas dentarias (P4–M2, m1–2), especialmente aquellas relacionadas a hábitos alimentarios (Van Valkenburgh y Wayne, 1994; Márquez y Fariña, 2003). Otras variaciones clinales no se correlacionan con la temperatura o la latitud, como ser la observada en *Canis aureus* Linnaeus, 1758 (largo cóndilo-basal) en el norte de África (Dayan *et al.* 1992). En este sentido, Thurber y Peterson (1991) registraron un aumento de tamaño (peso corporal) en *Ca. latrans* correlacionado con el aumento de la longitud geográfica, lo cual estaría relacionado a un cambio en la oferta alimenticia.

Más recientemente, Asahara (2013a, 2013b, 2014a, 2014b, 2016) estudió la variación craneal y dentaria en *Nyctereutes procyonoides* y otros cánidos, cuantificando la presencia de molares extra (m4) en relación al tamaño relativo de los otros molares inferiores (m2/m1, m3/m1), así como el tamaño del m1. En un primer análisis utilizó morfometría geométrica para explorar la variación del cráneo entre ocho poblaciones (y un total de 177 especímenes) distribuidas a lo largo de Japón (Asahara, 2013a). Encontró cambios relativos en el tamaño del parietal, frontal, en la posición del arco cigomático y en el ángulo entre el rostro y el neurocráneo. Según este autor la variación observada dentro de las poblaciones sería neutral, pero las diferencias observadas con respecto a la población de Hokkaido (la cual sería otra subespecie), que básicamente involucran cambios en el tamaño relativo del parietal, el frontal y de la posición del arco cigomático, estarían relacionadas con factores climáticos. En un trabajo posterior (Asahara, 2016) estudió 451 especímenes de *Canis latrans*, 153 de *N. procyonoides* y 136 de *U. cinereoargenteus* y encontró que los especímenes que poseen m4 tienen cocientes m2/m1 (*Ca. latrans*, *U. cinereoargenteus*) o m3/m1 (*U. cinereoargenteus*, *N. procyonoides*) mayores que los que no los poseen. También, que los ejemplares de *Ca. latrans* que carecen de m3 poseen m1 significativamente mayores en términos absolutos y en relación al tamaño del m2. Asahara (2013b) también reportó que los especímenes de *V. lagopus* y *N. procyonoides* sin m3 también poseían m1 proporcionalmente más grandes y encontró que

este molar faltaba en el 32 y 56% de la muestra estudiada, respectivamente por especie. Cabe destacar que sólo una baja proporción (2,61–3,68) de los especímenes estudiados presentaron un molar extra en la serie dentaria inferior. Este autor relacionó el patrón observado con la alteración de la activación e inhibición de las dinámicas de desarrollo dental, las cuales son reguladas genéticamente. Con respecto a *N. procyonoides*, Kim *et al.* (2015) también encontraron diferencias geográficas craneodentarias que en parte podrían ser explicadas por la regla de Bergmann y la regla de las Islas.

Son escasos los estudios realizados con buenas muestras de cánidos de América del Sur y, en general, corresponden a estudios morfométricos enfocados a resolver problemas sistemáticos y de variación geográfica, en los cuales la cuantificación de la variación morfológica no es el principal objetivo. Por ejemplo, estudios basados en morfometría tradicional y geométrica (Zunino *et al.*, 1995; Prevosti *et al.*, 2013) encontraron que *Lycalopex griseus* y *Lycalopex gymnocercus* forman una variación clinal en la que los especímenes disminuyen de tamaño hacia el sur y el oeste en respuesta a cambios ambientales (mayor aridez). Un estudio del cráneo de *Cerdocyon thous*, basado en morfometría geométrica, encontró una importante separación entre las poblaciones del norte del Amazonas y las que están al sur de esta cuenca, pero no entre estas últimas. Los cráneos de los especímenes recolectados al norte del río Amazonas tienen un rostro más largo, así como un arco bicigomático y de la caja craneana menores (Machado y Hingst-Zaher, 2009). Otro trabajo más reciente encontró un patrón de variación clinal en el tamaño del cráneo de esta especie, diferenciada en dos regiones: al norte del Ecuador coincide con la regla de Bergmann, ya que los cráneos aumentan al aumentar la latitud; al sur del Ecuador el tamaño disminuye con la temperatura y aumenta con la precipitación (Martínez *et al.*, 2013). Martínez *et al.* (2018) también exploraron la relación entre la forma del cráneo de *Lycalopex culpaeus*, utilizando morfometría geométrica 2D, con factores ambientales y la estructura genética de la especie, encontrando que su evolución está relacionado a factores adaptativos, como a procesos de evolución neutral. Schiaffini *et al.* (2019) encontraron algo similar en *Lycalopex gymnocercus* utilizando morfometría geométrica.

El estudio de la población actual de *Lycalopex gymnocercus* mostró que el dimorfismo sexual presente es relativamente bajo en comparación con otras especies de carnívoros y cánidos (véase Gittleman y Van Valkenburgh, 1997; Van Valkenburgh y Sacco, 2002; Prevosti y Lamas, 2006), con una media de 1,025 y sólo cinco variables (AI1, AI3, Ai1, Ac1, Ap2) con un valor igual o mayor a 1,05. Algunas medidas presentaron diferencias significativas entre los sexos, especialmente los caninos, p2–m1 y algunas medidas de los incisivos, molares y cráneo (véase Prevosti y Lamas, 2006). El CV se ubicó en torno a 7,18, con un mínimo de 3,48 (ACC) y un máximo de 13,65 (Ai2). En el cráneo, las variables LCB, LOO, AW, ACC, LB, ABICO, LM tienen bajos valores de CV y las ACP, AIM, APPO, ARC1, AB, APC, ARH altos valores, aunque los más altos se observan en la dentición. El cráneo posee menores valores de CV que la dentición, diferencia que es estadísticamente significativa. Los incisivos, caninos y P1 son los más variables en la serie dentaria superior y la variación disminuye en los P4–M1 y aumenta levemente en el M2. Los anchos de los incisivos, caninos y premolares tienen CV más elevados que los largos, mientras que en los M1–M2 ocurre lo contrario. La serie dentaria inferior presenta el mismo patrón, aunque el m3 se halla entre los más variables y los anchos tienen siempre mayores CV que los largos (Prevosti y Lamas, 2006).

**Variación intraespecífica de rasgos cualitativos craneanos en una población reciente de *Lycalopex gymnocercus*.** El análisis de algunas variables dentarias cualitativas (Información Suplementaria online 2), permitió observar que los P2/p2 nunca presentaron CAD, pero que ésta puede hallarse en los P3/p3 o faltar ocasionalmente en el p4. En el P4, el borde mesial puede ser recto, suavemente cóncavo o estar muy excavado, mientras que el protocono puede ser grande o pequeño y corto. El cingulo lingual de este diente puede interrumpirse en algunos ejemplares. En los M1–M2 el hipocóno puede estar dividido por un surco transversal, o rodear la cara mesiolingual del protocono. En algunos ejemplares, el paracónulo del M1 se encuentra ausente y el metacónulo está dividido en dos cúspides. La presencia del protostílido, entoconúlido y mesocónido no es constante en el m1. El m2 muestra una gran variabilidad en el desarrollo del área distolingual, donde habitualmente se halla el entocónido, pero también en la extensión del cingulo mesiolabial y altura re-

lativa del metacónido con respecto al protocónido. En algunos ejemplares faltan los diastemas entre los premolares, pero en general se trata de individuos subadultos o juveniles. Mientras que el P1 no se encuentra en ambos lados de unos pocos cráneos, el p1 y m3 faltan en un lado de un sólo ejemplar, cada uno. Las frecuencias absolutas y relativas de estas variables, calculadas sin incluir a los ejemplares polimórficos, se detallan en el archivo de Información Suplementaria online 2.

**Variación de rasgos cuantitativos craneodentario en ejemplares actuales de *Lycalopex culpaeus*.** El CV promedio es de 8,15, desde un mínimo de 4,57 a un máximo de 10,90 (Información Suplementaria online 2). Las medidas más variables son el ARC1, ABU, APC, ARHm1, ARHp4, dimensiones de los caninos, ancho de los premolares y tamaño de los últimos molares (M2 y m3). La menos variable fue el ACC, mientras que el resto de las variables posee valores intermedios más cercanos a la media.

**Utilización de la información sobre la variación intraespecífica de los cánidos vivientes como herramienta para interpretar la diversidad de las formas fósiles.** La síntesis brindada muestra la existencia de una importante variación en el cráneo y la dentición de las especies actuales de cánidos. Los trabajos consultados abarcan distintas metodologías, especies y extensiones geográficas. Esta variación incluye la presencia de dimorfismo sexual, polimorfismo, politipismo, variaciones clinales, temporales, así como rasgos métricos y cualitativos. Como indican algunos pocos trabajos (e.g., Englund, 2006; Lapoint *et al.*, 2017), es probable que parte de esta variación sea epigenética.

Los CV calculados para *Lycalopex culpaeus*, aun cuando la muestra no cubre todo su rango actual y lo observado en la población de *Lycalopex gymnocercus* sobre la variación de rasgos cualitativos dentarios, sumado al análisis de rasgos continuos realizado por Prevosti y Lamas (2006), es congruente con los detallados estudios llevados a cabo en especies holárticas y muestra la presencia de un elevado polimorfismo y variación intraespecífica. El caso de la población actual de *Lycalopex gymnocercus* pone en evidencia que aún muestras acotadas geográfica y temporalmente pueden presentar una considerable variación en rasgos tanto métricos como cualitativos.

Sin embargo, el empleo de esta fuente de datos tiene

sus limitaciones o complicaciones a la hora de tratar de delimitar especies fósiles. Por ejemplo, los que utilizan métodos multivariados (e.g., Schiaffini *et al.*, 2019) nos muestran la variación que existe y su relación con distintos factores y procesos evolutivos, pero no se pueden aplicar a la muestra fósil estudiada. Algunos trabajos incluyen muestras muy pequeñas, aunque en su conjunto muestran la existencia de una importante variación en rasgos cualitativos y cuantitativos, a una escala poblacional (polimorfismo) e interpoblacional (politipismo), que incluyen caracteres clásicamente usados en la diagnosis de taxones fósiles. Otro aspecto relevante es que trabajos recientes basados en estudios moleculares han propuesto la división de algunas especies vivientes en diferentes unidades evolutivas (e.g., *Ca. lupus*, *N. procyonoides*; Kim *et al.*, 2015; Werhanh *et al.*, 2020), pero esto no modifica los patrones observados (i.e., la variación geográfica e intrapoblacional de estas especies continúa siendo considerable). Otra limitante para nuestro caso de estudio es que los análisis cuantitativos de rasgos cualitativos y continuos se enfocan en especies de tamaño pequeño a mediano y dietas omnívoras, las cuales no son el mejor modelo para los fósiles estudiados. Sin embargo, se puede apreciar que aún con una muestra de algunos pocos especímenes de grandes hipercarnívoros (como *Cuon alpinus*, véase más arriba), rasgos utilizados en la sistemática y filogenia de los cánidos resultan variables (e.g., presencia de metacónido y desarrollo del entocónido del m1; Berta, 1989; Tedford *et al.*, 1995; Prevosti, 2006, 2010). Como fue sugerido por uno de los revisores (Saverio Bartolini-Lucenti, *in litt.*), por su cercanía filogenética y morfotipo, sería interesante analizar en profundidad la variación existente en los especímenes actuales de *Speothos venaticus*. Algunos datos existen sobre la variabilidad en la presencia de los M2/m2, cúspides accesorias en los premolares, entre otros rasgos (véase más arriba). En los siete especímenes actuales que se pudieron estudiar, se observaron algunas de estas variaciones y otras (Prevosti, 2006, 2010) y en los CV calculados se obtuvieron valores mayores a 10 aún en dientes que no se encuentran en los extremos de las series dentarias (e.g., P4/p4, M1; Información Suplementaria online 2). Sin embargo, por su tamaño y por presentar un grado de reducción dentaria y especialización hacia la hipercarnivoría mayor a la de los grandes cánidos fósiles estudiados, es probable

que el patrón de variación de algunas estructuras no resulte estrictamente comparable.

El uso de la variación intraespecífica de especies actuales para contrastar el registro fósil no es tema nuevo, pero no ha sido muy aplicado con los mamíferos fósiles de América del Sur. El uso del CV (con sus modificaciones) para evaluar la existencia de una o más especies en una muestra fósil se usa desde hace varias décadas (e.g., Simpson y Roe, 1939; Lande, 1977; Polly, 1998; Donnelly y Kramer, 1999; Plavcan y Cope, 2001; Cuozzo, 2008). La forma más simple utilizada es tomar como límite los valores observados en especies actuales para considerar si hay más de una especie en la muestra, lo cual ha sido criticado porque existen casos donde la combinación de especímenes actuales de dos especies no genera CVs mayores a los observados en estas especies por separado, o por el bajo poder estadístico y/o alto "error de tipo I" de esta prueba (Cope y Lacy, 1992; Donnelly y Kramer, 1999). Por tal motivo se han creado distintas pruebas que tienen en cuenta estos problemas (e.g., Donnelly y Kramer, 1999; Plavcan y Cope, 2001), aunque también hay que considerar el efecto de la distribución espacial de la muestra estudiada y que el tamaño de las estructuras medidas influyen en los valores de CV (Polly, 1998). Entonces, las muestras actuales y fósiles tienen que ajustarse para que, en la medida de lo posible, resulten comparables, limitando las comparaciones entre medidas de piezas homólogas y considerando las diferencias de tamaño entre los taxones confrontados. Por otro lado, hay que tener en cuenta la escala geográfica y temporal de las muestras estudiadas. Por ejemplo, si una muestra fósil escapa a lo esperado para una sola especie actual podría indicar la existencia de más de una especie, la existencia de variaciones a lo largo del tiempo (e.g., anagénesis) o la limitación del actualismo (e.g., especies extinguidas con mayor variación que las actuales; e.g., Plavcan y Cope, 2001).

Finalmente, hay que mencionar que algunos autores destacaron cierta variación intraespecífica en los taxones de grandes cánidos fósiles de América del Sur, entre las que se encuentran la presencia de metacónido en un ejemplar de *P. troglodytes* (Winge, 1895) y la reducción del cíngulo labial del M1 en otro de *A. dirus* (Berta, 1989). Cartelle y Langguth (1999) observaron que la presencia de la CAD en el P2 y p3 de *P. troglodytes* es variable y que está reducida en el P3,

aunque su tamaño es variable (véase también Berta, 1989; Prevosti *et al.*, 2005). Algunos individuos de esta especie poseen una profunda escotadura entre el borde mesial del P4 y su protocono, mientras que en otros falta (Berta, 1989). El cíngulo lingual del P4 sólo está presente en algunos materiales de esta especie (NHMD ZMK 1/1845:187, NHMD ZMK 1/1845:2145; Berta, 1989). En el NHMD ZMK 1/1845:187, un M1, el cíngulo mesial rodea al protocono conectándose con el hipocono. Un ejemplar de *P. orcesi* (= *P. troglodytes*; EPN V 2873) posee un trazo de esta estructura en el m1 (Hoffstetter, 1952). El M2 puede ser bi o tri-radicalado y su hipocono puede estar ausente según Cartelle y Langguth (1999). Revilliod (1926) mencionó que un ejemplar de *T. platensis* (MHNG GEPI V3291) presenta un pequeño metacónido en el m1 (Fig. S12 de Información Suplementaria online 1) y Prevosti *et al.* (2005) indicaron la existencia de variaciones en el desarrollo de los procesos postorbitarios, distancia de la constricción postorbitaria, tamaño de los diastemas entre los premolares inferiores, expansión del hipocono en el M1, tamaño relativo de los dientes carnívoros con respecto al resto de los molares, tamaño relativo del p4 y presencia de una CAD en el p3. En *A. dirus*, el cíngulo lingual del P4 puede estar bien desarrollado en algunos ejemplares de Talara (yendo desde el paracono al metacono), mientras que en otros es menos prominente y discontinuo (Berta, 1989). El cíngulo labial del M1 generalmente es continuo, aunque ocasionalmente está reducido entre el paracono y el metacono (Berta, 1989). En algunos especímenes de *A. dirus* (AMNH 56602) un cíngulo bajo rodea mesialmente al protocono de este molar y se continua con el hipocono (Berta, 1989). Por último, en esta especie, algunos M2 están rodeados por un cíngulo completo (Berta, 1989). Estas observaciones son congruentes con la información recopilada sobre el tema y lo registrado en cánidos actuales (véase más arriba).

## SISTEMÁTICA PALEONTOLÓGICA

Orden CARNIVORA Bowdich, 1821

Familia CANIDAE Fischer von Waldheim, 1817

Subfamilia CANINAE Fischer von Waldheim, 1817

Género *Theriodictis* Mercerat, 1891

*Theriodictis* Mercerat, 1891: 55.

*Canis* Lydekker, 1894: 3 (*non* Linnaeus, 1758).

*Dinocynops* Ameghino, 1898: 194.

*Amphicyon* Ameghino, 1904: 271 (*non* Lartet, 1836).

*Palaeocyon* C. Ameghino, 1917: 268 (*non* Lund, 1843).

*Macrocyon* Kraglievich, 1917: 277 (*non* Ameghino, 1881).

*Canis* (*Theriodictis*): Kraglievich, 1928: 14.

*Therioditis* Rusconi, 1932: 11 (escritura incorrecta de *Theriodictis* Mercerat, 1891).

**Especie tipo.** *Theriodictis platensis* Mercerat, 1891. Ensenadense (Pleistoceno Temprano–Medio temprano); Provincia de Buenos Aires (Argentina).

**Especies incluidas.** *Theriodictis platensis*.

**Diagnos enmendada.** La misma que la especie, por monotipia.

**Distribución geográfica.** Provincia de Buenos Aires, Argentina.

**Distribución cronológica.** Edad Ensenadense (Pleistoceno Temprano–Medio temprano; véase Prevosti *et al.*, 2004b, 2009b).

## Comentarios

La redefinición de *Theriodictis* como un género monotípico limita su diagnosis a los caracteres distintivos de su especie tipo *T. platensis*. La ausencia de autapomorfías hace que la mayoría de los caracteres usados en el análisis cladístico (Prevosti, 2006, 2010; así como la topología de la Fig. S8 de la Información Suplementaria online 1) no sean útiles para diferenciarlo de *Protocyon* (aunque sí de los otros grandes cánidos) y sólo los separa la ausencia de ciertos caracteres derivados en *Theriodictis*. Estas diferencias ya han sido señaladas por autores previos (*e.g.*, Berta, 1981, 1987, 1989; Berman, 1994) y corresponden a la presencia de entocónido bien desarrollado en el m1, M2 con tres raíces y ausencia de CAD en ciertos premolares (*e.g.*, P3). Si bien el hallazgo de nuevos ejemplares en muy buen estado de conservación permitió ampliar notablemente el conocimiento sobre la morfología de este género (y, por lo tanto, de *T. platensis*), la ausencia de ejemplares completos de “*Canis*” *gezi* y *P. tarijensis* (la especie de *Protocyon* morfológicamente más cercana a *T. platensis*) dificulta la diagnosis de este taxón, al no permitir el examen del estado de ciertos caracteres en estas últimas. Varios caracteres craneanos (*e.g.*, posición del foramen rotundo, forma del proceso paraoccipital, posición del canal para el nervio facial en la cara dorsal del petroso), dentarios (*e.g.*, premolares gráciles,



cíngulo lingual del M1 reducido, ausencia del metacónido en el m1) y postcraneos (*e.g.*, forma de las alas del atlas y del arco neural en la cuarta vértebra cervical) permiten distinguirlos de *Canis* y *A. dirus*. La forma de la faceta sustentacular del calcáneo es generalmente elíptica o triangular en *Canis* y *A. dirus*, por lo que puede ser otro carácter relevante en la determinación de estos taxones. "*C.*" *gezi* se diferencia por poseer algunas estructuras dentarias más grandes, como el hipocono y metacónulo en el M1 y el metacónido en el m1. Con respecto a *Protocyon*, además de las diferencias que surgen del análisis cladístico, existen otros como ser en éste el menor tamaño del M2 y del entocónido del m1, el cual suele estar ausente. En *Protocyon* los premolares y el rostro son generalmente proporcionalmente más cortos y el paladar más ancho. Dichos caracteres no pueden observarse en *P. tarijensis*. Sin embargo, como ya lo señaló Berta (1989), en esta última especie el protocono del P4 está separado del borde mesial del diente por un surco más profundo que en *T. platensis* y presenta un menor desarrollo (*vide infra*), así como ocurre con el hipocono del M1. En cuanto al tamaño, *T. platensis* posee en general medidas menores que *A. dirus*, algo menores que "*Ca.*" *gezi* y mayores que *Protocyon* y *Chrysocyon*. Con respecto a este último, hay claras diferencias en el tamaño relativo de los dientes carnívoros y los molares posteriores, entre otras (Información Suplementaria online 2, 3).

Tedford *et al.* (2009) describen una nueva especie (*Theriodictis? floridanus*) para el Plioceno Tardío–Pleistoceno Temprano (Blanquense tardío–Irvingtoniense temprano) de Florida, EE.UU. Fue asignada con dudas a *Theriodictis*, basándose en la presencia de un gran m1 sin entocónido y de un proceso angular alto. Cabe destacar que el conjunto de caracteres que presentan estos ejemplares (dos fragmentos mandibulares con m1–m2) no coincide con la morfología de *Theriodictis*. Por un lado, el metacónido del m1 está más desarrollado que en los ejemplares de *Theriodictis* que conservan esta estructura y, por el otro, el entocónido está presente y mucho más desarrollado en el m1 de *T. platensis*. El entocónido del m1 de *T.? floridanus* presenta cierta variación estando formado en el holotipo (UF 19324) por una pequeña cúspide y una crístida que corre a lo largo del borde lingual del talónido o reducido a una crístida en el UF 133922. El proceso angular es semejante al de los géneros

sudamericanos, pero el borde dorsal es algo más cóncavo y forma una suerte de gancho dorsal. La morfología de estos ejemplares no permite vincularlos a los géneros sudamericanos y la combinación de caracteres presentes en el m1 coinciden con *Lycaon pictus*, *Xenocyon Kretzoi*, 1938 y con los ejemplares descritos para Orocual (Rincón *et al.*, 2009; Ruiz-Ramoni *et al.*, 2022; véase más abajo). También hay que tener en cuenta que el holotipo de *T.? floridanus* (UF19324) no posee el m1 completo, por lo que no es posible constatar la presencia de un metacónido en el mismo.

En cuanto a la posición filogenética de *T.? floridanus*, los análisis de Prevosti (2006, 2010) (véase también Austin *et al.*, 2013) lo ubican como grupo hermano de "*C.*" *gezi*+*Speothos venaticus*+*Theriodictis*+*Protocyon*. En las topologías obtenidas en este trabajo (Figs. S7 y S8 de la Información Suplementaria online 1) este taxón también se ubica como grupo hermano del ORS16 1332, dentro de un clado que incluye a estos taxones, al ORS20 266 y a los *Xenocyon* de América del Norte (Fig. S7). En la otra topología obtenida (Fig. S8), este clado se divide en dos subclados, uno de los cuales contiene a *T.? floridanus* como grupo hermano del ORS16 1332, pero que incluye también al ORS20 266, "*Ca.*" *gezi* y a los *Xenocyon* de América del Norte. Sin embargo, dado lo fragmentarios de estos especímenes de América del Norte, es necesario encontrar restos más completos para corroborar esta hipótesis.

La topología presentada en la Figura S7 de la Información Suplementaria online 1 agrupa en un clado a *Protocyon*, *Theriodictis*, "*C.*" *gezi*, *T.? floridanus* y los ejemplares de América del norte de *Xenocyon lycaonoides* (*cf.* Zrzavý *et al.*, 2018) y podría servir de base para sinonimizar estos géneros bajo el nombre de *Protocyon* por el principio de prioridad. Sin embargo, dado la presencia de otra hipótesis que permite plantear un esquema taxonómico más conservador en términos de cambios nomenclaturales, se prefiere seguir la topología de la Fig. S8 y la propuesta de Prevosti (2006).

Finalmente, existe la mención de *Theriodictis* sp. para sedimentos del Pleistoceno Tardío de la localidad ecuatorial de Guamote (1° 55' S; 78° 42' O; Chimborazo) (Berta, 1981, 1987, 1989), basada en el ejemplar MNHN GMT-1 ("*incomplete left ramus with p2–p3, m1–m2*", véase Berta, 1989, p. 96) (rama mandibular izquierda incompleta con p2–p3, m1–m2) que fue descrito en Berta (1989).

En dicha obra aparece primero determinado como *T. platensis* y posteriormente como *P. troglodytes* (Berta, 1989). En la enumeración de las localidades fosilíferas, Berta (1989) menciona un solo ejemplar referido a *P. troglodytes* para Guamote (Berta, 1989). Por otra parte, Marshall *et al.* (1984, p. 50), mencionan: “*At Guamote (50 km south of Riobamba) an incomplete mandible of Protocyon (s.l., includes Theriodictis – Berta, unpublished)*” (En Guamote (50 km al sur de Riobamba) una mandíbula incompleta de *Protocyon (s.l.,* incluyendo *Theriodictis – Berta, no publicado*). Gracias a fotografías facilitadas por Sergio Tarquini, Lilian Cazes y Guillaume Billet (MNHN) se puede confirmar que este ejemplar pertenece a *P. troglodytes* (véase Información Suplementaria online 1 y 2). La reciente mención de *Theriodictis* para Orocuál (Venezuela; Ruiz-Ramoni *et al.*, 2022) se discute más abajo.

#### *Theriodictis platensis* Mercerat, 1891

Figuras 3–11, Información Suplementaria online 1

Figs. S11–S12, Información Suplementaria online 2

*Theriodictis platensis* Mercerat, 1891: 55.

*Canis morenoi* Lydekker, 1894: 3–4.

*Dynocynops morenoi* (Lydekker, 1894) Ameghino, 1898: 194.

*Palaeocyon platensis* (Mercerat, 1891) C. Ameghino, 1917: 268.

*Macrocyon platensis* (Mercerat, 1891) Kraglievich, 1917: 277.

*Macrocyon morenoi* (Lydekker, 1894) Kraglievich, 1917: 277.

*Palaeocyon troglodytes*: Revilliod, 1926: 7.

*Canis (Theriodictis) platensis* (Mercerat, 1891) Kraglievich, 1928: 34.

*Canis (Macrocyon) morenoi* (Lydekker, 1894) Frenguelli, 1929: 59–64.

**Holotipo.** MLP 10-80, fragmento de hemimandíbula derecha con el m1.

**Localidad tipo.** Mar del Plata (38° 00' S; 57° 34' O), General Pueyrredón, Provincia de Buenos Aires, Argentina (Mercerat, 1891: fig. 2).

**Diagnosis enmendada.** Cánido de gran tamaño, con medidas lineales generalmente mayores que en *Protocyon* (Información Suplementaria online 2, 3); canal del nervio facial desplazado rostralmente con respecto al canal para el nervio auditivo; frontales no inflados y frente deprimida en vista lateral; senos frontales expandidos que penetran dentro de los procesos postorbitarios y llegan posteriormente casi o hasta la sutura frontoparietal; foramen rotundo abierto in-

dependientemente del canal aliesfenoideo; proceso paraoccipital muy expandido posteroventralmente; proceso cigomático del maxilar alto con ancha superficie para la inserción del músculo masetero superficial; proceso angular rectangular (extendido dorsoventralmente), con amplias fosas para las ramas inferior y superior del músculo pterigoideo medial; lóbulo subangular robusto cingulo; cingulo mesiolingual del I3 poco desarrollado; dientes carnívoros (P4/m1) proporcionalmente grandes con relación a los molares; protocono del P4 pequeño; M1 con hipocono, metacónulo y cingulo mesial reducidos y paracono grande; M2 con tres raíces y con metacono reducido pero conspicuo; m1 con entocónido presente, metacónido ausente o muy reducido, trigónido grande y talónido pequeño; m2 con cingulo mesiolabial poco desarrollado, paracrística fuerte y metacónido pequeño; cúspide principal de los premolares gráciles; cúspide accesoria distal ausente en P2–3 y p2; capítulo del húmero romo; alas del atlas largas y con bordes laterales rectos; arco neural de la cuarta vértebra cervical con borde lateral recto; área de origen de los músculos tibial posterior y flexor digital largo muy comprimida transversalmente y desplazada hacia el margen lateral; faceta sustentacular del calcáneo cuadrangular (modificado de Berta, 1989; Berman, 1994).

**Distribución geográfica.** Provincia de Buenos Aires, Argentina.

**Distribución cronológica.** Edad Ensenadense (ca. 1,8–0,5 Ma).

#### Materiales estudiados

MLP 10-80 (holotipo de *T. platensis*): fragmento de rama horizontal izquierda con m1. Procedencia geográfica: Mar del Plata (38° 00' S; 57° 34' O; Buenos Aires, Argentina; Fig. 2). Procedencia estratigráfica: Ensenadense. Fue hallado en la “Base del Pampeano” (Mercerat, 1891). Sin embargo, posee escasa información estratigráfica y geográfica asociadas (véase Prevosti *et al.*, 2004b, 2009a, 2009b).

MLP 10-51 (holotipo de *C. morenoi*): cráneo incompleto, fragmentado, con los P2–M2 derechos y los C1, P2, P3 (fragmento), M1–2 izquierdos; hemimandíbula derecha casi completa con los c1 (roto), p2–3, mitad distal del p4, m1–3 (Fig. 6). En el cráneo falta gran parte de la caja craneana incluyendo al occipital, los premaxilares, pterigoideos, parte de los arcos cigomáticos y de la región orbitoesfenoidea derecha. Presenta numerosas fracturas con desplazamientos

entre los diferentes fragmentos, especialmente en el paladar y el rostro. En esta última región faltan algunos fragmentos de los maxilares, la porción derecha está comprimida lateralmente y los nasales se hallan hundidos. La hemimandíbula posee algunas grietas. Están rotos su extremo anterior, la porción lateral del cóndilo y el borde posterodorsal del proceso coronoides. La rama horizontal se encuentra parcialmente reconstruida con resina epoxi. Este ejemplar ha sufrido cierto deterioro desde su descripción original (véase Lydekker, 1894; Prevosti y Reguero, 2000). Procedencia geográfica: "Estación Central" de la ciudad de Buenos Aires (34° 38' S; 58° 28' O; Ciudad Autónoma de Buenos Aires, Argentina; Fig. 2). Procedencia estratigráfica:

Ensenadense. Fue hallado en "las capas del infra-Pampeano" en niveles que "están casi al nivel del río y en consecuencia por debajo de las capas pampeanas superiores" (Lydekker, 1894, p. 3). De acuerdo a un perfil paleomagnético realizado en la intersección de las calles Libertador y Cerrito (Nabel y Valencio, 1981; Soibelzon *et al.*, 2008) este fósil podría provenir de sedimentos de polaridad reversa del cron Matuyama.

MHNG GEPI V3291: cráneo incompleto con los premaxilares, los arcos cigomáticos, cóndilos occipitales, pterigoideo, región aliesfenoidea, las bullas timpánicas rotas, C1-M1 derechos y C1, P2-M2 izquierdos; martillo y yunque derechos; hemimandíbula derecha casi completa e iz-

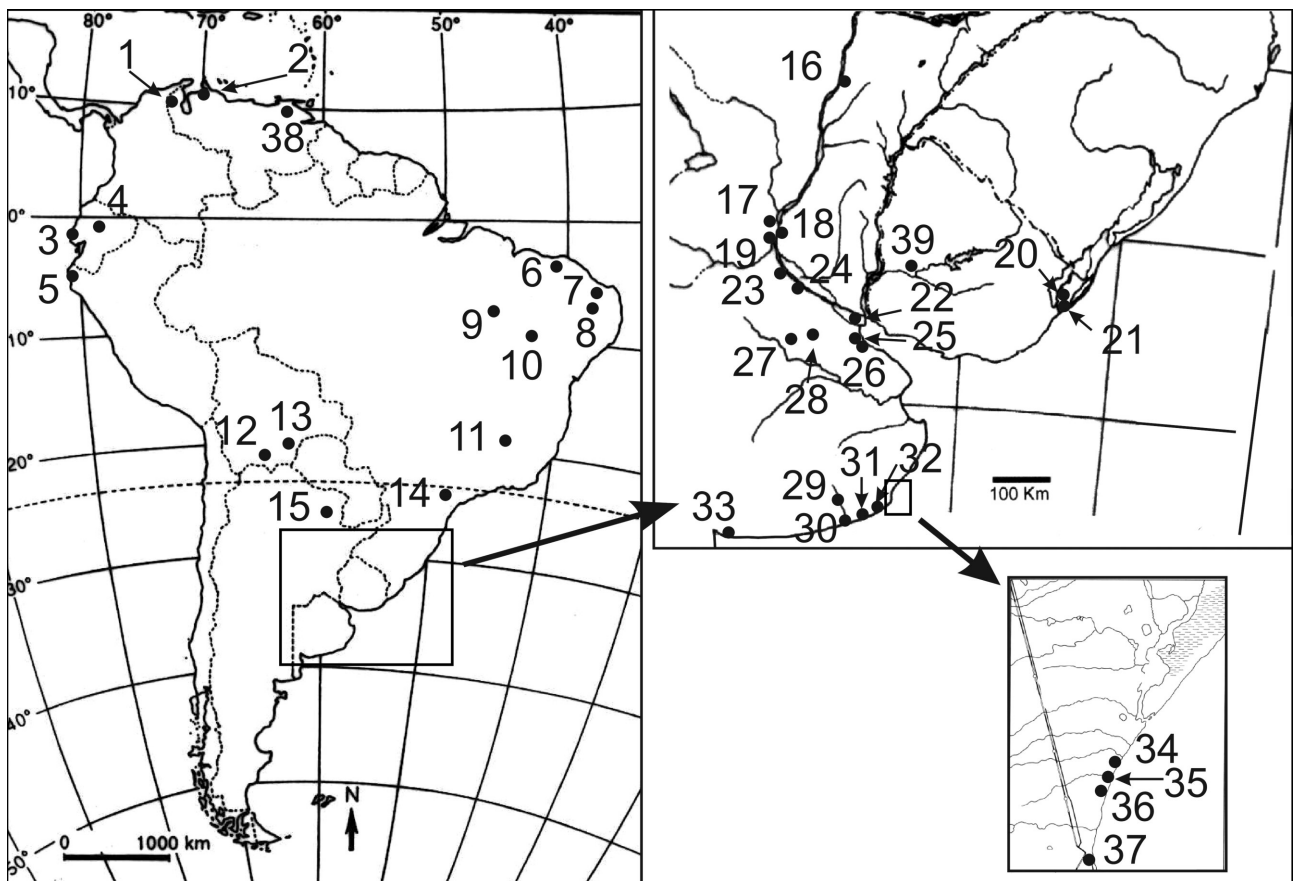


Figura 2. Mapa que muestra la ubicación de las principales localidades paleontológicas con restos de grandes cánidos de América del Sur: 1, Inciarte (Venezuela); 2, Muaco (Venezuela); 3, La Carolina (Ecuador); 4, Guamote (Ecuador); 5, Talara (Perú); 6, Itapipoca (Brasil); 7, Laredo de Soledade (Brasil); 8, Curimatãs (Brasil); 9, São Raimundo Nonato (Brasil); 10, Campo Formoso (Brasil); 11, Lagoa Santa (Brasil); 12, Tarija (Bolivia); 13, Ñuapua (Bolivia); 14, Gruta Clarabela (Brasil); 15, río Bermejo (Argentina); 16, arroyo Toropí (Argentina); 17, río Carcarañá (Argentina); 18, arroyo Ensenada (Argentina); 19, Alvear (Argentina); 20, arroyo El Chui (Brasil); 21, Balneario Hermenegildo (Brasil); 22, sitio arqueológico La Bellaca (Argentina); 23, Ramallo (Argentina); 24, San Pedro (Argentina); 25, Ciudad Autónoma de Buenos Aires (Argentina); 26, Wilde (Argentina); 27, Mercedes (Argentina); 28, Luján (Argentina); 29, Paso Otero (Argentina); 30, Necochea y Quequén (Argentina); 31, Centinela del Mar (Argentina); 32, Miramar (Argentina); 33, Playa del Barco (Argentina); 34, Camet Norte (Argentina); 35, Arroyo Santa Elena (Argentina); 36, Playa Santa Elena (ex Balneario Jawa; Argentina); 37, Mar del Plata (Argentina); 38, Orocuai (Venezuela); 39, Paso Muñoz (Uruguay).



Figura 3. Cráneo y mandíbula de *Theriodictis platensis* (MLP 96-IX-1-1): 1, cráneo en vista dorsal; 2, cráneo en vista ventral; 3, cráneo en vista lateral; 4, hemimandíbula derecha en vista labial. Escala= 5 cm.



quierda incompleta, con c1, p4–m2 derechos y c1, p3–m2 izquierdos (Información Suplementaria online 1, Figs. S11–S12). El cráneo presenta muy poca deformación plástica, estando la mitad derecha del rostro algo comprimida lateralmente. Este ejemplar fue estudiado a base de una réplica del cráneo donado por Christian Meister del MHNG. Réplicas de las mandíbulas fueron estudiadas en el BM (BM 26416: hemimandíbula derecha; BM 26416a: hemimandíbula izquierda). Además, Lionel Calvin del MHNG facilitó fotografías de muy buena calidad. Procedencia geográfica: barrancas costeras en la desembocadura del arroyo Santa Elena (37° 51' S; 57° 30' O; Mar Chiquita, Buenos Aires, Argentina; Fig. 2). Procedencia estratigráfica: Ensenadense tardío. Este ejemplar se extrajo a algunos pies por arriba del nivel del mar (Revilliod, 1926). Vucetich *et al.* (1997) basándose, entre otras evidencias, en la presencia de *Mesotherium cristatum* y *Tapirus* sp., correlacionan el sector inferior de las barrancas ubicadas en las inmediaciones de la desembocadura del arroyo Santa Elena con el "Ensenadense cuspidal" de "las toscas del Río de La Plata" (Ciudad Autónoma de Buenos Aires). Según recientes análisis paleomagnetológicos (Bidegain *et al.*, 2005), en la desembocadura del arroyo Santa Elena sólo afloran sedimentos con polaridad normal correspondientes al cron Brunhes, lo que permite restringir la edad de este ejemplar al Ensenadense tardío (entre 0,78 y 0,5 Ma; Prevosti *et al.*, 2009b). Cione *et al.* (2002) reconocieron un nivel marino correspondiente a un estadio interglacial más antiguo que el último interglacial y más joven que 0,78 Ma, a 1,5 m desde la base de la barranca cerca del arroyo Santa Elena y, por lo tanto, por arriba del nivel portador del ejemplar de *Theriodictis*.

MLP 96-IX-1-1: cráneo casi completo con los I1, I3–M2 izquierdos, I1–M2 derechos y ambas hemimandíbulas con casi toda la dentición (i1, i3–m2 izquierdos; i2–m2 derechas); atlas; tercera y cuarta vértebras cervicales; fragmento del arco neural con la postcigapófisis de una vértebra torácica; las siete vértebras lumbares; el sacro; catorce vértebras caudales: primera a cuarta y de la quinta? a la decimocuarta?; siete fragmentos distales de costillas; primera costilla izquierda; cuarta costilla derecha e izquierda sin la porción proximal; quinta costilla izquierda; fragmentos proximales de la sexta? a la octava? costilla derecha; novena? costilla derecha; décima? costilla derecha sin la porción an-

terior; decimoprimera y duodécima costilla derecha incompletas; fragmento proximal de la escápula derecha; fragmento distal de la escápula izquierda; húmeros, radios y ulnas derechas e izquierdas; metacarpianos segundo a quinto izquierdos y las falanges correspondientes a estos dedos; pelvis con el borde anteroventral del ilion izquierdo, el pubis y el isquion rotos; fémur derecho; cabeza y trocánter mayor del fémur izquierdo; rótula derecha; tibia derecha y fragmento distal de tibia izquierda; fíbula derecha casi completa y dos fragmentos distales de la fíbula izquierda; metatarsianos segundo a quinto, izquierdos y derechos; falanges proximales y medianas de los dedos segundo a quinto de ambos miembros posteriores; falanges ungueales del autopodio posterior derecho de los dedos segundo a quinto; falanges ungueales del autopodio posterior izquierdo de los dedos tercero a cuarto (Figs. 3, 5–10). Procedencia geográfica: barrancas del río Paraná en las cercanías de Ramallo (33° 29' S; 60° 00' O; Buenos Aires, Argentina; Fig. 2). Procedencia estratigráfica: Ensenadense tardío. Este ejemplar fue encontrado en un sedimento limo arenoso que aflora entre 1 y 2 m por encima del nivel del río. De este nivel provienen restos de *Scelidodon*, taxón que está restringido en la región pampeana a la Biozona de *Mesotherium cristatum* (Prevosti y Palmqvist, 2001; Prevosti *et al.*, 2004b, 2009a, 2009b; Voglino y Pardiñas, 2005). Este nivel se correlaciona con la unidad aloestratigráfica 4 del perfil relevado en la zona de Baradero por Nabel (1993), localidad situada a 60 km al SE de Ramallo (véase Prevosti y Palmqvist, 2001) y corresponde al sector C de la unidad 8 de Voglino y Pardiñas (2005). Dicho nivel se encuentra inmediatamente por encima del límite paleomagnético Matuyama/Brunhes, por lo que la edad de este material sería menor a 0,78 Ma (Nabel, 1993).

MMP 2700: fragmento anterior de cráneo con I1–M2 izquierdos y I1–P2 derechos; hemimandíbulas rotas por detrás los p4, con i1–3, c, p1–4 izquierdos e i1–3, c y p1–3 derechos; fragmento de caja craneana formado por parte del frontal, parietal y temporal izquierdos. Procedencia geográfica: 110 m al S de la bajada de Playa Santa Elena (37° 52' S, 57° 30' O; Mar Chiquita, Buenos Aires, Argentina; Fig. 2). Procedencia estratigráfica: Ensenadense tardío. El MMP 2700 proviene del nivel 2 del perfil de Prevosti *et al.* (2004b). A base de la presencia de *Mesotherium cristatum* y



de la correlación con el perfil de Bidegain *et al.* (1998: 235–238), este nivel tendría una edad 0,78–0,5 Ma (Prevosti *et al.*, 2004b, 2009a, 2009b). Trabajos de campo permitieron obtener muestras paleomagnéticas en esta localidad, que poseen polaridad normal y son interpretadas como pertenecientes al cron Brunhes (Prevosti *et al.*, 2009b), corroborando la hipótesis de Prevosti *et al.* (2004b).

MLP 96-XI-10-1: caja craneana con parte de los parietales, temporales, el occipital (incluyendo el cóndilo izquierdo) y parte de la bulla timpánica derecha; fragmento de maxilar derecho con P4–M1; fragmento de yugal aislado; fragmento de frontal derecho; nasales aislados; fragmento formado por los premaxilares y parte de los maxilares, con I2–C1, P1 (roto) derechos y I2–P3, P4 (roto) izquierdos; hemimandíbula izquierda con i2–c1, p2–m3 y hemimandíbula derecha con p2–3, m1–m2; segunda vértebra torácica y sexta–séptima lumbares; esternebra; astrágalo, cuboides y ectocuneiforme derechos; metatarsianos derechos segundo a quinto; falanges proximales de los dígitos tercero a quinto derechos; falange medial derecha del quinto dígito posterior; seis huesos sesamoideos proximales (Figs. 6, 9). Procedencia geográfica: Arroyo Las Hermanas, Ramallo (33° 29' S; 60° 00' O; Buenos Aires, Argentina; Fig. 2). Procedencia estratigráfica: Ensenadense tardío. Fue hallado en el mismo nivel estratigráfico que el MLP 96-IX-1-1 (véase más arriba), por lo que puede asignarse al Ensenadense tardío.

MPS 2: cráneo y mandíbula con los I3–M2, i1–2, c1–m2 derechos y I1–M2, i1–m2 izquierdos; vértebras torácicas duodécima y decimotercera; las siete vértebras lumbares, sacro, y 12 vértebras caudales: segunda a décima y decimotercera? a decimoquinta?; dos costillas derechas (decimotercera? y decimosegunda?); baculum; fragmento proximal de humero izquierdo; ambos fémures, tibias, astrágalos y calcáneos; navicular, entocuneiforme, mesocuneiforme y ectocuneiforme derechos; metatarsianos quinto, cuarto (roto) y segundo (roto) derechos, y segundo a quinto izquierdos pero incompletos; falanges proximales y mediales de los dedos segundo, tercero y cuarto izquierdos; falanges derechas proximales y mediales de los dedos segundo a quinto y segundo a cuarto del miembro posterior, respectivamente; falange ungueal derecha del dedo posterior tercera o cuarta (Figs. 4, 11). Procedencia geográfica: cantera ubicada entre la antigua y la nueva Ruta 9, 1 km al SE del río

Tala, ex campamento de Vialidad Nacional (33° 47' 39" S; 59° 37' 07" O; San Pedro, Buenos Aires, Argentina; Fig. 2). Procedencia estratigráfica: Ensenadense tardío. Fue encontrado en un nivel limoarenoso marrón (7.5YR5/3), a 2 m de profundidad. No hay fósiles asociados que permitan establecer la edad de este nivel. Recientes trabajos de campo permitieron obtener muestras paleomagnéticas en esta cantera. El nivel portador posee polaridad normal correspondiente al cron Brunhes pero se encuentra inmediatamente por encima de la reversión Brunhes/Matuyama (Prevosti *et al.*, 2009b). La reversión Matuyama/Brunhes se da en la base los perfiles de otras canteras de San Pedro (Nabel, 1993; Prevosti *et al.*, 2009b), donde también fueron encontrados restos de mamíferos ensenadenses (*e.g.*, *Glyptodon muñizi* y *Mesotherium cristatum*). La posición estratigráfica de este ejemplar es similar a la de los encontrados en Ramallo y se interpreta que también le corresponde una edad Ensenadense tardía.

## Descripción

**Cráneo.** El cráneo es robusto, presentando un rostro, paladar y caja craneana anchos, con fuertes arcos cigomáticos lateralmente expandidos. El rostro es proporcionalmente corto y ancho, aunque no al extremo observado en *Protocyon* y está poco comprimido por detrás de los caninos. La abertura nasal es subcircular y proporcionalmente ancha. El paladar se encuentra muy expandido transversalmente al nivel de los P4–M1. Contrariamente a lo indicado por algunos autores (*e.g.*, Kraglievich, 1928, p. 18) la región frontal es, en vista lateral, relativamente plana y poco elevada, a diferencia de algunas especies de *Canis* y de *Aenocyon*. Los arcos cigomáticos son muy robustos y delimitan lateralmente un contorno angular ancho. El borde anterior de la órbita se ubica sobre el surco carnívor del P4. La constricción postorbitaria está poco marcada en los MLP 96-IX-1-1 y MMP 2700, siendo más angosta en los MHNG GEPI V3291 y MLP 10-51. La fosa mesopterigoidea es, proporcionalmente, ancha, en particular en su extremo anterior.

La cara dorsal de los nasales es suavemente convexa, especialmente en su mitad anterior. Posee una depresión (fosa frontal) a lo largo de la sutura internasal que se continúa en los frontales. Su ancho máximo se encuentra en su porción más rostral, se estrecha caudalmente hasta el nivel



Figura 4. Cráneo y mandíbula de *Theriodictis platensis* (MPS 2): 1, cráneo en vista dorsal; 2, cráneo en vista ventral; 3, cráneo en vista lateral; 4, hemimandíbula derecha en vista labial. Escala= 5 cm.

del foramen infraorbitario donde vuelve a ensancharse. A partir de este punto se comprime suavemente hasta su extremo más caudal, terminando en un proceso frontal relativamente corto y ancho. Su borde rostral está muy escotado, dado que el proceso nasal y un proceso medial se encuentran bien expandidos rostralmente. Se extiende caudalmente hasta (MLP 96-IX-1-1, MPS 2 y MHNG GEPI V3291) o apenas por detrás (MLP 10-51) de la sutura fronto-maxilar. El ejemplar MLP 96-IX-1-1 presenta tres pequeños forámenes en la superficie dorsal, a la mitad del largo de los nasales, dos en el izquierdo y uno en el derecho. El premaxilar posee un cuerpo robusto que está expandido transversalmente. El proceso nasal se encuentra anteroposteriormente bien expandido en su base, pero llegando casi sobre la mitad del P2 se comprime caudalmente. En la cara lateral del premaxilar derecho del MLP 96-IX-1-1 se observa un pequeño foramen nutricio. Los procesos palatinos limitan medialmente a unas grandes fisuras palatinas. Estas son reniformes, con el borde lateral curvo y el medial recto,

se ensanchan caudalmente y llegan hasta el borde distal del canino (MLP 10-51) o a la mitad del diastema entre C1-P1 (MMP 2700, MLP 96-XI-10-1, MLP 96-IX-1-1 y MPS 2).

En su cara externa, el maxilar presenta un foramen infraorbitario elíptico que se abre sobre la mitad posterior del P3 y otro pequeño foramen sobre el borde anterior del P2 o entre los P2-1 (MLP 96-IX-1-1 maxilar derecho). En el maxilar derecho del MPS 2 se observan dos pequeños forámenes, uno sobre el P1 y otro sobre el P2, mientras que en el maxilar izquierdo hay uno solo sobre el P1. Los yuga alveolarios del canino y del P4 están muy marcados. Por delante de la órbita hay un área plana a suavemente cóncava. En la región medio-caudal del maxilar el borde dorsal es convexo y forma, junto al nasal y al frontal, una zona longitudinal inflada a ambos lados de la sutura internasal e interfrontal. Esta estructura se encuentra menos desarrollada en el MLP 10-51. El proceso frontal se extiende entre el frontal y la órbita; es ancho y su contacto con el frontal es irregular y truncado. Por debajo de la porción ventral del yugal se expande lateralmente y la rodea. En la cara ventral del proceso palatino se observa el foramen palatino mayor, ubicado adyacente al paracono del P4 y casi completamente rodeado por el maxilar, excepto en su porción mediocaudal donde contacta con el palatino. A partir de este foramen corre rostralmente el surco palatino que llega a la incisión homónima. El foramen palatino menor se ubica adyacente a la mitad del M1. El proceso pterigoideo está fuertemente desarrollado. En la cara lateral de la fosa pterigopalatina se observan entre 5 y 7 forámenes alveolares por los que pasaban vasos y nervios hacia los M1-2. Sobre esta misma cara, inmediatamente por detrás de la abertura caudal del canal infraorbitario, hay un amplio foramen. El lagrimal forma parte del borde anterior de la órbita, donde articula rostralmente con el maxilar y lateralmente con el yugal. Su borde caudoven-tral constituye el techo de la abertura caudal del canal infraorbitario. El proceso frontal se extiende dorsalmente, quedando rodeado por el frontal. La fosa lagrimal es grande y casi circular. El tubérculo toma el aspecto de una robusta convexidad en el ángulo anteromedial del borde orbital, sobre la cresta orbitaria. Este tubérculo se halla bien desarrollado en los ejemplares MHNG GEPI V3291 y MPS 2. La lámina horizontal del palatino se extiende rostralmente hasta quedar adyacente al protocono del P4 y se extiende

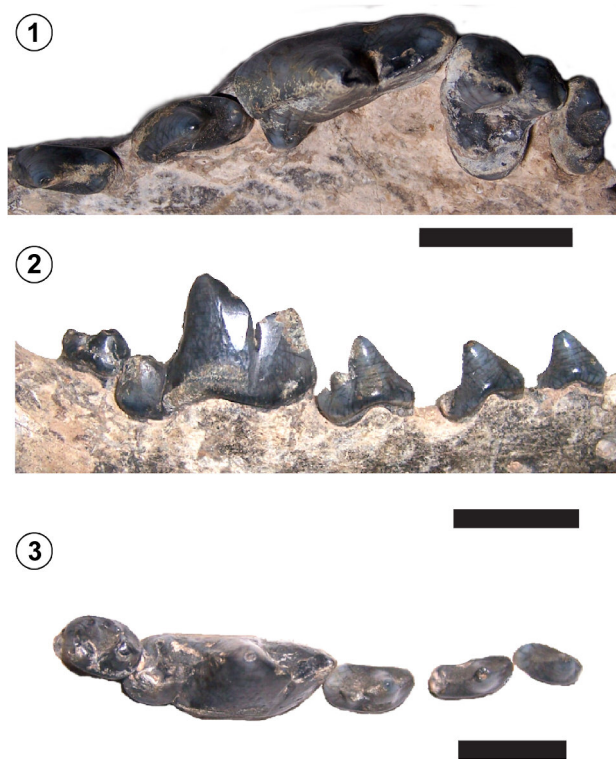
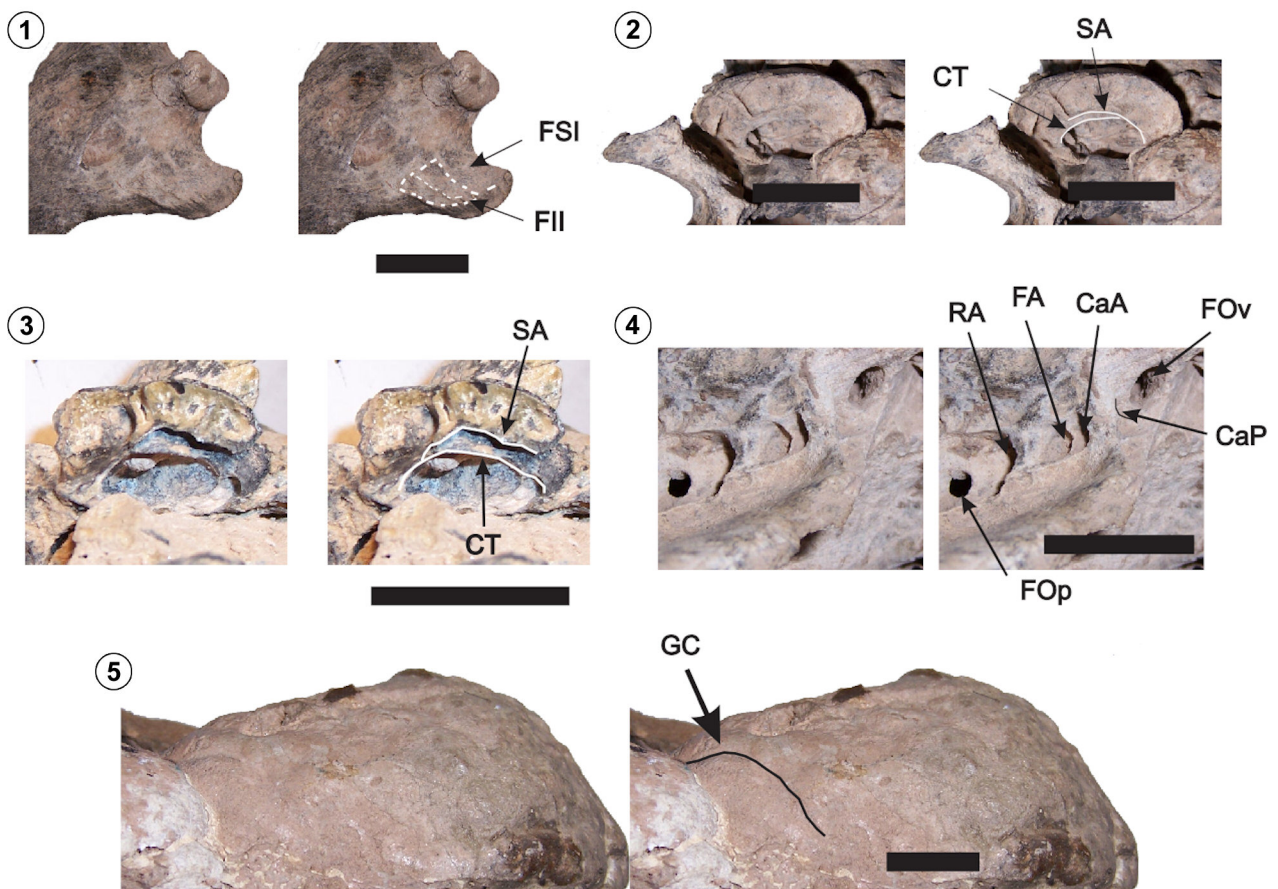


Figura 5. Dentición de *Theriodictis platensis* (MLP 96-IX-1-1): 1, serie dentaria superior izquierda en vista oclusal; 2, serie dentaria inferior derecha (p2-m2) en vista labial; 3, serie dentaria inferior derecha (p2-m2) en vista oclusal. Escala= 2 cm.



caudalmente en su línea media hasta la mitad posterior del M2. La espina nasal es corta y robusta. En vista ventral, las alas verticales se encuentran separadas por un amplio espacio, por lo que la fosa mesopterigoidea es muy ancha en su extremo anterior. Esta lámina presenta, en su cara ventral, cerca de su unión con la lámina horizontal, un pequeño foramen orientado caudoventralmente. Sobre la lámina vertical del palatino derecho hay otro foramen más caudal, que es similar al que presentan algunos ejemplares de *Protocyon* (e.g., *P. scagliarum*; PVE-F45). La cara maxilar del palatino constituye la pared medial de la fosa pterigopalatina. El foramen esfenopalatino es grande, circular y se ubica dorsalmente y algo medialmente al foramen palatino caudal. Este último tiene la mitad del tamaño del foramen esfenopalatino, es elíptico y en el MLP 96-IX-1-1 y, posiblemente, en

el MLP 96-XI-10-1 se halla dividido en dos por un tabique vertical, siendo la mitad laterorostral de mayor tamaño. En el palatino derecho del MLP 96-IX-1-1 la relación es inversa, dado que la mitad mediocaudal es mayor y se ubica más caudalmente que en el palatino izquierdo. En los MLP 10-51 y MPS 2 el foramen palatino caudal es indiviso. Por detrás de este foramen se encuentra, en el MLP 96-IX-1-1, un pequeño foramen elíptico, que en el palatino izquierdo es menor y se ubica más dorsalmente. El MPS 2 posee 2 forámenes en esta posición sobre el palatino izquierdo. Sobre el borde dorsal de esta cara, por encima del foramen esfenopalatino, corre el extremo anterior de la cresta orbitaria ventral que termina, cerca de la sutura con el lagrimal, en un robusto y agudo promontorio. Este limita anteriormente a una depresión circular.



**Figura 6.** Detalle de algunos rasgos de la anatomía craneana de *Theriodictis platensis*. 1, vista medial del proceso angular de la hemimandíbula derecha (MLP 96-IX-1-1); 2 y 3, estructura interna de la pared lateral de la bulla timpánica derecha (MLP 96-IX-1-1 y MLP 96-XI-10-1, respectivamente); 4, configuración de los forámenes en la región del aliesenoideo izquierdo (MLP 96-IX-1-1); 5, vista dorsal de molde encefálico mostrando el contorno lateral del giro coronal derecho (MLP 10-51). Abreviaturas empleadas: CaA, abertura anterior del canal aliesenoideo; CaP, abertura caudal del canal aliesenoideo; CT, cresta timpánica; FII, fosa inferointerna; FOp, foramen óptico; FOv, foramen oval; FR, foramen rotundo; FSI, fosa superointerna; RA, foramen rasgado anterior; SA, septo intrabular anteroventral. Escala= 2 cm.

Solo en el MLP 96-IX-1-1 se puede observar restos del vómer, que representan el extremo caudal de las alas. Los pterigoideos no se conservan completos en ningún ejemplar, ya que los procesos caudoventrales (procesos hamulares) están rotos. En el MLP 96-IX-1-1 puede observarse parte del recorrido del canal pterigoideo. La cara ventral del presfenoides es alargada, angosta y muy comprimida transversalmente en su mitad anterior. En vista ventral es relativamente corto, comparado con otros cánidos (*e.g.*, *Ch. brachyurus*). La mitad posterior está ensanchada, las alas son robustas pero cortas y se ubican inmediatamente por detrás de la línea media de su extensión anteroposterior. Debido al mal estado de preservación de la mayoría de los ejemplares poco se puede decir de la morfología del orbitoesfenoides. En el MLP 96-IX-1-1 este hueso no delimita al foramen etmoidal, el cual queda incluido totalmente en el frontal, pero forma una fuerte cresta orbitaria ventral y parte de la cresta orbitaria dorsal. El foramen óptico es circular, pequeño y se orienta rostrolateralmente. Su diámetro es la mitad de la fisura orbitaria.

El yugal es muy robusto, proporcionalmente alto con relación a su largo y se arquea dorsalmente. Sobre el borde lateroventral se observa una ancha y rugosa superficie que se expande rostralmente, punto de origen del músculo masetero superficial. Se extiende por el margen orbitario hasta contactar con el lagrimal. El proceso maxilar presenta un gran relieve en su límite ventrolateral. Por último, el proceso frontal es pequeño y se curva medialmente.

La escama frontal del hueso frontal se encuentra levemente inflada a lo largo de su línea media, pero sobre la sutura interfrontal forma una suave fosa frontal que se halla muy desarrollada en los MPS 2 y MHNG GEPI V3291. Esta fosa se continua con la fosa "internasal". En vista lateral, la "frente" no es abrupta y elevada como en algunas especies de *Canis* (*e.g.*, *Ca. lupus*) o en *A. dirus*, sino que se inclina caudalmente siguiendo prácticamente la línea de borde dorsal del rostro. El proceso postorbitario es corto y robusto (MLP 10-51, MHNG GEPI V3291, MPS 2), estando en los ejemplares MLP 96-IX-1-1 y MLP 2700 menos desarrollado. En estos últimos y en el MPS 2, la constricción postorbitaria se

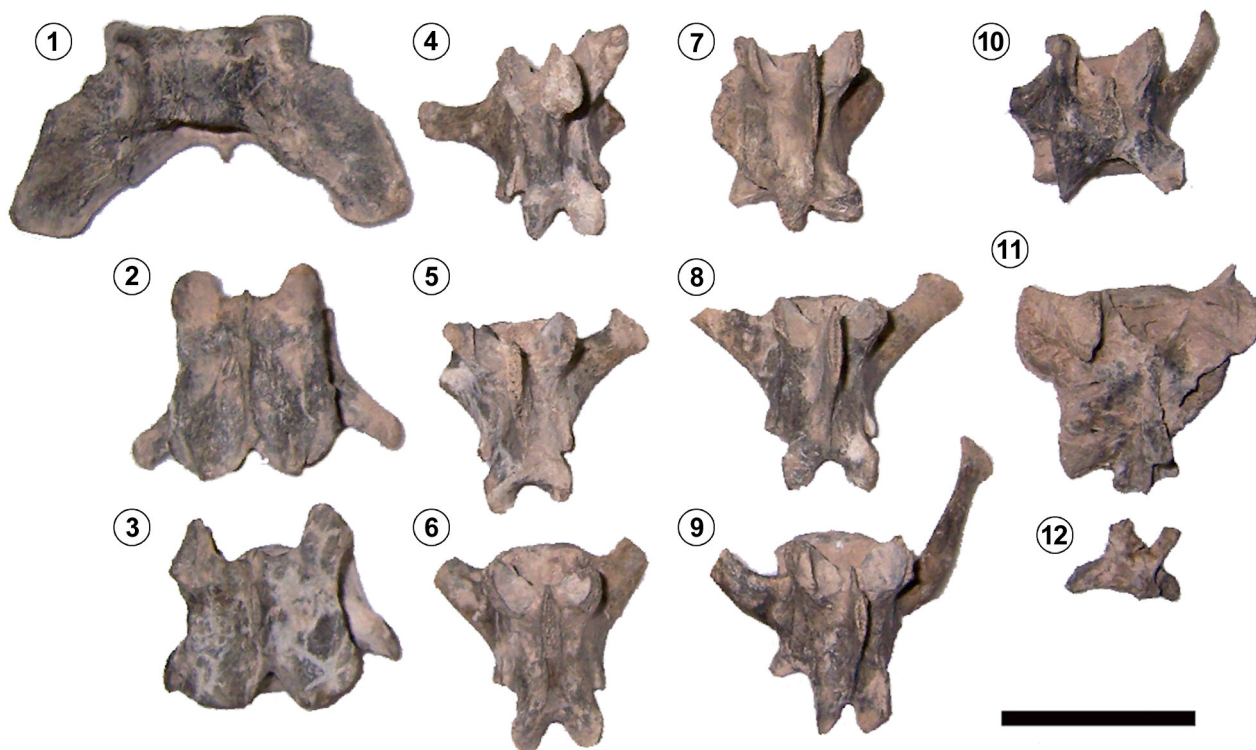


Figura 7. Vértabras de *Theriodictis platensis* en vista dorsal (MLP 96-IX-1-1): 1, atlas; 2, tercera cervical; 3, cuarta cervical; 4, primera lumbar; 5, segunda lumbar; 6, tercera lumbar; 7, cuarta lumbar; 8, quinta lumbar; 9, sexta lumbar; 10, séptima lumbar; 11, sacro; 12, caudal. Escala= 5 cm.



encuentra muy poco marcada. Por el contrario, en los MLP 10-51 y MG 634, especialmente en el primero, ésta es más angosta inclusive que el ancho interorbitario mínimo. El proceso nasal se proyecta anteriormente hasta casi llegar sobre el foramen infraorbitario y su base es, proporcionalmente, ancha. En la cara orbital del frontal se presentan dos forámenes: el etmoidal, ubicado casi sobre la sutura frontal/orbitoesfenoides, por detrás del proceso postorbitario (MLP 96-IX-1-1, MHNG GEPI V3291) y que presenta una abertura simple, no doble como en *Canis familiaris*; un pequeño foramen—que corresponde al frontal—presente en la cara anterorbital del proceso postorbitario (MLP 96-IX-1-1). En esta cara del frontal (MLP 96-IX-1-1, MHNG GEPI V3291, MPS 2) se observa una suave cresta orbitaria dorsal que corre hasta el proceso postorbitario. Las líneas temporales nacen en el extremo posterior del proceso postorbitario, se curvan caudalmente y se unen antes de la sutura frontoparietal (MLP 96-IX-1-1 y MLP 10-51) o inmediatamente por detrás de esta sutura (MHNG GEPI V3291), formando la cresta sagital. La sutura frontoparietal se encuentra muy fusionada, por lo que cuesta identificarla en parte de su recorrido. Los senos frontales penetran claramente dentro de la base de los procesos postorbitarios (e.g., MLP 96-XI-10-1, MLP 10-51, MPS 2 y MMP 2700), pero no llegan al ápice del mismo y están expandidos caudalmente hasta casi la sutura frontoparietal. En los ejemplares MLP 10-51 y MLP 96-XI-10-1, un tabique parasagital—lateralmente cóncavo—divide caudalmente al seno en dos partes, que apenas sobrepasan la sutura frontoparietal. En el MLP 10-51 la mitad medial se encuentra a su vez dividida por otro tabique parasagital. La parte ventral de la sutura frontoparietal es rostralmente convexa, pero pasa a ser muy cóncava hacia el borde dorsal del cráneo.

El parietal es lateralmente convexo y en los MPS 2 y MHNG GEPI V3291 desarrolla una cresta sagital alta, aunque es relativamente baja en otros ejemplares (e.g., MLP 96-IX-1-1). Estos huesos constituyen, junto al occipital, las crestas lambdaideas, formando la mitad rostral de la misma. En la cara anterior de la cresta lambdaidea derecha del MPS 2 hay un par de depresiones circulares, producidas por las fibras del músculo temporal (véase Duckler, 1997). El escamoso continúa con la superficie lateralmente cóncava del parietal. La sutura con este último hueso es hori-

zontal y se observa claramente. Caudalmente, forma parte de la porción craneoventral de la cresta lambdaidea. Esta cresta es alta y se expande posteriormente en su tercio superior (“cresta nugal”), pero es baja en el resto de su extensión y termina ventralmente en un notorio tubérculo ubicado en su conjunción con la cresta temporal. La cresta temporal se encuentra bien expandida lateralmente for-



Figura 8. Algunos huesos largos de *T. platensis* (MLP 96-IX-1-1): 1, húmero en vista anterior; 2, ulna en vista medial; 3, radio en vista anterior; 4, fémur en vista anterior; 5, tibia en vista anterior; 6, húmero en vista lateral; 7, ulna en vista lateral; 8, radio en vista posterior; 9, fémur en vista lateral; 10, tibia en vista lateral. Escala= 5 cm.

mando una "repisa". Los MHNG GEPI V3291 y MLP 10-51 presentan una depresión oval en su borde anterior, inmediatamente dorsal a la porción rostral de la cavidad glenoidea, que no se observa en el MLP 96-IX-1-1. La porción anterior del proceso cigomático es alta, robusta y se proyecta rostradorsalmente y medialmente formando un ángulo cercano a los 70° con la porción caudal del proceso. Esta última porción es perpendicular a la caja craneana y su cara dorsal se eleva caudalmente formando una superficie suavemente cóncava. En esta cara se observa un engrosamiento justo antes de que el proceso se curve anteromedialmente. La cavidad glenoidea es, proporcionalmente,

ancha y está limitada posteriormente por un gran proceso postglenoideo, que se curva rostralmente. Sobre la cara posterior de este proceso, inmediatamente rostral al meato auditivo externo, se abre un gran foramen postglenoideo. El mastoideo posee un proceso homónimo, en forma de un gran tubérculo. Lateralmente al tubérculo hay una pequeña superficie cóncava. No se conserva ninguna bulla timpánica completa, pero por lo que puede observarse en el MPS 2 eran globosas, aunque relativamente pequeñas con relación al tamaño del cráneo. Su mitad medial es más globosa, especialmente en su parte caudal que se infla progresivamente hacia su porción media, correspondiendo a la parte formada por el entotimpánico. El meato auditivo externo es corto, pero está más expandido caudalmente donde alcanza al borde lateral del foramen postglenoideo. Se encuentra poco desarrollado en su parte caudodorsal. Caudalmente al meato auditivo externo abre el foramen estilomastoideo. En el ápice anterior de la bulla, ventralmente al tubo de Eustaquio, se desarrolla un corto y robusto proceso. En el MLP 96-IX-1-1 la fisura petrotimpánica se encuentra entre el tubo de Eustaquio y el proceso postglenoideo, más cerca de este último. Por esta fisura emergía la cuerda del tímpano. En los ejemplares MMP 2700, MHNG GEPI V3291, MLP 96-XI-10-1 y MLP 96-IX-1-1, especialmente en este último, se aprecia la estructura interna de las bullas timpánicas. Sobre la cara interna de la pared lateral de la bulla del MMP 2700, compuesta por el ectotimpánico y el entotimpánico caudal, corre la base del septo intrabular anteroventral que llega casi hasta la mitad de la abertura interna del meato auditivo externo. Adyacente al límite posteroventral de la cresta timpánica se encuentra un bajo y robusto septo (cresta transversal 4, véase más abajo) que se dirige rostralmente hacia el septo intrabular anteroventral, pero termina antes de contactarlo. Este septo podría corresponder al septo intrabular posteroventral. En la bulla derecha del MHNG GEPI V3291 se observa un septo intrabular dorsal bajo y dos crestas transversales incompletas, que contactan con dicho septo y se ubican casi en la mitad de la bulla. La cresta transversal posterior es más prominente. En la bulla izquierda solo se aprecia la existencia del septo intrabular anteroventral. Sin embargo, es en el MLP 96-IX-1-1 donde mejor puede estudiarse la estructura interna de la bulla. En este ejemplar el septo intrabular anteroventral es incom-

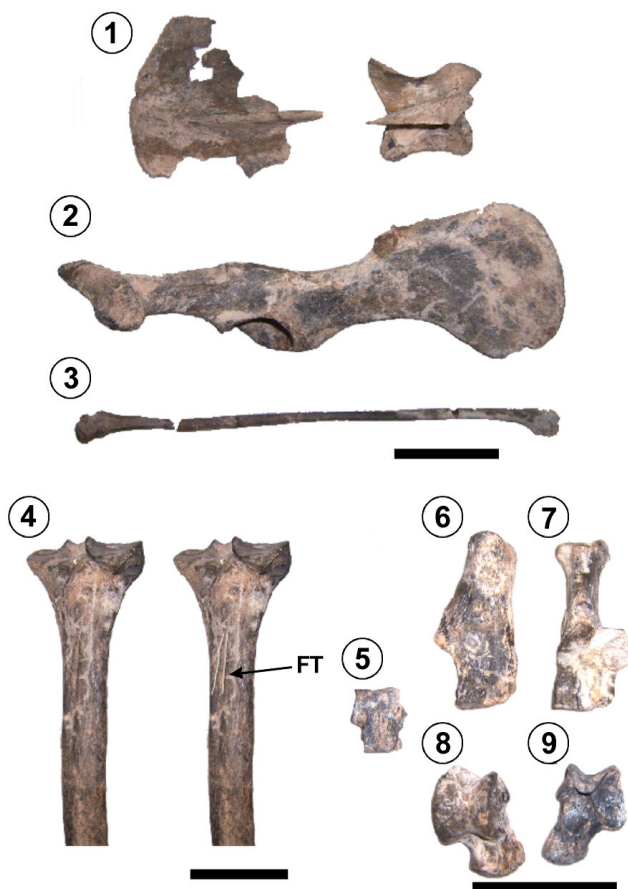


Figura 9. Algunos elementos postcraneanos de *T. platensis*: 1, escápula derecha en vista lateral; 2, pelvis en vista lateral derecha; 3, fíbula derecha en vista lateral; 4, tibia derecha en vista caudal; 5, cuboideo derecho en vista anterior; 6, calcáneo izquierdo en vista lateral; 7, calcáneo derecho en vista superior; 8 y 9, astrágalo derecho en vista dorsal y ventral, respectivamente. Con la excepción de las 5 y 9 que corresponden al MLP 96-XI-10-1, las restantes ilustran el MLP 96-IX-1-1. Abreviatura empleada: FT, área de origen de los músculos tibial caudal y flexor digital medial. Escala= 5 cm.

pleto, pero mientras que en la bulla izquierda solo llega a la porción anterior de la abertura interna del meato auditivo externo, en la derecha está mucho más extendido caudalmente y casi alcanza el borde posterior del meato. El septo intrabular dorsal es bajo, lateralmente cóncavo y se extiende caudalmente por lo menos hasta la mitad posterior de la bulla. Varias crestas transversas incompletas se observan en la pared lateral de la bulla, pero difieren en número y disposición entre ambas bullas. En la bulla izquierda existen: (1) una cresta más o menos vertical, que aumenta de espesor ventralmente y no llega a la cresta timpánica; (2) otra cresta vertical, más abrupta, que casi llega a contactar esta cresta sobre el borde posterior del meato auditivo externo; (3) una corta cresta subhorizontal, paralela a la porción caudal de la cresta timpánica y que contacta con la cresta 2; se ubica en el extremo más caudal de la pared lateral un poco más ventral que la cresta 4; (4) una cresta tangencial al borde posteroventral de la cresta timpánica, que une la pared posterior de la bulla con el límite dorsal de la cresta 2 (septo intrabular posteroventral); (5) por último, una pequeña cresta vertical que corre muy cerca del borde dorsocaudal de la cresta timpánica y la contacta en su extremo posterior. Esta última, la cresta 4 y la pared postero-

dorsal de la bulla delimitan un pequeño, pero profundo, seno circular. La bulla derecha se diferencia por los siguientes rasgos: poseer una cresta más—con un desarrollo similar a la cresta 1 de la bulla izquierda—ubicada sobre la porción anterior del meato, que contacta con el septo intrabular anteroventral; la cresta 1 se conecta con el septo intrabular anteroventral; la cresta 2 es recta, más alta y también se conecta con el septo anteroventral; la cresta 3 es más alta pero corta, por lo que no llega a unirse con la cresta 2. Posteroventralmente a esta cresta hay un pequeño seno; no está clara la existencia de la cresta 5. Contactando con el septo intrabular dorsal hay tres crestas transversales incompletas, dos dirigidas anteromedialmente al nivel del borde anterior del meato auditivo externo, mientras que la

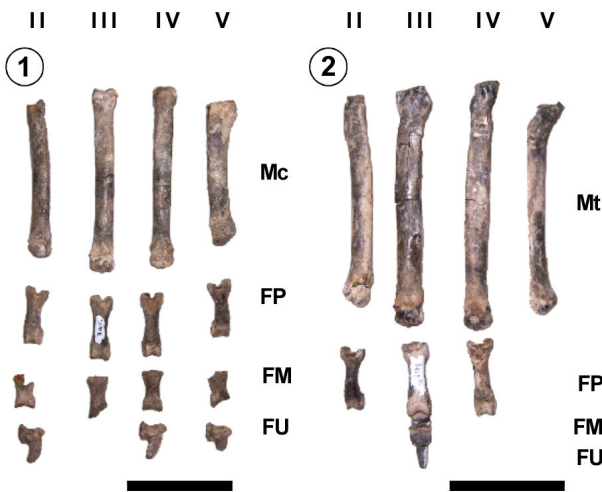


Figura 10. Algunos elementos del autopodio de *T. platensis* en vista dorsal o dorsolateral (MLP 96-IX-1-1): 1, metacarpianos (Mc) y falanges del miembro anterior izquierdo; 2, metatarsianos y falanges del miembro posterior izquierdo. Abreviaturas empleadas: II, dígito segundo; III, dígito tercero; IV, dígito cuarto; V, dígito quinto; FP, falange proximal; FM, falange media; FU, falange ungueal; Mc, metacarpiano; Mt, metatarsiano. Escala= 5 cm.

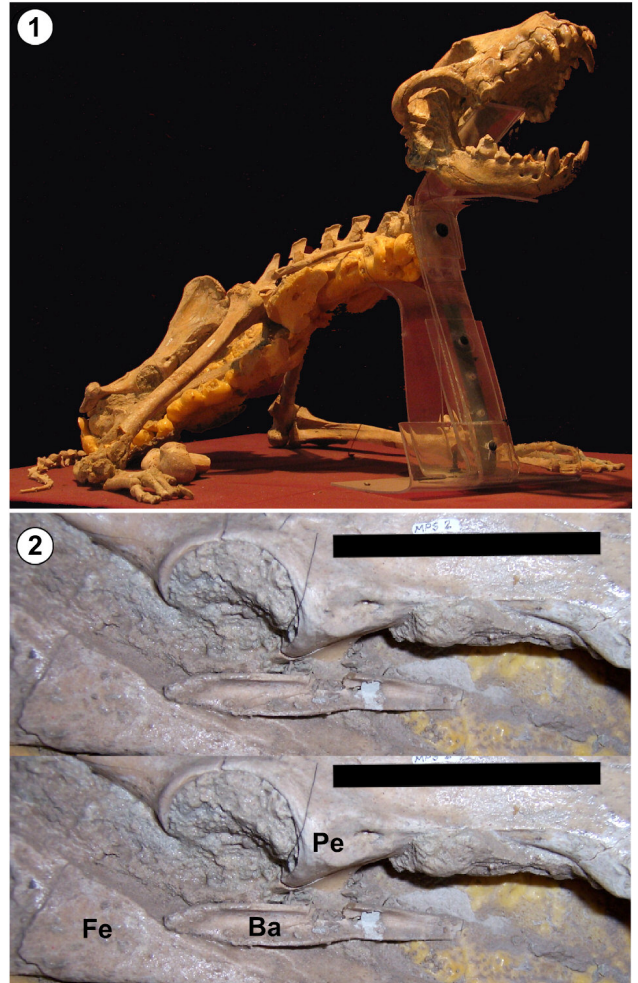


Figura 11. Esqueleto de *T. platensis* (MPS 2): 1, ejemplar parcialmente articulado en vista lateral derecha; 2, detalle de la región pelviana. Abreviaturas empleadas: Ba, baculum; Fe, fémur; Pe, pelvis. Escala= 5 cm.

restante se orienta caudomedialmente y se ubica casi al nivel de la mitad de este meato. En el MLP 96-XI-10-1 el septo intrabular anteroventral y el posteroventral son continuos, formando un septo común que se conecta tangencialmente con el borde posteroventral de la cresta timpánica. Cuatro crestas transversales, subparalelas, contactan dorsalmente con este septo continuo en su región medio-anterior. Comparando la morfología de este septo con las crestas transversales del MLP 96-IX-1-1, puede confirmarse que la cresta 4 es el septo intrabular posteroventral. En el MLP 96-IX-1-1 puede observarse que el canal carotídeo interno se curva lateralmente, por delante de la fenestra vestibular, donde forma una pared casi perpendicular al resto de su recorrido. Por delante de esta inflexión vuelve a dirigirse rostralmente hacia el foramen rasgado medio. Sobre la cara medial del entotimpánico rostral, adyacente a esta inflexión, hay un pequeño foramen. En el petroso del MLP 96-IX-1-1 la fosa para el músculo tensor del tímpano es circular y relativamente amplia. El receso epitimpánico se encuentra por detrás de esta fosa, posicionándose algo medialmente y justo enfrente a la fenestra vestibular. Este receso es circular y su diámetro es menor al de la fosa para el tensor del tímpano. Entre la fenestra vestibular y el receso epitimpánico se encuentra el canal del nervio facial que corre posterolateralmente y emerge del oído medio por el foramen estilomastoideo. Lateralmente y algo más ventral a la fosa del músculo tensor del tímpano hay un canal por el cual podría pasar la rama menor del petroso del nervio glossofaríngeo. La fosa para el músculo tensor del tímpano está en parte limitada ventralmente por un tabique horizontal, caudalmente escotado, que llega hasta la porción anterior del meato auditivo externo. La cara ventral del petroso es una superficie irregular de la que se destaca una elevación arriñonada, algo inflada, que constituye el promontorio. La fenestra coclear es una abertura circular que se encuentra en la cara posterolateral del promontorio. La faceta mediocaudal está poco desarrollada. El borde medial del petroso forma el techo y la pared lateral del seno petrosal inferior (canal petroccipital). Sin embargo, la cresta que forma dicha pared está muy poco desarrollada, por lo menos caudalmente, ya que la bulla timpánica impide ver el desarrollo de esta cresta rostralmente a la fenestra vestibular. La cara ventral del petroso, confi-

nada al seno petrosal inferior, está muy poco excavada. Medialmente al promontorio hay un área plana a suavemente cóncava. En la mitad medial del borde caudal del petroso se encuentra una amplia escotadura yugular, mientras que un pequeño surco (para la rama auricular del nervio vago) corre en la mitad lateral. En la sutura occipital-petroso-mastoides, muy cerca del proceso mastoideo, se observa un pequeño foramen. En el MLP 96-IX-1-1 el occipital se encuentra roto, por lo que es posible observar la superficie cerebelar de los petrosos. La cresta petrosal está rota, sobre todo dorsocaudalmente donde es sumamente delgada. La cara caudal de esta cresta es convexa y muestra un relieve bien marcado. El canal para el nervio trigémino es largo—especialmente su borde lateral—y presenta una sección transversal elíptica. En la base de la cara posterior de la cresta transversal hay un surco que comienza cerca de la apertura del surco para el seno transversal, pasa rostralmente a la fosa subarcuata (fosa cerebelar) y llega casi hasta el canal del nervio trigémino. La fosa subarcuata es casi circular y poco profunda. Sin embargo, los bordes de esta fosa se encuentran rotos por lo que es difícil estimar su profundidad y forma exacta. Por detrás de la fosa subarcuata hay un área plana que termina en una arista medial. Esta corre oblicuamente desde el límite lateral de la fosa subarcuata hasta el borde caudal del petroso, cerca del borde lateral de la incisión yugular. A partir de esta arista la superficie del petroso se inclina rostromedialmente, formando una pequeña depresión por detrás del meato auditivo interno. Esta depresión se encuentra muy poco excavada en el petroso izquierdo. El puente óseo que se encuentra por encima del meato auditivo interno posee un conspicuo tubérculo. El meato auditivo interno es elíptico; su borde dorsal (puente óseo) es robusto y abrupto, mientras que el ventral es comparativamente plano. El tabique interóseo está ubicado profundamente, por lo que es difícil de apreciar. El canal para el nervio acústico es mayor que el canal para el nervio facial y se ubica más posteroventralmente. El área que ocupa la porción más medial de esta cara, más allá del meato auditivo interno, es horizontal, pero presenta un acusado relieve con un fuerte tubérculo a la altura del canal para el nervio auditivo y una depresión rostral a este tubérculo. El borde medial del petroso presenta un suave surco horizontal, dorsal al seno petrosal inferior.



El MHNG GEPI V3291 conserva el martillo y el yunque derechos. El martillo tiene un proceso muscular grande, un proceso lateral anguloso y el manubrio recto. El proceso rostral parece estar menos desarrollada que en *Ca. lupus* y *Ca. familiaris* (Evans, 1993; Gürbüz *et al.*, 2019). El yunque conserva el cuerpo, la crus larga y la crus corta.

Dentro de la cavidad craneana del MLP 96-IX-1-1 se conserva parte de la silla dorsal (*dorsum sellae*) de la silla turca (*sella turcica*), mientras que en el MLP 10-51 solo se observa la base de esta silla. En los MLP 10-51 y MLP 96-IX-1-1 se aprecia claramente el surco (que ocupaba la rama palatina del nervio facial) que parte del borde medial del canal de Eustaquio y se pierde en la sutura pterigoideobasiesfenoides, en el borde posterior de la fosa mesopterigoidea. El foramen oval es elíptico, con una relación ancho/largo de 0,5 y se ubica cerca de la abertura caudal del canal aliesfenoideo, pero es una abertura independiente. En el MPS 2 estos dos forámenes están muy próximos en una misma depresión. La abertura caudal del canal aliesfenoideo es proporcionalmente grande y circular. La pared externa de este canal no alcanza a cubrir al foramen rotundo ya que es muy corta (aproximadamente 4 mm). No está claro si en el MPS 2 el foramen rotundo abre dentro o fuera del canal aliesfenoideo, ya que esta región se encuentra deteriorada. Sobre la cara externa (lateral) de esta pared hay una cresta poco marcada, paralela a los bordes de las aberturas craneal y caudal del canal. Esta cresta se continúa ventralmente con otra cresta mayor del proceso pterigoideo del basiesfenoides, que se orienta más craneoventralmente. Esta última termina en un engrosamiento horizontal que se encuentra en el extremo anteroventral de este proceso. Por detrás de la cresta de este proceso y ventralmente a la abertura caudal del canal aliesfenoideo, hay una depresión circular muy marcada. Ventralmente a la fisura orbital y al foramen rotundo se encuentra un área excavada y cóncava. Una fuerte cresta (orbitaria superior) parte del borde dorsal de la fisura orbital y se dirige anterodorsalmente, pasando sobre el foramen óptico. La sutura basiesfenoides-basioccipital está semifusionada (grado de fusión 2) en el MLP 96-IX-1-1.

La superficie del occipital asume, en vista caudal, casi el contorno de un triángulo equilátero, aunque su ápice es redondeado. El inion es poco prominente y no se proyecta

sobre los cóndilos occipitales. Caudalmente a la porción más dorsal de las crestas lambdoideas hay dos áreas triangulares rugosas (para el músculo semiespinal de la cabeza), separadas por un surco vertical poco pronunciado, que se ensancha ventralmente. En el MHNG GEPI V3291 la cresta occipital externa es baja y ancha. No se observan trazos de ella en el MLP 96-XI-10-1. En el resto de los ejemplares este sector de cráneo está roto. La impresión vermiforme no se evidencia externamente en el MHNG GEPI V3291. Una superficie convexa dorsal al foramen magno y poco pronunciada, presente en el MLP 96-XI-10-1, podría corresponder a esta impresión. El MPS 2 conserva los forámenes mastoideos y los surcos homónimos. El borde dorsal del foramen magno se encuentra expandido caudalmente y posee dos pequeñas carillas articulares dorsales, más o menos horizontales. El foramen magno es elíptico y los cóndilos son anchos. La fosa condilodea dorsal se encuentra poco excavada, pero la ventral es más profunda y en el MHNG GEPI V3291 se continúa con una gran depresión ubicada en la cara medial del proceso paraoccipital. Este último se dirige ventrocaudalmente, estando su ápice muy expandido en esta dirección. La cara anterior del proceso se articula ampliamente con la bulla timpánica. Bordeando al límite posterior del proceso, sobre la cara externa, se encuentra una gruesa cresta que se ensancha ventralmente. En la cara ventral del basiesfenoides puede observarse un gran tubérculo muscular que está rodeado por una amplia depresión y, más caudalmente, otra depresión más pequeña. Estas depresiones son bilaterales, están separadas por una cresta que corre anteroposteriormente y corresponden al origen de los músculos largo de la cabeza y recto ventral de la cabeza, respectivamente. El tubérculo faríngeo está poco desarrollado. El foramen hipogloso es pequeño. En el MLP 96-XI-10-1 se observa que el seno petrosal inferior comunica con el canal condiloideo. El foramen yugular es ancho en los ejemplares MHNG GEPI V3291 y MPS 2.

La rama horizontal de la mandíbula es robusta y alta, presentando un lóbulo subangular moderadamente desarrollado. Por debajo de los m2-3 el borde ventral se hace más curvo, coincidiendo con la zona más alta de la rama horizontal. El borde lateral es más o menos recto, aunque en algunos ejemplares (MLP 96-XI-10-1) es cóncavo en la posición de los p3-p4 y m1. El número, disposición y forma de



los forámenes mentonianos varían en cada ejemplar estudiado, inclusive entre ambas hemimandíbulas en algunos ejemplares (*i.e.*, MLP 96-IX-1-1). Estos forámenes se ubican a media altura sobre la cara lateral de la rama horizontal. Casi todas las hemimandíbulas estudiadas presentan en común un foramen de tamaño moderado al nivel de la raíz anterior del p3, aunque en el MLP 10-51 este es pequeño. Otro foramen que se ubica entre los p3–4, puede observarse en varios ejemplares (*i.e.*, MLP 10-51; MLP 96-IX-1-1, hemimandíbula derecha). En los MLP 96-IX-1-1 y MMP 2700 hay dos forámenes grandes debajo de los p1–2, mientras que en los MLP 96-XI-10-1, MHNG GEPI V3291 y MPS 2 (hemimandíbula derecha) hay un único foramen grande. Además, los ejemplares MLP 10-51, MHNG GEPI V3291 (hemimandíbula derecha) y MLP 96-IX-1-1 (hemimandíbula izquierda) poseen un pequeño foramen debajo de la porción posterior del p2. En la cara anterior de la rama horizontal del MLP 96-IX-1-1 hay dos forámenes, uno debajo del i2 y otro más pequeño debajo del c1. En el MPS 2 solo hay uno entre los i1–i2. La sínfisis es robusta, está bien separada del cuerpo mandibular y se extiende posteriormente hasta el borde anterior o a la mitad del p2. En los ejemplares MLP 10-51 y MPS 2 hay una depresión rugosa que se extiende por el borde ventral, inmediatamente por debajo del límite posterior de la sínfisis, hasta la altura del diastema p2–p3, que podría corresponder al origen del músculo geniogloso. El cóndilo articular se haya elevado con respecto al borde alveolar del m1, es robusto y ancho. El proceso coronoides exhibe un perfil cuadrangular, siendo su borde dorsal casi plano y los bordes caudal y craneal levemente curvados caudalmente. Este proceso es relativamente bajo y anteroposteriormente expandido en su base. La cresta coronoides está muy desarrollada, por lo que la cara rostral de este proceso es muy ancha, especialmente en la base. En esta cara presenta una depresión longitudinal, que se profundiza ventralmente, donde se insertaba una porción del músculo temporal. Medialmente a esta depresión, inmediatamente por detrás del alvéolo del m3, hay una superficie rugosa muy marcada (faceta retromolar). La fosa masetérica es muy profunda pero la cresta condiloidea está poco marcada. En esta fosa se delimitan dos áreas deprimidas, una ventral y otra rostradorsal menos profunda. Debajo de la cresta condiloidea, limitada ventralmente por la cresta diagonal, se

haya un área subtriangular levemente cóncava donde se insertaba una faceta del músculo masetero. Ambas crestas convergen rostralmente delimitando esta superficie, especialmente en el ejemplar MLP 96-XI-10-1 donde están muy desarrolladas en su sector anterior. La parte más dorsal de la cara lateral del proceso coronoides, donde se insertaba el músculo temporal, es comparativamente plana. La superficie medial de este proceso es levemente cóncava y forma una gran área de inserción para el temporal. En los ejemplares MLP 10-51, MLP 96-IX-1-1, MLP 96-XI-10-1 y MPS 2 se desarrolla una superficie rugosa sobre el borde posterolateral del proceso angular, donde se insertaba el músculo masetero superficial. La escotadura sigmoidea dorsal no es muy profunda. El proceso angular está expandido dorsoventralmente y se extiende caudalmente más allá del nivel del cóndilo articular. En la cara medial del proceso la faceta superointerna (para la inserción de la rama superior del músculo pterigoideo medial) está expandida dorsocaudalmente y posee una superficie cuadrangular. Ventrolateralmente a esta faceta, separada por la arista interna, se encuentra la faceta inferointerna (donde se insertaba la rama inferior del músculo pterigoideo medial) que también está expandida, pero es subtriangular y más pequeña. Las crestas que limitan a esta faceta (arista interna y cresta punteada) se curvan y convergen posterodorsalmente en el ápice del proceso angular. En los ejemplares MLP 96-IX-1-1 (hemimandíbula derecha) y MHNG GEPI V3291 estas crestas convergen caudalmente un centímetro antes del ápice, formando una cresta única. La faceta inferointerna es angosta en el ejemplar MLP 96-XI-10-1. La faceta superointerna es proporcionalmente ancha en el MPS 2. La cresta punteada es el límite dorsal de una superficie angosta para la inserción de la parte reflexa del músculo masetero superficial. La arista interna y la cresta punteada concluyen rostralmente en un área angosta y rugosa, casi perpendicular a esta cresta, que constituye el límite anterior de las facetas superointerna e inferointerna. El borde ventral del proceso angular forma una arista longitudinal. En la hemimandíbula del ejemplar MLP 10-51 se puede observar que el alvéolo del p1 es poco profundo.

Sólo el ejemplar MLP 96-IX-1-1 conserva elementos del aparato hioideo, estando presentes el basihioideo, el tirohioideo derecho, fragmentos del tirohioideo izquierdo, el

epihioideo derecho y un fragmento del estilohioideo izquierdo. El basihioideo es robusto y en vista dorsal tiene forma de "U", dado que los procesos articulares para los huesos queratohioideo/tirohioideo divergen cranealmente. La faceta articular para el tirohioideo se ubica en la cara caudal del proceso. La carilla articular del queratohioideo es una superficie triangular de la cara dorsal del proceso. Es mayor que la que la correspondiente para el tirohioideo. El cuerpo de este hueso es una barra transversal, rostralmente cóncava, con una cresta rostral. En esta cara posee dos depresiones cóncavas por delante de los procesos articulares. Una superficie rugosa se presenta sobre la cara caudal en cada extremo caudoventral. Su ancho máximo mide 27,5 mm. El tirohioideo derecho es un hueso alargado, lateralmente comprimido, con la cara interna cóncava y algo recurvado medialmente. Gana altura hacia sus extremos, en particular caudalmente, donde termina en una superficie articular verticalmente elongada. El otro extremo es más ancho y lleva una faceta articular en su extremo ventrorostral. Su largo máximo es de 31,6 mm. El epihioideo derecho es un elemento similar al anterior pero sus caras laterales son convexas. Los dos extremos son elípticos y perpendiculares entre sí. El distal está transversalmente expandido y posee una faceta articular inclinada que mira rostralmente. Lateralmente a esta faceta se encuentra un tubérculo bien desarrollado. Su largo máximo es de 27,85 mm. Los otros dos fragmentos parecen corresponder al extremo dorsal del tirohioideo izquierdo y al extremo distal del estilohioideo izquierdo. Comparado con *Ca. lupus* (MLP Ma 30), la barra transversal del basihioideo está más comprimida anteroposteriormente y la cresta ventral no está desplazada rostralmente. En la especie actual el cuerpo del basihioideo es mucho más plano y recto. Es más corto, alto en su extremo distal y el proceso proximal es más ancho, ubicándose este último casi a 90° del plano sagital del hueso. Con relación a su largo máximo, el espesor es proporcionalmente menor. El epihioideo de *Ch. brachyurus* es más grácil y largo (tipo lámina), ya que está más comprimido lateralmente y el extremo proximal no se encuentra tan expandido, carece del tubérculo externo y no es perpendicular al plano sagital del hueso. El basihioideo de *Lycalopex gymnocercus* es muy similar al de *T. platensis*, pero los procesos anterodorsales son más cortos y el borde ventral es cóncavo. En corte sagital, la

barra transversal del basihioideo es triangular, como en *T. platensis*. El tirohioideo es más laminar, robusto, corto y espeso. El epihioideo es muy parecido al de *Ch. brachyurus*, pero no es tan curvo.

El ejemplar MLP 10-51 posee gran parte de la caja craneana rota, lo que permite apreciar el relleno sedimentario consolidado que preserva el molde de parte de la morfología del cerebro y del cerebelo. Queda expuesta gran parte de la cara dorsal y lateral derecha, además de una pequeña porción de la región posterior de la lateral izquierda. El cerebro es proporcionalmente ancho a la altura del giro poscruciforme y compuesto rostral y relativamente corto. El largo desde el extremo posterior del cerebro hasta el límite anterior del giro suprasilviano rostral es de 67,15 mm, mientras que el ancho (medido entre la línea media y el borde más externo multiplicado por 2) es de 60,5 mm (30,25 mm x 2). Los giros son globosos y están bien demarcados ya que los surcos son generalmente profundos. Sobre los giros se ven las impresiones de numerosas arterias cerebrales. En vista dorsal se puede apreciar la existencia de una cresta longitudinal, que corre sobre la fisura longitudinal, correspondiente a la impresión del seno longitudinal dorsal. Esta cresta está flanqueada por dos surcos. En esta vista se observan los giros lateral, ectolateral, suprasilviano, así como los surcos que los separan: lateral y ectolateral. El giro y el surco endolateral no se preservan. Rostralmente, entre el surco coronal y el cruciforme, está el giro sigmoideo caudal. El surco cruciforme es una depresión transversal al plano sagital que se encuentra cerca de la sutura parietal-frontal. El surco coronal es convexo y se dirige primero rostralmente para volcarse rostromedialmente en su tercio más anterior, por lo que el margen lateral del giro sigmoideo caudal es redondeado. En vista dorsal este giro presenta una morfología similar a los patrones "corazón" o "paréntesis" descritos por Lyras y Van der Geer (2003, p. 508–509). La cara lateral del molde encefálico está parcialmente dañada, especialmente la región de la fisura silviana y los giros silviano y ectosilviano. El giro compuesto rostral, suprasilviano rostral, sigmoideo rostral y caudal están bien expandidos lateralmente. El margen anterior del giro compuesto rostral, limitado por el surco presilviano, es plano y está bien separado del giro orbital. En la cara lateral pueden apreciarse los giros silviano, ectosilviano, suprasilviano,

ectomarginal y los surcos que los delimitan, así como al lóbulo piriforme y la porción caudal del pedúnculo olfativo. El giro suprasilviano caudal es ancho. La mitad anterior del giro compuesto caudal está comprimida medialmente, mientras que la mitad caudal y la porción ventral de los giros ectosilviano y suprasilviano caudal se hayan lateralmente expandidos con respecto al lóbulo piriforme. Por detrás del cerebro se conserva parte del molde interno del surco o canal para el seno venoso transversal. En el lado izquierdo se puede seguir el recorrido de este canal hasta el foramen postglenoideo. La región del cerebelo está muy dañada observándose parte del vermis y de los hemisferios cerebelares, pero muy poco puede decirse de su morfología superficial. En el vermis está presente la fisura prima y parte de los lóbulos IV y V. De los hemisferios sólo quedan restos de los lóbulos ansiforme y paramediano y del paraflóculo. En la cara medial del fragmento craneano del ejemplar MMP 2700 se encuentran impresos los surcos y giros del cerebro. Un molde de silicona permitió estudiar la morfología de una gran parte de la cara lateral del cerebro. El giro compuesto caudal es plano en su porción anterior, pero posteriormente el sector ventral de los giros suprasilviano caudal y ectosilviano caudal están muy expandidos lateralmente. También pueden identificarse los surcos silviano, ectosilviano, suprasilviano, ectolateral, lateral, coronal y, entre estos, los giros silviano, ectosilviano (medio y rostral), suprasilviano (medio y rostral), ectomarginal y parte del giro sigmoideo caudal. En la porción caudal del cerebro corre verticalmente un tubo irregular de escaso diámetro, con pequeñas bifurcaciones, que atraviesa el surco ectolateral, suprasilviano (en su ángulo más caudal) y el lateral. Este pequeño tubo podría corresponder a la arteria meníngea media. Otras diminutas impresiones pertenecientes a arterias cerebrales se encuentran en casi toda la superficie cerebral. Entre el borde caudal del cerebro y una pequeña porción del cerebelo (hemisferio cerebelar, lóbulo ansiforme?), se encuentra el molde interno del surco transversal para el seno transversal.

**Dentición.** Los ejemplares MG 634/14 y MLP 96-XI-10-1 presentan un muy avanzado desgaste dentario, alcanzando el grado 3, mientras que en el MLP 96-IX-1-1 sólo afecta al ápice de las cúspides principales (grado 1). Los ejemplares MLP 10-51 y MPS 2 presentan un desgaste intermedio

(grado 2). Algunas piezas dentarias del MHNG GEPI V3291 (porción distolingual del P3 derecho, cara lateral del C1 izquierdo), MLP 96-XI-10-1 (talónido del m1) y MPS 2 (c1 derecho) fueron rotas en vida, ya que los bordes de esmalte de los fragmentos sufrieron un desgaste posterior. El alvéolo del I1 derecho del MPS 2 se perdió en vida y está reabsorbido. El desgaste dentario ocurre primero en los incisivos, caninos, carníceros y trigónido del m2.

La serie superior incisiva se dispone formando un arco poco marcado. La descripción de estos dientes se basa principalmente en los MLP 96-IX-1-1, MPS 2 y MMP 2700 por ser los únicos ejemplares en los que puede observarse su morfología. El I1 es subtriangular en vista oclusal y su C1° se halla comprimida labiolingualmente. Presenta dos cúspides accesorias cónicas bien desarrolladas, una mesial y otra distal, más bajas que la C1°. La CAD se ubica más hacia la base del diente, casi a la mitad de la corona. El cóngulo lingual es bajo, poco marcado y le otorga a la mitad interna del diente una forma triangular. La porción mesial de este cóngulo se encuentra elevada con respecto a la porción distal. El I2 posee un patrón morfológico similar al del I1 pero es un tercio mayor que este diente. La C1° es más cónica y proporcionalmente mayor, mientras que la CAD nace más dorsalmente con respecto a la CAM que en el I1. El cóngulo lingual está menos desarrollado. El I3 es considerablemente mayor que los I1-I2 (1/2 mayor que el I2), caniniforme y unicuspidado. La C1° es robusta, cónica y recurvada posteriormente. Dicha cúspide lleva dos crestas verticales que corren desde el ápice hasta casi el cuello del diente y se ubican mesiolabialmente y distolingualmente. La cara labial es plana mientras que la lingual es suavemente convexa, lo que hace que en vista oclusal presente una sección transversal subelíptica pero asimétrica. Carece de cóngulo lingual. En el MPS 2 este incisivo está algo más recurvado. El C1 presenta una corona robusta que está curvada posteriormente. Muestra una sección transversal subelíptica ya que la corona está transversalmente comprimida. Una cresta vertical roma corre anterolingualmente, desde el ápice hasta el cuello y termina en un pequeño bulto de esmalte. Otra cresta similar se encuentra en la cara posterior del diente, dividiéndola en dos partes casi iguales. Los premolares superiores se implantan dejando pequeños diastemas (aproximadamente 4,5 mm) entre sí, aunque en el ejemplar MLP 10-51

son más cortos. En los ejemplares MMP 2700, MLP 96-XI-10-1 y MLP 10-51, el P3 y el P4 están separados por un pequeño espacio, pero en los MLP 96-IX-1-1 y MG 634/14 están casi en contacto. El P1 se encuentra bien desarrollado, presentando una C1° alta, robusta y curvada distolingualmente (especialmente en el MLP 96-IX-1-1, en el cual en vista lateral tiene forma de "gancho"). Solo posee una raíz y una cúspide (C1°). El cíngulo distal está bien expandido lingualmente, confiriéndole al diente una forma subtriangular en vista oclusal. Este cíngulo se presenta poco desarrollado en el MHNG GEPI V3291, por lo que su sección transversal es más redondeada. En el MLP 96-IX-1-1 pueden observarse dos crestas verticales, una ubicada mesiolingualmente y otra más cortante que se encuentra distalmente. Estas crestas se extienden desde el ápice hasta el cuello del diente. El P2 alcanza un largo dos veces mayor que el del P1, es birradicado, unicuspidado y, proporcionalmente, largo y angosto. Su sección transversal es subrectangular y algo arriñonada, ya que el borde lingual es levemente cóncavo y un poco convexo el labial. En los ejemplares MLP 10-51, MHNG GEPI V3291, MPS 2, MMP 2700 y MLP 96-XI-10-1 está implantado casi paralelamente al plano sagital, aunque el borde anterior se inclina un poco lingualmente, mientras que lo hace algo labialmente en el MLP 96-IX-1-1. La cúspide principal es aguda y está distalmente inclinada y, al igual que el P1, lleva una cresta vertical mesiolingual y otra distal. La mitad distal del diente es un poco más ancha que la mesial. La cara labial del diente es convexa, mientras que la lingual es suavemente cóncava. El cíngulo lingual se comprime al nivel de la C1° y el CD se eleva en su extremo más posterior, formando en el MLP 96-IX-1-1 una diminuta CCD. El P3 presenta el mismo patrón morfológico que el P2, pero es un poco mayor y es, proporcionalmente, más ancho en su mitad posterior. El CD también está, proporcionalmente, más desarrollado. En el MLP 96-IX-1-1 y MPS 2 el CD se encuentra más elevado que en el P2. Este premolar está implantado más oblicuamente que los P2 y casi se alinea con el P4. En el MLP 96-IX-1-1 presenta una pequeña CCD. El P4 alcanza un gran desarrollo mesiodistal con relación a los M1-2. Es largo y angosto, con el protocono muy pequeño y desplazado por detrás del borde anterior del diente. Hay cierta variabilidad en el desarrollo de esta estructura. Por ejemplo, en los ejemplares MPS 2, MMP 2700 y MLP 96-XI-

10-1 está reducido a un lóbulo bajo de esmalte mientras que en los MLP 96-IX-1-1 y MLP 10-51 forma una pequeña cúspide que se eleva del lóbulo de esmalte que lleva la raíz mesiolingual. El protocono está separado del borde anterior del paracono por una incisión poco marcada. Una cresta transversal cortante une al protocono con el paracono en el MLP 96-IX-1-1, pero está muy poco marcada en el MLP 10-51. El desgaste dentario impide confirmar la presencia de esta cresta en los otros ejemplares. La paracrista se presenta como una fuerte cresta que corre casi desde el ápice del paracono hasta el borde mesial del diente, aunque cabe señalar que en la mayoría de los ejemplares está arrasada por el desgaste. Lingualmente al metastilo, inmediatamente por encima del cuello del diente, corre un suave cíngulo lingual. El borde labial del M1 forma un ángulo de 30° a 45° con el plano sagital del cráneo, estando el borde mesial labialmente inclinado. El metacono y el paracono son relativamente altos y cónicos. La cara lingual de estas cúspides es muy convexa y, hacia la base, presentan una cresta vertical que conecta al paracono con la preprotocrista y al metacono con el metacónulo. Estas dos crestas están bien desarrolladas en el MLP 96-IX-1-1, pero en el MLP 10-51 solo puede observarse la del paracono. En el resto de los ejemplares no se puede constatar la presencia de una cresta en la cara lingual del metacono, debido al desgaste que presenta esta parte del diente. El paracono alcanza el doble del tamaño del metacono y es mucho más alto. Una fuerte paracrista corre mesiodistalmente desde el ápice del diente hasta el "parastilo" (cíngulo mesiolabial), mientras que en la cara distal una cresta contacta con otra estructura similar del metacono. A su vez, el metacono lleva otra cresta mesiodistal que conecta al ápice del diente con el "metastilo" (cíngulo distolabial). La porción lingual del M1 del MLP 96-IX-1-1 es proporcionalmente angosta y baja con relación a la porción labial (paracono-metacono). El protocono es menor que el metacono. Su cara labial es muy convexa y la lingual recta, por lo que adquiere una forma "piramidal". La preprotocrista se dirige mesiolabialmente y contacta con el cíngulo anterior. La postprotocrista termina en el metastilo luego de atravesar al paracónulo. La cuenca es profunda y abrupta en los MLP 96-XI-10-1, MPS 2 y MLP 96-IX-1-1, pero está muy poco marcada en el MLP 10-51. El metacónulo es pequeño, formado por una inflexión elevada de la postproto-

crista. El hipocono tiene forma de medialuna y es un cingulo distolingual que corre y se eleva, paulatinamente, desde la mitad del protocono hasta el metacónulo, aunque suele extenderse como un suave cingulo hasta el metacono. En el MLP 96-IX-1-1 es relativamente bajo, ubicándose bien por debajo de la altura del metacónulo, pero en algunos ejemplares (MLP 10-51 y MMP 2700) alcanza al nivel de esta cúspide. Esta estructura presenta en el M1 derecho del MLP 96-IX-1-1 un pequeño surco transversal al nivel del protocono, mientras que en el izquierdo se encuentra enfrente del metacónulo. El borde posterior del diente es levemente cóncavo y el cingulo mesial se encuentra muy reducido. El cingulo labial está reducido a un pequeño reborde de esmalte en los extremos anterior y posterior del metacono y paracono, respectivamente. El contorno del M2 en vista oclusal toma una forma subcuadrangular y posee 3 raíces. En el MLP 96-IX-1-1 el M2 es más elíptico porque el paracono está desplazado labialmente. La mitad lingual del M2 está expandida mesiodistalmente con respecto a la labial. El patrón morfológico del M2 es similar al del M1, pero las cúspides del trígono son proporcionalmente más pequeñas y bajas. El metacono está muy reducido (es menor que el protocono) y, lingualmente, desplazado con respecto al paracono. El hipocono llega hasta el nivel del borde mesial del protocono. En el MLP 96-IX-1-1 se halla más desarrollado y su superficie está suavemente crenulada. El metacónulo se encuentra reducido a una inflexión lingual de la postprotocrista. Este diente posee dos raíces labiales y una lingual, que están fusionadas en la base.

Los incisivos inferiores son más espatulados, pequeños y comprimidos transversalmente que los superiores. La relación alto/ancho de la corona es mayor que en estos últimos. Solo poseen una CAD. El tamaño aumenta progresivamente desde el i1 al i3. El MLP 96-IX-1-1 es el único ejemplar que conserva la morfología casi intacta de estos dientes, por lo que la descripción de estas piezas está basada en dicho ejemplar. La sección transversal del i1 es subcuadrangular y el cingulo lingual se encuentra muy reducido. La CAD alcanza en su base la mitad de la C1°. El i2 es, morfológicamente, similar al anterior, aunque un cuarto mayor; la CAD se implanta más lateralmente y se ubica más basalmente con respecto a la C1°. El cingulo lingual alcanza un mayor desarrollo, encontrándose expandido lingualmente,

lo que le otorga al diente un contorno triangular. La corona del i3 posee una morfología muy similar a la del i2, pero la CAD es proporcionalmente grande y se implanta hacia la mitad de la corona. La corona del c1 es robusta y grande, estando más curvada posteriormente que la del C1. Una fuerte crístida vertical corre en su ángulo anterolingual y termina, en la base, en un pequeño bulto de esmalte. Otra crístida vertical corre a lo largo de su cara posterior dividiéndola en dos. Presenta una sección transversal más circular que el C1. Los premolares y molares inferiores se disponen formando, en vista oclusal, una suave curva lingualmente cóncava. Los premolares en general constituyen una serie abierta y presentan pequeños diastemas entre sí. En el MLP 96-IX-1-1 el diastema más amplio se encuentra entre los p3-p4, mientras que en los MLP 96-XI-10-1 y MMP 2700 lo hace entre el c1 y el p1. La serie premolar del MLP 10-51 es más cerrada y los diastemas son muy pequeños. La corona de los p2-p3 alcanza una altura proporcional mayor que la de los P2-p3 y aumentan distalmente de tamaño. El p1 es similar en tamaño y morfología al P1, pero se diferencia en que su C1° se curva menos en sentido distolingual. Posee dos crístidas verticales ubicadas en el ángulo mesiolingual y en la cara distal del diente. Esta última termina en una punta sobre el CD, que es el punto más distal del p1. Este cingulo se encuentra bien expandido. En vista oclusal, el contorno de la corona toma una forma elipsoidal. En el MLP 10-51 se observa un alvéolo para el p1, que, aunque posee un ancho y largo normal (6,3 y 4,8 mm, respectivamente), es poco profundo. El p2 posee dos raíces y una cúspide (C1°), se encuentra expandido mesiodistalmente y presenta, en vista oclusal, un contorno subelíptico. Su mitad labial es convexa, mientras que la lingual es levemente cóncava. La C1° se inclina distalmente y está algo curvada lingualmente. Esta cúspide es alta, aguda y posee dos crístidas que corren desde su ápice hasta el borde distal y mesial del diente. La crístida posterior está algo desplazada labialmente, mientras que la anterior lo está lingualmente. El CD se expande distalmente, por lo que la mitad posterior es alargada. El ancho mayor del diente también se presenta en esta porción. En los individuos MLP 10-51, MLP 96-XI-10-1 y MLP 96-IX-1-1 (p2 izquierdo), este premolar está implantado paralelamente al eje longitudinal de la hemimandíbula, pero se implanta oblicuamente en el



MMP 2700 y el MLP 96-IX-1-1 (p2 derecho). En el MMP 2700 el borde anterior del diente se inclina lingualmente, mientras que en el MLP 96-IX-1-1 (p2 derecho) lo hace labialmente. En este último espécimen, aparentemente el diente fue desplazado en vida, ya que el alvéolo anterior está transversalmente ensanchado y reabsorbido. El p3 (y también el p4) presenta una morfología similar a la del p2, pero es proporcionalmente más largo y angosto. El CM se destaca más de la C1° y la crístida anterior está más marcada. En el p3 del MMP 2700 puede observarse una pequeña CAD. Este premolar en general se implanta oblicuamente, con el borde anterior levemente inclinado hacia el borde lingual y siendo casi paralelo al p4 (MLP 96-IX-1-1; MLP 10-51; MLP 96-XI-10-1: p3 derecho; MMP 2700; MHNG GEPI V3291). El p3 izquierdo del MLP 96-XI-10-1 está muy inclinado lingualmente, estando el alvéolo anterior, al igual que el p2 derecho del MLP 96-IX-1-1, ensanchado y parcialmente reabsorbido, por lo que pudo haber sido desplazado en vida. Por último, en el p4 los CM y CD están más desarrollados que los del p3, siendo el primero más expandido mesialmente y el segundo, distolingualmente. Este premolar presenta una CAD muy grande, cónica y desplazada hacia el margen labial. Por detrás, ubicada un poco más lingualmente, hay una diminuta CAD2°, que normalmente está separada del CD por un surco poco marcado. Estas dos estructuras son casi continuas en los MLP 96-XI-10-1 y MHNG GEPI V3291. El CD se encuentra bien expandido lingualmente y llega a formar, en algunos ejemplares (MLP 96-XI-10-1; MMP 2700; MLP 10-51), un pequeño lóbulo al nivel de la CAD. El borde distal de este diente solapa labialmente al extremo mesial del paracónido del m1. El p4 de los MMP 2700 y MPS 2 es más grande con relación al resto de los premolares que en los otros ejemplares estudiados de esta especie. En el MPS 2 la CCD es muy grande, está ampliamente separada de la CAD, faltando la CAD2°. El diente carnicero inferior es proporcionalmente grande en comparación con los m2–m3; su talónido es corto y más angosto que el trigónido y el metacónido normalmente falta. En la cara distal del protocónido, sobre el borde lingual, la protocristida corre desde la punta de esta cúspide hasta el talónido. La protocristida termina en otros cánidos en el borde mesial de la base del metacónido. Este último sólo está presente en el MHNG GEPI V3291 y es una cúspide

pequeña y relativamente baja. En el MLP 96-XI-10-1 dicha cúspide está reducida a un pequeño bulto de esmalte. El borde labial del talónido es curvo en vista dorsal; se encuentra desplazado lingualmente con respecto al borde labial del trigónido y está separado de éste por un fuerte surco labial. El valle del talónido es poco profundo y abre lingualmente. El hipocónido se posiciona más lingualmente que en otros cánidos (e.g., *Lycalopex gymnocercus*). Esta cúspide es grande y presenta una crístida transversal que se dirige al entocónido y otra que se ubica en su cara distal. En vista oclusal tiene forma piramidal. Una fuerte crístida (cristida oblicua) une al hipocónido con la protocristida, en la mitad del recorrido de esta última. Ambas crístidas convergen a la mitad de la altura del protocónido. El entocónido está poco desarrollado, es tres cuartos menor que el hipocónido. Una crístida transversal une a esta cúspide con la crístida transversal del hipocónido, cerrando distalmente al valle del talónido. Posee, además, una menos marcada que corre verticalmente sobre su cara distal hasta el CD (observadas en el MLP 10-51 y MLP 96-IX-1-1). El CD está reducido y volcado lingualmente, formando una pequeña plataforma cingular. En vista oclusal el m2 presenta un contorno subelíptico, con un talónido transversalmente algo más comprimido que el trigónido y el cingulo mesiolabial muy reducido. Este cingulo presenta un desarrollo moderado en el MLP 96-IX-1-1. El protocónido constituye la principal cúspide del diente y lleva, en su cara mesial, una fuerte paracristida crenulada, que se curva lingualmente en el extremo anterior del diente. En los MLP 96-IX-1-1 y MLP 10-51 la crístida oblicua está bien desarrollada. El metacónido es bajo y pequeño y coalescente con el borde distolingual del protocónido. En el MLP 96-IX-1-1 ésta cúspide es muy pequeña y, aparentemente, estaría ausente en el MPS 2. El hipocónido posee forma de cresta y en el MLP 10-51 está muy poco desarrollado. Por detrás de dicha cúspide, en el m2 derecho del MLP 96-IX-1-1, hay un pequeño hipocónulido. El entocónido se encuentra reducido a un bajo cingulo distolingual, excepto en el m2 derecho del MLP 96-IX-1-1 en el que se conserva como una diminuta cúspide. El m3 falta naturalmente en los MLP 96-IX-1-1 y MPS 2 (no se observa ningún vestigio del alvéolo), pero es relativamente grande en el resto de los ejemplares. No se observan los alvéolos del m3 en el ejemplar MHNG GEPI V3291, sin embargo, pudieron reabsor-

berse como ocurrió con aquellos correspondientes a algunos premolares. En el MLP 10-51 la corona de este molar es de sección circular, estando rodeada por un bajo cíngulo. Presenta una pequeña cúspide central correspondiente al protocónido. En cambio, el m3 del MLP 96-XI-10-1 posee un pequeño protocónido y, distolingualmente, un diminuto metacónido, encontrándose el cíngulo limitado a los extremos anterior y posterior del diente.

**Postcráneo.** Las alas del atlas son largas y angostas, sobre todo en su extremo caudal donde están muy comprimidas transversalmente. Los bordes laterales y caudales son rectos y, los primeros, convergen cranealmente formando un ángulo cercano a los 45° con respecto al plano sagital. El extremo caudal de las alas está muy expandido caudalmente y considerablemente separado del resto de la vértebra. El canal vertebroarterial es pequeño, elíptico y su orificio caudal abre a la altura de la escotadura vertebral caudal. La escotadura alar es, aparentemente, poco marcada, pero los bordes anterolaterales de las alas están rotos, por lo que no puede apreciarse con exactitud la profundidad de la misma. El tubérculo ventral es robusto, grande y expandido, mientras que el dorsal es romo, alto y bifido. La abertura caudal del foramen laterovertebral mira laterocaudalmente y presenta una sección elíptica algo mayor que la abertura caudal del canal vertebroarterial. Un pequeño canal comunica al extremo anterior del canal vertebroarterial con el canal vertebral. El arco neural de la tercera vértebra cervical es largo, rectangular en vista dorsal y posee una baja, pero larga, espina neural. Presenta dos depresiones dorsales profundas casi sobre la mitad del cuerpo vertebral y dos fuertes procesos caudales. Dentro de las depresiones dorsales y alrededor de ellas, hay pequeños forámenes. El extremo caudal de las pleuroapófisis se encuentra muy desarrollado y se expande laterocaudalmente, formando un ángulo cercano a los 45° con respecto al plano sagital. La porción rostral de esta apófisis corre parasagitalmente aunque es más pequeña y apenas sobrepasa el borde anterior de la carilla articular craneal del cuerpo vertebral. El canal vertebroarterial termina casi en la mitad del cuerpo vertebral. Dorsalmente a la abertura caudal del canal vertebroarterial derecho se observa un diminuto foramen. Las facetas articulares craneal y caudal del cuerpo están anteriormente inclinadas. La craneal es pentagonal y convexa,

mientras que la caudal es subtriangular y levemente cóncava. El cuerpo presenta una fuerte apófisis ventral (hipoapófisis) con forma de quilla que crece caudalmente. La cuarta vértebra cervical posee una morfología muy parecida a la anterior, pero difiere en el desarrollo de la espina dorsal, de los tubérculos musculares caudales y de la quilla ventral (hipoapófisis). En vista dorsal, el arco neural es proporcionalmente más corto y sus bordes laterales son más cóncavos. Los tubérculos musculares caudales y la hipoapófisis están menos desarrollados. La espina neural se encuentra rota, pero puede verse que es más alta, fuerte y que no tiene forma de cresta. La cara anterior es vertical y la posterior se inclina caudalmente. Las pleuroapófisis poseen la misma disposición general, aunque la mitad distal es más corta (no sobrepasa al límite caudal del cuerpo), pero mucho más alta y robusta que en la tercera cervical. La mitad anterior está mucho más expandida cranealmente, terminando casi 5 mm por delante del extremo anterior del cuerpo vertebral que en la tercera cervical y es algo más robusta. El MLP 96-XI-10-1 conserva la segunda vértebra torácica. Su espina neural es alta, recta y anteroposteriormente expandida. Está algo inclinada caudalmente, con un borde craneal laminar que termina ventralmente sobre el límite anterior del arco neural. Sobre el borde caudal de esta espina hay una fuerte cresta longitudinal que no llega a su base. Las precigapófisis se orientan dorsomedialmente, mientras que las postcigapófisis lo hacen ventralmente. La diapófisis es grande, elongada y muy cóncava, mientras que las parapófisis son circulares, amplias y miran caudalmente. El cuerpo es corto y ancho, mientras que las espinas neurales están rotas y el cuerpo es más ancho que alto. Las apófisis transversales son muy cortas, mientras que las anapófisis y metapófisis se hallan muy desarrolladas. La doceava vértebra torácica presenta una parapófisis bien demarcada, que tiene un contorno circular. La mayoría de las apófisis transversas y las espinas neurales de las vértebras lumbares están rotas en el MLP 96-IX-1-1, pero casi todas las neurales están presentes en el MPS 2. Estas espinas son bajas, rectas y están expandidas anteroposteriormente. En la quinta y sexta vértebra lumbar la espina neural se inclina cranealmente y se vuelven más agudas, especialmente en la sexta. El largo del cuerpo vertebral aumenta progresivamente hasta la cuarta lumbar y luego disminuye abruptamente en la última lum-

bar. Contrariamente, el ancho del cuerpo vertebral se mantiene constante, con excepción de la séptima lumbar en la cual es proporcionalmente mayor, superando su largo. La faceta articular craneal del cuerpo tiene forma de corazón en las primeras vértebras lumbares, pero a partir de la quinta vértebra el borde ventral comienza a hacerse menos convexo, siendo subrectangular en la séptima lumbar. La faceta caudal es más elíptica, ancha y cóncava que la craneal. La cara ventral del cuerpo es heterocélico (anteroposteriormente cóncavo y transversalmente convexo). En la cara ventral de las vértebras lumbares segunda a quinta hay una fuerte, pero baja, cresta media, paralela al plano sagital. Sobre esta cara hay varios diminutos forámenes, pero en la segunda y quinta lumbar existen dos grandes, uno a cada lado de la línea media del cuerpo vertebral. Por debajo del ángulo ventrolateral de las facetas articulares caudales del cuerpo vertebral de la primera y segunda lumbar, se observan dos pequeños tubérculos. Estos son menos conspicuos y se ubican más dorsalmente en las vértebras más caudales hasta faltar en las lumbares posteriores. Las metapófisis están más desarrolladas en las lumbares anteriores (primera y segunda) que en las posteriores (quinta a séptima), en las que disminuyen de tamaño caudalmente. Las metapófisis de las lumbares tercera y cuarta se encuentran rotas. Las anapófisis sufren un proceso similar, disminuyendo de tamaño caudalmente hasta desaparecer en la quinta lumbar. La espina neural sólo está completa en la primera vértebra lumbar, en la que es alta, larga y termina ensanchándose lateralmente. Su borde craneal es recto y vertical, mientras que el caudal es cóncavo. Los procesos transversales aumentan su longitud desde la primera a tercera lumbar. En estas tres vértebras son robustos y laminares, se dirigen lateroanteroventralmente y terminan ensanchándose. En la primera lumbar se dirigen más lateralmente que en la segunda y tercera. En las vértebras lumbares cuarta y quinta sólo se conservan las bases de estos procesos, que se expanden en la misma dirección que en la tercera y segunda lumbar, pero aparentemente estaban más desarrollados. En la sexta lumbar este proceso es más largo y delgado que en las anteriores (primera a tercera). En la séptima lumbar sólo está presente la mitad proximal del proceso transversal izquierdo, el cual también es largo, pero más delgado y redondeado en corte trasversal que en la vértebra anterior.

En relación con el resto de las lumbares, las postcigoapófisis de la sexta están comprimidas lateralmente, mientras que en la séptima se encuentran muy separadas entre sí. El sacro está formado por tres vértebras. Los procesos transversos de la segunda y tercera vértebra sacra, así como la espina neural de la primera, se encuentran rotos. Las alas están expandidas y presentan, en vista lateral, un perfil sigmoideo con la porción dorsal curvado caudalmente y con una profunda escotadura anterior. La segunda vértebra sólo contribuye a formar el extremo caudal de las alas, que es un cuarto de su tamaño. La cara ventral del sacro es bien cóncava. El borde anterior del arco neural de la primera vértebra presenta una profunda escotadura con forma de "V", que permite observar a los dos forámenes dorsales del cuerpo. La fusión de las pre- y postcigoapófisis forma unos pequeños tubérculos aislados que no llegan a conformar una cresta intermedia. La espina neural de la segunda vértebra es alta, laminar y se fusiona con la de la primera y tercera, formando una cresta mediana. La espina neural de la segunda vértebra sacra sólo llega a la mitad de la altura de la de la vértebra segunda. En el MPS 2 la tercera sacra, aparentemente, no estaba fusionada con la segunda. En las primeras cuatro vértebras caudales el cuerpo es ancho y bajo, sobre todo en las primera y segunda. El tamaño, el diámetro del canal vertebral y de los procesos transversales disminuyen caudalmente. En vista dorsal los procesos transversales forman una "V", con el vértice cranealmente dirigido. Las pre- y postcigoapófisis se encuentran bien desarrolladas y articulan ampliamente entre sí. Los procesos hemales faltan en estas vértebras. La primera vértebra caudal conserva una pequeña anapófisis derecha. La quinta? caudal carece de su borde anterior y el arco neural está roto caudalmente. Posee un angosto foramen vertebral. El cuerpo es cilíndrico, más largo y angosto que en las vértebras anteriores y sus procesos transversales se ubican caudalmente y son más pequeños que en sus precedentes. En la sexta? el cuerpo es todavía más cilíndrico y largo, pero el canal vertebral y los procesos transversales están más reducidos. Sobre la base de la faceta articular del cuerpo hay dos procesos hemales con forma de tubérculos. Las metapófisis son largas y se dirigen anterodorsalmente. En el último tramo de vértebras caudales (vértebras decimosegunda a decimocuarta), estas se simplifican caudalmente

terminando en un cilindro con diminutas metapófisis y procesos hemales. El cuerpo vertebral mantiene su largo hasta la undécima caudal, aunque se hace más grácil y luego comienza a disminuir. Los procesos transversales caudales están presentes, aunque muy reducidos, hasta la undécima caudal. Solo en la novena y décima se esbozan los procesos transversales craneales. De acuerdo a los elementos preservados, este cánido contaba al menos por 14 vértebras.

Las costillas, así como las esternebrias (*vide infra*), no se apartan de la morfología típica que se observa en especies actuales de cánidos comparables (*i.e.*, *Canis* spp. y *Lycalopex gymnocercus*). La esternebra es rectangular (largo: 26,95 mm) y presenta unas depresiones transversales en uno de sus extremos. En *Ch. brachyurus* son proporcionalmente más largas y cuadrangulares en sección transversal.

En la escápula, la impresión del músculo serrato ventral ocupa el ángulo dorsocaudal de la cara medial de este hueso. El borde anterior de esta impresión contacta con el borde dorsal de la escápula casi en ángulo recto. La cavidad glenoidea es cilíndrica y su cara lateral suavemente convexa. El proceso coracoideo es robusto. El metacromion se proyecta ventralmente al acromion, formando una cresta baja y grácil que termina en un ángulo agudo. El acromion presenta un ápice redondeado y robusto, aunque su borde ventral está algo aplanado. El tubérculo infraglenoideo se encuentra dividido en dos por un fuerte surco longitudinal.

La tuberosidad mayor del húmero está bien desarrollada y es más alta que la cabeza. Sobre la cara lateral de este tubérculo hay un área plana subcircular donde se insertaba el músculo infraespinoso. La diáfisis es robusta y se curva caudalmente. La línea tricípita (deltoidea) está muy marcada y termina, distalmente, en un fuerte tubérculo deltoideo. Sobre la porción proximal de esta línea hay una prominente tuberosidad para el músculo *teres minor*. Esta tuberosidad está poco desarrollada en el MPS 2. La inserción del músculo *teres major* forma una gruesa cresta vertical en la parte proximal de la cara medial de la diáfisis. El epicóndilo medial se encuentra roto distalmente, pero puede observarse que la faceta para el músculo pronador redondo se ubica por encima de la correspondiente a los músculos flexores del carpo y de los dígitos. El foramen supratroclear y la fosa radial son amplios. El epicóndilo medial presenta un tubérculo con una faceta cilíndrica para el músculo pronador teres

(pronador redondo) y otro tubérculo más pequeño que se ubica distanciado y distorostralmente al primero. Por detrás de este último tubérculo hay dos pequeñas facetas musculares para los músculos flexores del carpo y de los dígitos. En el epicóndilo lateral hay dos facetas subiguales y elípticas. La superior corresponde a los músculos extensores del carpo y de los dígitos y al ligamento colateral lateral la segunda. En la epífisis distal el cóndilo posee escaso relieve, ya que es poco convexo y no se diferencia mucho del resto de la epífisis. El surco dorsolateral al cóndilo es poco profundo, mientras que el extremo laterodorsal de la superficie articular es corta y no se proyecta externamente.

En el radio la eminencia capitular es alta y la fovea articular proximal presenta un perfil sigmoideo, ya que su extremo medial es suavemente convexo. La diáfisis está cranealmente arqueada y mientras que su borde medial es algo convexo, el lateral es cóncavo. La diáfisis se hace más robusta distalmente y pasa de poseer una sección subcuadrangular a una cilíndrica. La cara craneal es convexa. En el borde lateral, cerca de la cabeza, hay un fuerte tubérculo ("tubérculo lateral") para la "crura" craneal del ligamento colateral lateral. Caudalmente a este tubérculo, hay una pequeña eminencia y, medialmente, se observa la tuberosidad radial, que es la más pequeña de estas tres prominencias. A siete centímetros de la cabeza, sobre el borde lateral de la diáfisis, existe una superficie rugosa que corresponde a la inserción del ligamento interóseo y, medialmente, un pequeño foramen nutricio. Más caudalmente se presenta una línea oblicua que se continua distalmente hasta la escotadura ulnar, posiblemente para la membrana interósea. La escotadura ulnar es elíptica y cóncava, con su eje mayor orientado proximodistalmente. El proceso estiloides se encuentra bien expandido más allá de la superficie articular para el escafolunar. Los surcos para los músculos extensor digital común y extensor carporadial están muy poco marcados en el radio izquierdo. Por el contrario, el surco para el músculo abductor largo del pulgar está bien excavado, aunque el tubérculo que lo limita medialmente es pequeño. El extremo distal del radio derecho está roto y presenta varios caracteres patológicos, como forámenes anormales, crecimientos óseos (especialmente sobre el surco para el músculo abductor largo del pulgar). El surco para el músculo extensor carporadial es más profundo en el radio derecho

del MLP 96-IX-1-1 que en el izquierdo.

El olécranon de la ulna es proporcionalmente largo (en comparación al resto del hueso); se inclina caudalmente en vista lateral y medialmente en vista craneal con respecto al cuerpo de la ulna. Esta estructura presenta, en vista proximal, un fuerte y prominente tubérculo caudal donde se inserta la cabeza larga del músculo tríceps y que constituye la parte más ancha del proceso, mientras que cranealmente posee un profundo surco limitado por dos pequeños tubérculos laminares. De estos, el tubérculo medial está más desarrollado y se dirige proximomedialmente. La cara medial del olécranon es cóncava y se halla limitada proximalmente y caudalmente por crestas bien desarrolladas en la que se distingue la inserción de la cabeza medial del músculo tríceps. Sobre la cara lateral del olécranon se presenta un área rugosa posiblemente para la cabeza lateral del tríceps. El proceso anconeano es alto, ancho y su ápice redondeado, mientras que el proceso coronoideo medial es comparativamente bajo. El proceso coronoideo lateral se encuentra roto en ambas ulnas. La tuberosidad ulnar es una cresta rugosa y curva, de 2 cm de largo que se ubica inmediatamente distal a la escotadura sigmoidea. El borde interóseo y el área de inserción del ligamento interóseo se encuentran bien marcados. Una cresta oblicua corre desde la base (caudal) del proceso coronoideo lateral hasta el borde interóseo, limitando cranealmente a una profunda depresión. El cuerpo está transversalmente comprimido, sobre todo en su cuarto proximal y se hace más bajo distalmente. La porción media y distal es robusta y de sección subcircular. En vista lateral se curva anteriormente y su borde caudal es claramente cóncavo. La circunferencia articular, que contacta con la escotadura lunar del radio, es elíptica y convexa. Inmediatamente proximal al extremo distal de la ulna derecha hay un callo óseo parcialmente soldado, que fue generado por una fractura sufrida durante la vida del animal. Esta patología y la que se describió en el extremo distal del radio derecho parecen corresponder a un mismo evento traumático, posiblemente responsable de la ausencia del autopodio anterior derecho (D. Voglino, com. pers.).

Los metacarpianos son, proporcionalmente, largos y robustos. Los Mc2 y Mc5 son los más robustos y asimétricos, especialmente el Mc 5 y se curvan lateralmente. Los Mc3–4 son los más largos y presentan una diáfisis recta con una

cara dorsal casi plana. La faceta articular proximal de los Mc2–3 es subtriangular, anteroposteriormente convexa y mediolateralmente cóncava. El Mc4 presenta una faceta articular proximal rectangular y convexa, mientras que la del Mc5 se encuentra rota. En la porción proximal de la diáfisis de estos metacarpianos, sobre la cara palmar, puede verse un área rugosa distalmente extendida, donde se apoyaba el músculo interóseo. Medialmente en el Mc2, puede observarse el sitio en el que se insertaba el músculo flexor carporadial. Esta inserción no es claramente visible en el Mc3. También está presente la articulación para el Mc 1. El Mc2 presenta un pequeño tubérculo redondeado para la inserción del músculo extensor carporadial sobre su cara dorsal a 5 mm de la faceta articular proximal, cerca del borde medial de la diáfisis. Sobre esta misma cara en el Mc3, e inmediatamente distal a la faceta articular distal, hay una depresión que se encuentra lateralmente rodeada por un tubérculo elongado mayor que el del Mc2. En esta zona se insertaría el músculo extensor carporadial. En la cara anteromedial de la faceta articular proximal el Mc4 posee un pequeño pero prominente proceso articular que contacta con el Mc3. El Mc5 posee una zona elevada y rugosa, que se ubica lateralmente a la carilla articular proximal. Sobre el borde lateral de la cara palmar, a lo largo del tercio proximal de la diáfisis, existe una depresión elongada, resultado posiblemente de la inserción de ligamentos. Los extremos distales de estos Mc presentan crestas sagitales, fosas sesamoideas y cóndilos bien diferenciados y de forma cilíndrica.

Las falanges proximales de los dedos 3 y 4 son las más grandes y simétricas. Las de los dedos 2 y 5 se curvan lateral y medialmente, respectivamente. Los tubérculos palmares están bien desarrollados y separados por un profundo surco. Las falanges medias son más cortas, planas y rectangulares que las proximales. El tamaño de las falanges medianas sigue el mismo patrón que las proximales, siendo en los dedos 2 y 4 más largas. El proceso ungueal de las falanges ungueales es robusto, curvado y su ápice romo.

La pelvis posee un ilion con alas lateralmente cóncavas y torcidas lateroventralmente. El extremo anterior de las alas es alto y presenta una cresta ilíaca prominente. Las espinas ilíacas dorsales, tanto craneales como caudales, son de desarrollo moderado. La espina ilíaca ventral craneal está



muy desarrollada, aunque no se encuentra completa en ningún ilion, mientras que la caudal está reducida a una pequeña rugosidad. La superficie articular es un área irregular y cóncava, más o menos circular. La tuberosidad para el músculo recto femoral es prominente y se encuentra dividida por un fuerte surco longitudinal. La eminencia iliopúbica se halla poco desarrollada. El foramen obturador es subtriangular. La tuberosidad isquiática es muy prominente y se proyecta lateralmente y algo cranealmente. El borde caudal del pubis, entre su extremo más posterior y la tuberosidad isquiática, se torna suavemente cóncavo. La espina isquiática está bien marcada, formando un sobretecho de 10 mm de largo. Sobre la cara lateral del isquion, por encima del acetábulo, hay tres rugosidades que radian a partir de este último. La forma del arco isquiático es intermedia entre una "U" y una "V".

El trocánter mayor del fémur es recto, aunque su ápice se curva medialmente y alcanza la altura de la cabeza. El tubérculo cervical está bien desarrollado y se destaca notoriamente del resto del trocánter. La fosa trocantérea es amplia y profunda. El tercer trocánter se encuentra reducido a una cresta rugosa. El trocánter menor es conspicuo, pero proporcionalmente pequeño con relación al trocánter mayor. La superficie rugosa está bien marcada, en especial el borde lateral y, sobre todo, en la porción proximal del medial. Esta última se curva cranealmente llegando a la base de la cabeza del fémur, pasando bastante alejada del trocánter menor. La diáfisis es proporcionalmente larga y curvada. Presenta una sección transversal subcircular. La tuberosidad supracondílea lateral alcanza un tamaño similar al del trocánter menor, pero el medial se encuentra reducido a una diminuta rugosidad. Sobre los epicóndilos medial y lateral se observan dos superficies articulares, más o menos circulares, para los huesos sesamoideos del músculo gastrocnemio. Los cóndilos están bien expandidos caudalmente. La tróclea para la rótula es cóncava, siendo su borde medial más robusto y alto. La fosa extensora está poco marcada.

La cara anterior de la rótula es rugosa y convexa, mientras que la faceta articular tiene forma de corazón y es cóncava proximodistalmente pero convexa transversalmente. La rótula es proporcionalmente ancha con relación a su largo.

La cara proximal de la tibia presenta, en vista proximal,

una gran tuberosidad tibial expandida anteriormente y dos cóndilos caudales transversalmente cóncavos. Los cóndilos sobresalen caudalmente, siendo el lateral más circular que el medial. La escotadura poplíteo y el surco muscular son profundos, aunque el tubérculo que limita anteriormente al surco está lateralmente poco expandido. Caudolateralmente al cóndilo medial y por debajo de su altura máxima, hay un proceso expandido caudalmente que presenta una superficie dorsal suavemente plana. Las áreas intercondilares se encuentran bien excavadas. La eminencia intercondílea consta de dos tubérculos elevados y alargados. La tuberosidad tibial y el borde craneal se hallan bien expandidos. El borde craneal se curva lateralmente causando que la cara lateral de la porción proximal de la diáfisis sea cóncava. Este borde abarca casi el cuarto proximal de la diáfisis y termina abruptamente, presentando un perfil mesetiforme. Sobre la cara medial del borde craneal existe una rugosidad alargada donde se insertaban los músculos semitendinoso, gracilis y, posiblemente, el sartorio. La diáfisis posee una sección triangular en su porción proximal, que pasa a ser elíptica distalmente. En la porción proximal de la cara caudal de la diáfisis pueden verse dos crestas diagonales divergentes, que se dirigen al borde medial de esta cara y delimitan una superficie angosta y alargada. En esta se originaban los músculos flexor digital medial y el tibial caudal de los dedos. La cóclea donde articula la tróclea del astrágalo posee dos profundos surcos separados por una prominente cresta. La cara medial de la cóclea es casi plana. El proceso medio, que está sobre la cara craneal de la epífisis distal, se encuentra poco expandido en dirección distal (con relación al borde craneal de la cóclea) y está comprimido craneocaudalmente. El maléolo medial se proyecta distalmente y posee un surco longitudinal laterocaudal. Este surco se halla limitado por un prominente tubérculo craneal y por un tubérculo caudal poco desarrollado. Por dicho surco corría el tendón del músculo flexor medial de los dedos. La escotadura semilunar es poco profunda. El surco para el tendón del músculo flexor lateral de los dedos es poco evidente y superficial, aunque más ancho que el surco para el tendón del músculo flexor medial de los dedos.

La fíbula es delgada y grácil. Su cabeza está aplanada y presenta una forma cuadrangular. La carilla articular se encuentra en el dorso de la mitad anterior de la cabeza y mira

medialmente. Caudalmente a esta faceta se encuentra una cresta sobre la que se originaba el músculo tibial caudal. El área de origen del músculo peroneo largo se encuentra poco expandido cranealmente y no sobrepasa el límite anterior de la faceta articular. En el maléolo medial los tubérculos anteroproximal y caudodistal se encuentran bien desarrollados.

La tróclea del astrágalo posee un profundo surco central flanqueado por dos fuertes cóndilos. El cóndilo externo es más robusto, alto y largo, que el interno. La faceta articular para el maléolo medial es plana y está caudalmente limitada por una línea sigmoidea. Por detrás de esta faceta, en la cara medial del cuerpo del astrágalo y casi a la mitad de la tróclea, hay un fuerte tubérculo expandido internamente. La faceta articular para el maléolo lateral tiene forma de media luna y se ensancha distalmente. El extremo distal de esta faceta, sobre el proceso lateral, es marcadamente cóncavo. En vista proximal, la tróclea del astrágalo derecho presenta un pequeño foramen (de 1,4 mm de diámetro) sobre la cara lateral del cóndilo interno. Este foramen "astragaliano" falta por completo en el ejemplar MLP 96-XI-10-1. Dado que la tróclea del astrágalo izquierdo está rota no se puede constatar la presencia de este foramen en el MLP 96-IX-1-1, aunque en la misma posición sobre el borde anterodistal de la tróclea del astrágalo derecho, se observa un profundo surco que termina en otro pequeño foramen que también falta en el MLP 96-XI-10-1. Este último foramen está presente en el astrágalo izquierdo MLP 96-IX-1-1, pero no el surco. La faceta sustentacular (faceta articular proximal) y la ectal (faceta articular media) son rectangulares y cóncavas. Entre ambas facetas corre un profundo y amplio surco. La faceta ectal es más angosta y distalmente no llega a contactar con la faceta articular para el navicular o con la faceta articular distal. Esta última se ubica en la cara lateroplantar de la cabeza del astrágalo. La cabeza es elíptica en vista distal y su eje mayor está inclinado casi 45° con respecto al eje transversal del cuerpo. La cabeza está bien expandida distalmente, siendo su largo (más el cuello) un poco menor que el largo de la tróclea. El cuello sólo está comprimido en el borde lateral. El tubérculo mediodistal de la cabeza se halla poco desarrollado.

El tubérculo del calcáneo (cuerpo del calcáneo) es alto, especialmente en su extremo distal. El borde craneal del cuerpo es recto y converge con el borde caudal hacia el ex-

tremo proximal del mismo. En dicho extremo se encuentra una ancha y profunda cicatriz para la inserción del tendón del músculo gastrocnemio y dos fuertes tubérculos laterales. Sobre la cara lateral del tubérculo del calcáneo, inmediatamente caudal a la faceta ectal, se encuentra un pequeño tubérculo alargado proximodistalmente. En este posiblemente articulaba parte del ligamento colateral lateral. La faceta ectal es muy convexa y está dividida en dos partes subiguales. La proximal es más ancha, corta y se orienta dorsomedialmente; mientras que la distal es casi vertical, elíptica y mira distalmente. En vista lateral esta última parte se inclina suavemente en dirección proximal. El proceso sustentacular se halla bien desarrollado y lleva una faceta homónima subcuadrangular en su cara dorsal. Por debajo del sustentáculo y a lo largo de la porción distal del calcáneo, corre un profundo surco para el tendón del músculo flexor lateral de los dedos. El proceso troclear está muy reducido. La faceta articular distal es pequeña, elíptica y orientada dorsomedialmente. Se ubica bien alejada de la faceta sustentacular de la que la separa un ancho, pero poco profundo surco calcaneano. La tabla dorsal presenta una ancha cresta que se eleva y bifurca distalmente. La faceta articular para el cuboides es perpendicular al eje mayor del calcáneo en vista dorsal.

El tubérculo plantar del cuboides está proximodistalmente comprimido, pero se extiende por casi toda su cara caudal y sobresale conspicuamente del cuerpo del hueso. El proceso medial se encuentra bien desarrollado, pero no contacta con la cara proximal del hueso. Caudoventralmente a la faceta articular dorsal para el ectocuneiforme se encuentra una pequeña superficie circular, semejante a una superficie articular, en la que deberían insertarse ligamentos. El proceso lateral es robusto y se continua con el plantar. Un fuerte surco para el tendón del músculo peroneo largo corre sobre la cara lateral del cuboides por debajo de estos procesos. Las superficies articulares para el navicular y el cuarto Mt son suavemente cóncavas y la cara anterior, rugosa. Solo el MPS 2 conserva el navicular, pero lo hace articulando con otros elementos del tarso (*i.e.*, calcáneo, astrágalo, ectocuneiforme, mesocuneiforme y endocuneiforme), los cuales se contactan entre sí y, al estar cubiertos parcialmente por carbonato de calcio, no es posible apreciar su morfología en forma directa.

Las facetas articulares proximal y distal del ectocuneiforme presentan un perímetro subtriangular, siendo la correspondiente al navicular proporcionalmente más corta y ancha. Ambas superficies son suavemente cóncavas. La cara anterior es irregular y el tubérculo plantar se encuentra roto.

Los metatarsianos son más largos que los metacarpianos y también presentan diáfisis elongadas y robustas. Los Mt 2 y 5 son más cortos, asimétricos y se hallan medial y lateralmente recurvados, respectivamente. La sección transversal de la diáfisis de los Mt 2 y 5 es elíptica a subrectangular y la carilla articular proximal se encuentra comprimida transversalmente comprimida. Esta carilla tiene forma de "L" en el Mt 3 y rectangular en el Mt 4. La diáfisis de los Mt 3 y 4 es recta y de sección transversal rectangular, siendo el diámetro transversal mayor que el anteroposterior. Los Mt 2 y 5 presentan en el extremo proximal un proceso plantar prominente. El Mt 5 posee, además, un fuerte tubérculo lateroproximal romo y corto. En el MLP 96-XI-10-1 falta el surco anteromedial que limita a este tubérculo y, adicionalmente, presenta una expansión lateral. El surco para la arteria metatarsiana se encuentra bien desarrollado, sobre todo en el Mt 3. Al igual que en los metacarpianos, el cóndilo, la fosa sesamoidea y la quilla sagital del extremo distal de los metatarsianos se encuentran bien diferenciados. En ambos metapodios, la mitad anterior de la cabeza es cilíndrica en los centrales (Mt/Mc 3–4) y más esféricas en los Mt/Mc 2 y 5.

Las falanges del miembro posterior presentan el mismo patrón morfológico que las del miembro anterior, aunque son mayores, por lo menos en caso de las falanges proximales y las falanges medianas 3 y 4. En la cara lateral de la falange proximal del dedo 5, cerca de la base, presenta un tubérculo circular bien desarrollado, donde se insertaba el tendón del quinto músculo interóseo. También se conservan 12 sesamoideos proximales que articulan con la cara palmar de la cabeza distal de los metapodios y en parte con las falanges proximales. Tienen forma de media luna y presenta una amplia y elíptica faceta articular cóncava en su cara anterior. El largo máximo de estos huesos varía entre 10,25 mm y 14,7 mm. Podrían pertenecer tanto al autopodio anterior como al posterior, del miembro izquierdo o derecho.

El hueso peneano (báculo) sólo está presente en el MPS

2. Es alargado y triangular en vista lateral, mientras que su cara ventral presenta un profundo surco uretral. En su extremo basal forma un proceso robusto, aunque pequeño. Las caras laterales son planas y el borde dorsal, recto.

## Comentarios

*Theriodictis platensis* es el cánido de gran tamaño más abundante de la región pampeana. Sin embargo, el número de ejemplares conocidos no llega a los diez, lo que impone limitaciones para comprender la variación morfológica de la especie. Los CV se encuentran dentro de los valores observados en las especies vivientes (Información Suplementaria online 2; véase más arriba). La comparación de los CV de *T. platensis* contra aquellos de la población actual de *Lycalopex gymnocercus* o la muestra reciente de *Lycalopex culpaeus*, indica que no hay diferencias significativas para los LP4, Lm1 y LLAM1 ( $p < 0,05$ ). Sin embargo, el AM1 fue significativamente mayor que en la población reciente de *Lycalopex gymnocercus* ( $p < 0,001$ ), lo que indica que la variación de esta medida en la muestra de *T. platensis* supera a lo observado en esta población, pero no así en la muestra actual de *Lycalopex culpaeus* que incluye ejemplares provenientes de gran parte de su rango geográfico. Estos resultados son congruentes con la hipótesis de que los ejemplares estudiados y referidos a *T. platensis* son parte de la misma especie.

En la dentición pueden observarse variaciones, algunas de las cuales fueron ya señaladas por L. Kraglievich (1928, p. 37) y Berta (1989, p. 69). Entre estas, se pueden indicar, a saber: en el MLP 96-IX-1-1 muestra unas diminutas CCD en los P2–P3; en los MLP 10-51 y MLP 96-IX-1-1 el protocono del P4 se eleva conspicuamente y no es un simple lóbulo; la cuenca del M1 está poco excavada en el MLP 10-51, mientras que en el MLP 96-IX-1-1 una crista conecta al protocono con el paracono y el hipocono es muy bajo; en el MLP 96-IX-1-1 el M2 es mayor y el paracono está desplazado más labialmente; la serie premolar inferior del MLP 10-51 es más cerrada que en otros ejemplares; la implantación del p2 con respecto al eje mayor de la mandíbula varía en casi todos los ejemplares; el MMP 270 presenta una pequeña CAD en el p3; la CAD2° y el CD del p4 están poco separadas en los MLP 96-XI-10-1 y MHNG GEPI V3291; en el MPS 2 la CAD2° falta y el CD es mayor; el p4 posee un mayor tamaño relativo en los MMP 2700 y MPS 2; el m1 en el MHNG GEPI

V3291 tiene un metacónido pequeño, mientras que en el MLP 96-XI-10-1 esta estructura se encuentra reducida a un lóbulo bajo; el hipocónido está poco desarrollado en el m2 del MLP 10-51; el entocónido sólo se encuentra indiferenciado en el m2 derecho del MLP 96-IX-1-1; el m3 falta en los MLP 96-IX-1-1 y MPS 2 y sólo en el MLP 96-XI-10-1 presenta un metacónido diminuto.

En el cráneo también se encontraron algunas variaciones, a saber: el foramen esfenopalatino está dividido en el MLP 96-IX-1-1 y posiblemente en el MLP 96-XI-10-1; las fisuras palatinas terminan adyacentes al borde distal de los C1; el número y la posición de los forámenes mentonianos varía inclusive entre las hemimandíbulas de un mismo ejemplar; la constricción postorbitaria está más marcada y los procesos postorbitarios son más grandes en los MLP 10-51 y MHNG GEPI V3291; el MPS 2 también posee estos procesos bien desarrollados; el septo intrabular ventral es continuo en el MLP 96-XI-10-1 y en la bulla derecha del MLP 96-IX-1-1, el septo intrabular anteroventral está más expandido, aunque no llega a contactar con el posteroventral. El desarrollo de los procesos postorbitarios podría estar correlacionado con la edad, ya que los MLP 10-51, MHNG GEPI V3291 y MPS 2 presentan un avanzado desgaste dentario (grado 2–3). Sin embargo, el MMP 2700 muestra un desgaste similar (grado 2), procesos poco desarrollados y una constricción postorbitaria poco marcada. Estas diferencias son consideradas como parte de la variación intraespecífica de este taxón y no se observa patrón geográfico o temporal alguno que permita agrupar diferentes ejemplares. Esto puede ser un producto del limitado número de especímenes conocidos, aunque este polimorfismo no supera el observado en cánidos vivientes.

Si bien las medidas craneodentarias de *T. platensis* son, en general, mayores que las de *Protocyon*, ambos géneros se solapan. Otro tanto ocurre con respecto a "*Ca.*" *gezi* y *A. dirus*, aunque la última normalmente presenta mayores dimensiones lineales (Información Suplementaria online 2 y 3). Lo mismo se observa con algunas medidas postcraneanas (Información Suplementaria online 2), aunque en el caso de estos descriptores la muestra es muy pequeña por lo que es probable que la superposición real sea mayor. El m2 es proporcionalmente más corto con respecto al m2 de *A. dirus*, pero la altura de la rama horizontal (ARHm1) y el ancho de

los procesos postorbitarios son, proporcionalmente (en relación a los p4–m1 y AIM y ACP, respectivamente), mayores en esta última especie. *Protocyon* sigue un patrón similar a *T. platensis* en estos rasgos y "*Ca.*" *gezi* muestra una posición intermedia entre esta última y *A. dirus*. Sin embargo, estas diferencias deberían ser evaluadas en el futuro con una muestra mayor.

Las proporciones generalizadas de los miembros locomotores permiten diferenciar a *T. platensis* de *Ch. brachyurus*, pero no de otros taxones como *Canis* y *Protocyon*. De todos modos, algunos caracteres postcraneanos (e.g., forma de la faceta sustentacular del astrágalo (pero véase más abajo) y de las alas del atlas, tubérculo infraglenoideo de la escápula dividido, surco muscular de la tibia menos excavado que en *Aenocyon*, *Canis* y *Chrysocyon*, área de origen de los músculos flexor digital medial y tibial caudal desplazada proximomedialmente y muy comprimida transversalmente; *vide supra*), contribuyen a distinguirlo de *Aenocyon* y *Canis*. El estudio de un mayor número de restos postcraneanos seguramente contribuirá para encontrar rasgos diagnósticos que lo separen de *Protocyon* o de otros géneros.

La perforación astragaliana ha sido observada por Ameghino (1906) en algunos ejemplares de *Ch. brachyurus* y por Wang (1993) en Hesperocyoninae. También ha sido registrada en un ejemplar de *Lycalopex gymnocercus*, así como en *Protocyon* (véase más abajo). Ameghino (1906) interpretó como un estado primitivo dicha presencia y sugirió que a través de esta pasaba una pequeña arteria, así como los vestigios del tendón del músculo extensor del primer dedo. Los análisis cladísticos (Wang, 1993; Prevosti, 2006, 2010) muestran que la presencia de la perforación es un estado primitivo, sustentando en parte esta hipótesis, aunque su presencia en los especímenes mencionados es una clara reversión.

Género indet.

"*Canis*" *gezi* Kraglievich, 1928

Figuras 2, 12–14,

Información Suplementaria online 2

*Stereocyon* sp. Mercerat, 1917: 19.

*Canis gezi* Kraglievich, 1928: 45.

*Macrocyon* (*Macrocyon*) *moreno*? Frenguelli, 1928: 205.

*Canis* (*Macrocyon*) *chapalmalensis* Frenguelli, 1929: 64.

**Holotipo.** MACN-Pv 5120: cráneo y postcráneo incompletos.

**Localidad tipo.** Wilde (34° 42' S; 58° 18' O), Provincia de Buenos Aires, Argentina (Fig. 2).

**Diagnos enmendada.** Gran tamaño, mayor que *Protocyon* y, en general, que *T. platensis*; proceso paraoccipital muy expandido posteroventralmente; frente poco elevada; foramen rotundo independiente del canal aliesfenoideo; constricción postorbitaria poco marcada; paladar ancho; rama horizontal robusta; lóbulo subangular marcado y robusto; contorno lateral de giros coronales tipo “paréntesis”; P4 con protocono muy reducido; M1 con cíngulo mesial reducido y paracono grande, pero con metacónulo e hipocono bien desarrollados; cíngulo labial del M1 reducido; M2 trirradicado; metacono del M2 conspicuo; m1 de gran tamaño con trigónido grande en relación al talónido; metacónido del m1 presente, pero pequeño; m2 con cíngulo mesiolabial y metacónido reducidos; C1° gráciles en los premolares; P2–3/p2–3 sin CAD (modificada de Berta, 1989 y Berman, 1994).

**Distribución geográfica.** Región pampeana, Provincia de Buenos Aires, Argentina (Fig. 2; Prevosti, 2006; Prevosti *et al.*, 2009b; Prevosti y Forasiepi, 2018).

**Distribución estratigráfica.** Edad Ensenadense (Prevosti, 2006; Prevosti *et al.*, 2009b; Prevosti y Forasiepi, 2018).

### Materiales estudiados

MACN-Pv 5120 (holotipo; Fig. 12–13): cráneo con los arcos cigomáticos y la región basicraneana rotos y con gran parte de la dentición (I3–M2 izquierdos, I1, I3–M2 derechos) conservada, ambas hemimandíbulas rotas por detrás de la porción anterior de la fosa masetérica, con los i1–m2 derechos y los i1–m3 izquierdos, atlas roto, fragmento de axis, cuatro cuerpos de vértebras torácicas, porción de arco neural de vértebra cervical, dos vértebras lumbares incompletas y un cuerpo vertebral indeterminado aislado, espina neural de vértebra lumbar, siete fragmentos de costillas, fragmentos proximales de ambos húmeros y del fémur izquierdo. Procedencia geográfica: Wilde (34° 42' S; 58° 18' O; Buenos Aires, Argentina; Fig. 2). Procedencia estratigráfica: Edad Ensenadense. Frenguelli (1933) sugirió que el nivel portador es de edad Chapadmalalense, debido a la presencia de “tierras cocidas” asociadas al cánido en cuestión. Sin embargo, las “tierras cocidas” no están restringidas al Chapadmalalense y su sola presencia no constituye un indicador crono-

lógico. Los estudios geológicos de la región (*e.g.*, Tonni *et al.*, 1999; Nabel *et al.*, 2000) indican que los niveles aflorantes más antiguos son ensenadenses, por lo que no sustentan la hipótesis de Frenguelli (1933).

MLP 52-IX-27-54 (holotipo de *Canis [Macrocyon] chapadmalensis*; Fig. 14): fragmento de hemimandíbula izquierda con parte de la fosa masetérica y el proceso angular, el m1 sin talónido, el m2 con el borde mesial roto y el m3. Procedencia geográfica: “Excavación Roth”, entre Baliza Chica y el Arroyo las Brusquitas (aproximadamente 38° 15' S; 57° 47' O; Miramar, General Alvarado, Buenos Aires, Argentina; Fig. 2) (véase Frenguelli, 1928; Kraglievich, 1952b). Procedencia estratigráfica: debido a que fue extraído de un bloque de sedimento caído, no se conoce la edad de este ejemplar. Frenguelli (1928, 1929, 1933) lo asignó al “Chapadmalense”, L. Kraglievich (1929) al Ensenadense y J. L. Kraglievich (1952a) al Vorohuense. Con la información estratigráfica disponible, no es posible expedirse sobre este aspecto.

### Descripción

**Cráneo.** El cráneo está reconstituido en parte y la caja craneana se encuentra algo desplazada hacia la izquierda con respecto a la región frontal-rostral. La cara dorsal de los frontales (especialmente el derecho) está afectada por una fuerte patología que se evidencia como una gran perforación, hueso poroso y zonas anormalmente elevadas. Estas patologías afectan también el borde caudal del maxilar y el lagrimal derecho. Una muesca presente en la cresta sagital parece corresponder también a un proceso patológico. Los senos frontales están bien desarrollados y llegan caudalmente hasta la sutura con los parietales. En vista lateral el perfil del rostro y la frente es plano, aunque la fragmentación de la región oscurece la apreciación de este carácter.

El rostro es corto, ancho y está poco comprimido por detrás de los C1. Los nasales se comprimen transversalmente en dirección caudal, aunque el extremo más caudal que se conserva es relativamente ancho. El foramen infraorbitario se posiciona sobre la porción distal del P3 mientras que el borde anterior de la órbita se ubica sobre la mitad del P4. Las fisuras palatinas son largas, reniformes y se extienden hasta la mitad del diastema entre los C1–P1. El borde caudal del paladar se ubica adyacente a la mitad del M2. Sobre





Figura 12. Holotipo de "*C. gezi* (MACN-Pv 5120): 1, cráneo en vista dorsal; 2, cráneo en vista ventral; 3, cráneo en vista lateral; 4, hemimandíbula derecha (reflejada) en vista lateral. Escala= 5 cm.

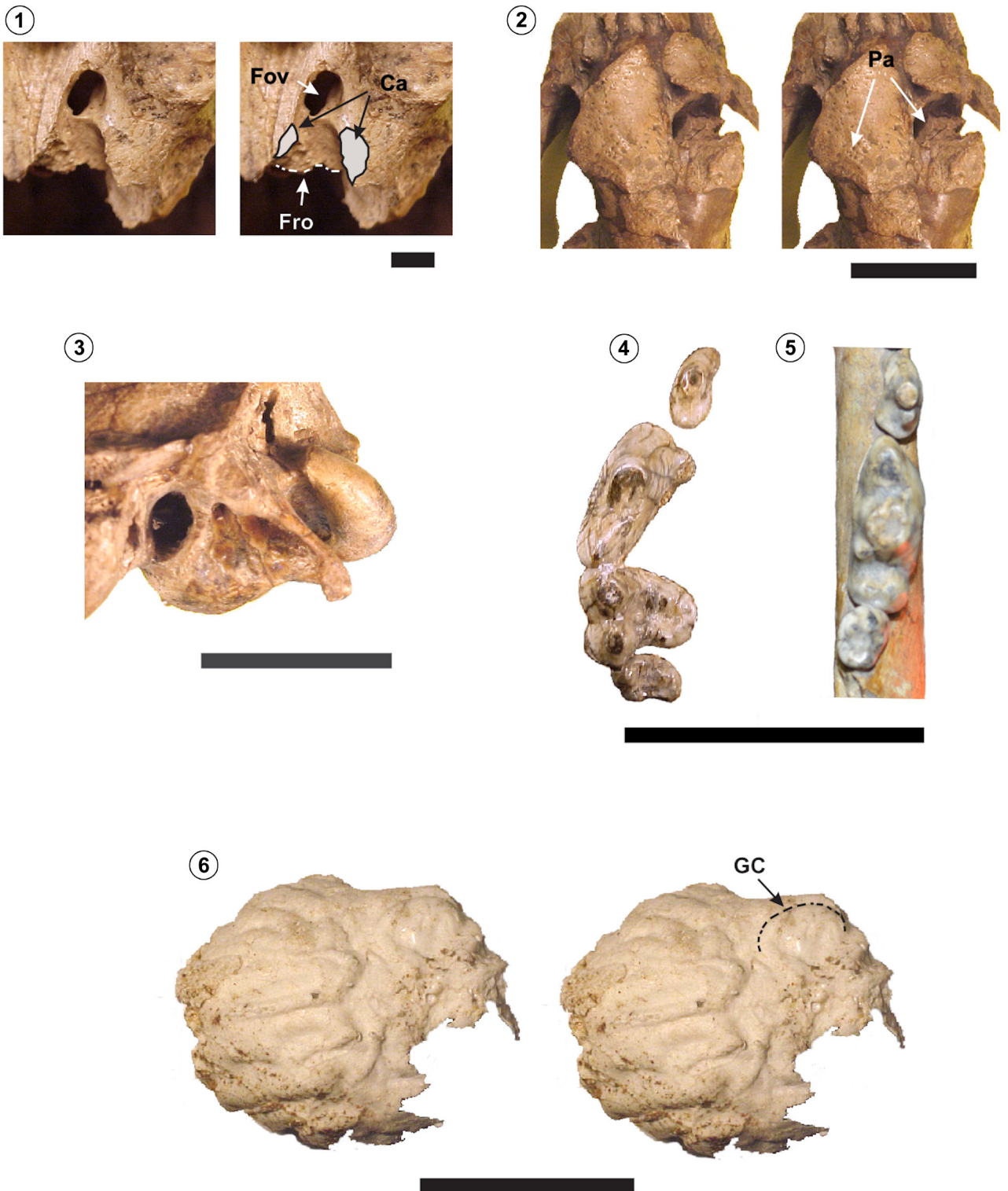


Figura 13. Detalles anatómicos del cráneo y la dentición del holotipo de "*C. gezi*" (MACN-Pv 5120): 1, región aliesfenoides derecha en vista ventral; 2, región frontal en vista dorsal; 3, bulla timpánica y proceso paraoccipital izquierdos en vista lateral; 4, P3-M2 derechos en vista oclusal; 5, m1-m2 derechos en vista oclusal; 6, molde encefálico en vista dorsal. Abreviaturas empleadas: Ca, "raíces" dorsales del canal aliesfenoides (roto); Fov, foramen oval; Fro, límite caudal del foramen rotundo; GC, giro coronal; Pa, patologías. Escala= 5 cm (excepto en 1 donde representa 5 mm).

la cara lateral del maxilar hay un pequeño foramen sobre el borde distal del P2. En el yugal la muesca correspondiente al origen del músculo masetero superficial es ancha, especialmente en su porción anterior. Los procesos postorbitarios son cortos pero robustos. La constricción homónima está poco marcada. La cresta sagital es robusta. Los canales aliesfenoideos están rotos, conservándose sólo en el aliesfenoideo izquierdo la porción dorsal y ventral de la pared lateral de dicho canal. Del foramen rotundo solo está presente el borde caudal. La base dorsal de esta pared es proporcionalmente corta (7,25 mm) y el borde caudal del foramen rotundo se encuentra casi en la misma línea que el borde más anterior de la base de la pared lateral del canal aliesfenoideo, lo que permite inferir que este foramen se abría por delante de dicho canal. El foramen oval es elíptico y se ubica muy cerca de la abertura caudal del canal aliesfenoideo, dentro de una misma depresión. El meato auditivo externo se encuentra expandido lateralmente hasta el foramen postglenoideo. El proceso postglenoideo es ancho, mientras que el foramen homónimo alcanza un gran tamaño relativo al primero. La caja craneana se encuentra comprimida por encima del borde anterior de la cavidad glenoidea. El proceso paraoccipital está expandido ventrocaudalmente, por lo que se encuentra anteroposteriormente muy expandido en su base. Sobre su borde caudolateral hay una fuerte cresta. El occipital, en vista caudal, recuerda a *Theriodictis* con un inion convexo, la cresta occipital y la impresión vermicular poco evidentes y dos áreas rugosas subtriangulares hacia el ápice del inion. Por debajo de estas áreas hay dos depresiones elípticas. Los tubérculos musculares y faríngeos son prominentes. Este último es triangular y está más elevado que los cóndilos, ya que estos se dirigen algo ventralmente. El foramen yugular es grande y elíptico. El extremo anterodorsal de los cóndilos es ancho y cuadrangular. El canal condiloideo derecho se abre externamente por sobre el cóndilo. En vista lateral el occipucio se inclina anteriormente.

La rama horizontal de la mandíbula es alta, sobre todo debajo de los m2–m3. La base del proceso coronoides es ancha en su extremo anterior, dado que la cresta coronoidea está expandida lateralmente. La rama horizontal del MLP 52-IX-27-54 es alta y presenta un lóbulo subangular bien marcado. El área preangular está deprimida y la cara lateral

del proceso angular es rugosa, mientras que la interna presenta una ancha faceta (faceta inferointerna) para la rama inferior del músculo pterigoideo medial. Las crestas internas son dorsocaudalmente cóncavas. Por debajo de la cresta punteada hay una amplia fosa para la inserción de la parte "reflexa" del músculo masetero medial.

La superficie interna de la caja craneana del holotipo conserva la impresión del cerebro y del cerebelo. Un vaciado con caucho siliconado permitió copiar y estudiar la morfología de los giros y surcos de los hemisferios cerebrales, sobre todo gran parte de la cara dorsal y lateral izquierda, pero falta toda la parte anterior y ventral, incluyendo a los giros proreanos. El ancho del molde endocraneano (medido entre



Figura 14. Fragmento de hemimandíbula izquierda de "*C.*" *gezi* (MLP 52-IX-54): 1, vista lateral; 2, vista medial; 3, m1–m3 en vista oclusal. Escala= 2 cm.



la línea media y el borde más externo y multiplicado por 2) es de 77,2 mm (38,6 mm x 2). Los giros son globosos y están bien demarcados y, sobre estos, se observan las impresiones de diminutas arterias cerebrales. La morfología de los surcos y giros se ajusta detalladamente, excepto rasgos mínimos, a lo descrito en *T. platensis* (*vide supra*). En vista dorsal el giro coronal es convexo, con un patrón similar al tipo “paréntesis” de Lyras y Van der Geer (2003, p. 508–509). Dentro del área coronal se encuentran los surcos post y precruciformes, pero no se distingue el surco cruciforme. Al igual que en los ejemplares de *T. platensis*, la mitad anterior del giro compuesto caudal está comprimida medialmente, mientras que la mitad caudal y la porción ventral de los giros ectosilviano y suprasilviano caudal se hallan lateralmente expandidos con respecto al lóbulo piriforme.

**Dentición.** El desgaste dentario que muestra el holotipo (grado 2) afecta al ápice de los premolares, paracono/metastilo del P4, principales cúspides del M1 y de los m1–2, sobre todo al paracónido-protocónido del m1 donde ha desaparecido un cuarto de estas cúspides. Los I3 son unicuspidados, caniniformes y se curvan distalmente. El cíngulo mesiolingual está poco marcado en el I3. El C1 es robusto pero corto y presenta una sección transversal elíptica.

La corona del P1 se curva distolingualmente, tiene una fuerte crista mesiolingual y otra distal menos marcada. Este premolar es proporcionalmente grande y su CD está expandido lingualmente, otorgándole un perímetro casi triangular. Los P2–P3 son birradiculados, unicuspidados (carecen de cúspides accesorias). La C1° es aguda, relativamente grácil y está suavemente curvada distolingualmente. Esta cúspide posee dos cristas ubicadas distal y mesiolingualmente, respectivamente. En vista oclusal el borde lingual de los P2–P3 es suavemente convexo y el lingual se encuentra algo comprimido al nivel de la C1°. El P3 es mayor que el P2 y está más comprimido lingualmente al nivel de la C1°. Su CD se encuentra más desarrollado y se eleva justo en su contacto con la crista distal. El protocono del P4 está reducido a una diminuta cúspide sobre el “talón” mesiolingual del diente. Este “talón” se dirige lingualmente y llega hasta el borde mesial del P4, pero no lo sobrepasa y no se está separado del borde mesiolingual del P4 por una incisión. La paracrista estaba bien desarrollada, aunque aparece arrasada por el desgaste dentario. El cíngulo lingual está reducido.

El M1 es grande, presenta un hipocono muy desarrollado que va desde casi el borde mesial del protocono hasta el metacónulo. Esta estructura alcanza una altura considerable, especialmente en su extremo distal, donde se aproxima a la altura del metacónulo. La superficie del hipocono es irregular y distalmente se separa una diminuta cúspide. El paracono constituye la cúspide de mayor tamaño. Es cónica y piramidal en vista oclusal, ya que su cara lingual es muy convexa y presenta una fuerte crista vertical. El metacono se encuentra más reducido que el paracono, tanto en tamaño (es un cuarto menor) como en altura. Aparentemente, su cara labial también era convexa y portaba una crista vertical. El protocono es grande y piramidal y se ubica mesialmente al surco que separa al paracono del metacono. Está separado del paracono por un valle algo abrupto y superficial. El metacónulo es grande, aunque menor que el protocono, pero no hay trazos del paracónulo. Por último, el cíngulo labial está muy reducido y la mitad lingual del diente se curva distalmente.

El M2 presenta una morfología similar a la del M1 pero sus cúspides son menores y el metacónulo es muy pequeño. Este molar es proporcionalmente pequeño en comparación a otras piezas dentarias y el cíngulo labial está bien desarrollado. El paracono es la cúspide más grande y posee una crista en la base de su cara lingual. El protocono y el metacono son subiguales en tamaño. Del protocono parten, distolabialmente y mesiolabialmente, las post- y preprotocristas, respectivamente. El hipocono está bien desarrollado; se extiende desde el borde mesiolingual del protocono, expandiéndose distolingualmente y contactando distalmente al metacono.

Los premolares inferiores se encuentran separados por diastemas y forman un arco suavemente cóncavo. Los p1 y p4 se implantan casi paralelamente al m1, mientras que el borde mesial de los p2–p3 se inclina lingualmente, especialmente en el p3. El p1 es más angosto y su corona más recta que en el P1. Sobre la cara labial de la raíz de este premolar se observa un surco vertical que esboza dos raíces coalescentes. Los p2–p4 son birradiculados, presentan una sección subelíptica con el borde labial convexo y el lingual suavemente cóncavo. Poseen C1° agudas y curvada linguodistalmente. La crístida mesiolingual está bien desarrollada y es mayor que la distal. El CD se encuentra más expandido

distalmente. El p3 es más grande que el p2 y su CD se eleva, pero no forma una CCD. El p4 se diferencia de los otros premolares inferiores por ser mayor, presentar una CAD y en que su CD forma una pequeña CCD y se encuentra muy expandido en dirección lingual.

El m1 tiene un pequeño metacónido, que está unido a la protocristida y poco separado del protocónido. El talónido presenta dos grandes cúspides, el hipocónido y el entocónido, unidas por cristidas transversales. El entocónido es un cuarto menor que el hipocónido y muestra una cristida (entocristida) en su cara mesial que se dirige al metacónido. Un CD contacta al borde distolabial del entocónido con el borde distolingual del hipocónido, formando un bajo hipoconúlido.

El m2 es subrectangular, con un trigónido transversalmente más ancho que el talónido. El metacónido está muy reducido y se implanta distolingualmente al protocónido, contactando con la protocristida. Sobre la cara distal del metacónido corre una débil cristida. El protocónido es robusto y presenta una fuerte paracristida que se curva lingualmente y corre en parte sobre el cíngulo mesiolingual. El cíngulo mesiolabial sólo se observa en el extremo mesial del diente. El entocónido se encuentra reducido a un cíngulo distolingual, mientras que el hipocónido es una baja y pequeña cúspide. El m3 tiene una corona circular, compuesta por un cíngulo periférico que rodea a una pequeña cúspide (protocónido). Los m1–m2 del MLP 52-IX-27-54 presentan un avanzado desgaste dentario (grado 3), sobre todo el par paracónido-protocónido del m1 y también el trigónido del m2. El talónido del m1 y el borde mesial del m2 se encuentran rotos, lo que probablemente ocurrió en vida debido a que el desgaste dentario afectó a las caras fracturadas. El m1 es proporcionalmente grande, presenta un pequeño metacónido y una fuerte protocristida en el borde distolingual del protocónido. El talónido era corto y angosto. En el m2 pueden observarse el borde distal del protocónido y un pequeño metacónido. El talónido es más angosto que el trigónido y el desgaste dentario que presenta no permite confirmar la presencia del entocónido o del hipocónido. El m3 es proporcionalmente grande y posee una corona circular con un diminuto protocónido. Un cíngulo rodea a toda la corona y se encuentra algo más expandido en el ángulo mesiolabial del diente.

**Postcráneo.** El atlas presenta una escotadura alar poco

marcada, un amplio foramen vertebral lateral y un foramen transversal muy grande. Tiene un pequeño foramen entre la escotadura alar y el foramen transversal, que en el lado izquierdo se comunica con el canal vertebral. El tubérculo ventral está muy desarrollado. En vista anterior la cavidad articular para los cóndilos del cráneo muestra un contorno anguloso. El axis presenta una fuerte y elevada quilla longitudinal en su cara ventral. El proceso odontoideo es corto y robusto. Uno de los cuerpos vertebrales es largo, ancho, bajo y presenta las foveas costales muy desarrolladas, por lo que es muy probable que corresponda a la primera torácica. El otro cuerpo es alto, corto y tienen forma de carrete, con facetas articulares intervertebrales triangulares. Puede pertenecer a alguna vértebra desde la cuarta a la undécima torácica. El último cuerpo es largo, bajo, ancho y posee sólo foveas para las costillas en el extremo anterior y dos tubérculos laterocaudales ventrales, por lo que es posible que pertenezca a la duodécima torácica. La última vértebra torácica presenta un cuerpo similar a la anterior, aunque algo más largo y la espina neural se encuentra rota. Los procesos transversales son muy pequeños. Las vértebras lumbares presentan cuerpos largos, bajos y anchos, con una quilla y un par de forámenes en la cara ventral. La vértebra que se encuentra más completa conserva unas anapófisis bien desarrolladas por lo que podría corresponder a una de las tres primeras lumbares. Estas estructuras están presentes, aunque muy reducidas, en la otra vértebra incompleta, lo que indicaría que es la cuarta lumbar. El cuerpo vertebral aislado carece de anapófisis y su carilla articular anterior tiene forma de corazón, por lo que es probable que pertenezca a la quinta lumbar. La cabeza del húmero se ubica por debajo del ápice de la tuberosidad mayor. Los restos del fémur no muestran diferencias significativas con respecto a los otros taxones estudiados (*e.g.*, *T. platensis*).

### Comentarios

A pesar de que todos los autores previos (*e.g.*, Kraglievich, 1928; Berta, 1989; Berman, 1994) asignaron esta especie al género *Canis*, la morfología general del cráneo y varios caracteres distinguen al holotipo del género *Canis* y *Aenocyon* y lo acercan a *Theriodictis* y *Protocyon*. Estos caracteres son: 1. Proceso paraoccipital ventrocaudalmente bien expandido; 2. Rostro ancho y poco comprimido por detrás de los cani-



nos; 3. Constricción postorbitaria ancha; 4. Foramen rotundo abriendo por delante del canal aliesfenoidal; 5. Premolares con C1° agudas y gráciles y P3/p3 sin CAD; 6. Cíngulo labial del M1 reducido. Algunos de estos rasgos también están presentes en ciertas especies de *Canis* y *Aenocyon* de América del Norte. Por ejemplo, los p3 de *Canis armbusteri* carecen de CAD (Nowak, 1979; Tedford *et al.*, 2009) y el cíngulo labial del M1 está reducido en algunos ejemplares de *A. dirus*, *Canis falconeri* y en *Ca. lupus* (Miller, 1912; Nowak, 1979; Berta, 1989). En *Ca. armbusteri* el paladar también es ancho (mencionado como *Canis* cf. *C. dirus* por Berta, 1989), aunque no tanto como en el holotipo de "*Ca.*" *gezi*. Sin embargo, la combinación de caracteres enumerada no se encuentra en ninguna de las especies de *Protocyon* o *Theriodictis* géneros. Por otra parte, la morfología del inion y del m1 permiten distinguirlo claramente de *A. dirus* y *Ca. nehringi* (Berta, 1989). Los análisis filogenéticos realizados (Prevosti, 2010; Información Suplementaria online 1, Figs. S7–S8) claramente resuelven que no pertenece a *Canis*.

En la descripción original L. Kraglievich (1928) comparó a "*Ca.*" *gezi* principalmente con *Ca. nehringi* y *Ca. lupus* y aclaró que es diferente de los otros géneros de cánidos sudamericanos (*i.e.*, *Theriodictis*, *Protocyon*) sin explicitar en qué se distingue de estos últimos. Este autor lo separó de *Ca. lupus*, *A. dirus* y *Ca. nehringi* por varios caracteres, algunos de los cuales también están en *T. platensis* (*e.g.*, constricción postorbitaria ancha, procesos paraoccipitales expandidos ventrocaudalmente, cíngulo labial del M1 reducido; *vide supra*). Berta (1989) consideró que "*Ca.*" *gezi* se acerca más a *Ca. armbusteri* (R. Tedford, com. pers.) en una serie de rasgos craneodentarios: un paladar ancho (medido al nivel del P1), M1–M2 con cíngulo labial reducido y porque el hipocono del M1 se ubica más mesialmente. Sin embargo, el cíngulo labial está bien desarrollado en *Ca. armbusteri* y este conjunto de caracteres lo aproxima más a *T. platensis*.

La morfología del molde encefálico es muy similar a la de *T. platensis*, en que el giro compuesto caudal está comprimido en su porción ventral, pero dorsocaudalmente a esta área se expande lateralmente. Sólo en un ejemplar de *Xenocyon lycanoides* se observa una condición similar. En un ejemplar de *Ch. brachyurus* la porción ventral también es deprimida, pero mucho menos que en "*Ca.*" *gezi* y *T. platensis*. La forma de los surcos coronales corresponde al patrón tipo

paréntesis de Lyras y Van der Geer (2003), lo que lo diferencia de *Canis* y *Xenocyon* en los que es ortogonal. No está claro el estado de este carácter en *T. platensis* y podría corresponder tanto al tipo corazón como paréntesis de Lyras y Van der Geer (2003). En el MLP 10-51, la parte caudal del surco coronal es menos convexa que en el MACN-Pv 5120.

El atlas del MACN-Pv 5120 es muy parecido al MLP 96-IX-1-1, excepto en que en este último el foramen transversal es mucho más pequeño y es proporcionalmente más largo, bajo y angosto. En comparación con el MLP 96-IX-1-1, la quinta vértebra lumbar posee un cuerpo más alto y es proporcionalmente mayor que las anteriores.

Algunos rasgos cualitativos dentarios del MACN-Pv 5120 son diferentes a los observados en *Theriodictis*, como ser la morfología de los m1 y M1–M2. También, la presencia de un M1 con un hipocono y metacónulo más desarrollados (Kraglievich, 1928; Berta, 1989) y un m1 con metacónido y entocónidos proporcionalmente más grandes. Sin embargo, hay que remarcar que un ejemplar de *T. platensis* presenta el metacónido en el m1, aunque se halla más reducido que en "*Ca.*" *gezi* (Revilliod, 1926; *vide supra*). Por otro lado, el hipocono del M1 presenta cierta variabilidad intraespecífica en algunas especies de cánidos actuales (Kraglievich, 1930, p. 52, 61, 67; *vide supra*). Lo mismo ocurre con el CD del p4 y la relación LP4/(LM1+LM2) que se encuentra dentro del rango de variación de *T. platensis*. El tamaño de los restos de "*Ca.*" *gezi* es, en general, mayor a *T. platensis* y se superpone con los *A. dirus* más pequeños, aunque varias medidas se encuentran dentro del rango de variación de la primera especie (véase Información Suplementaria online 2 y 3). La inclusión de los especímenes de "*Ca.*" *gezi* en la muestra de *T. platensis* no aumenta de manera marcada los valores de los CV (Información Suplementaria online 2). En suma, las diferencias dentarias son poco significativas y sugieren una estrecha afinidad entre estos taxones y permitirían proponer la sinonimia de ellos (véase Prevosti, 2001). Sin embargo, a la luz de los escasos restos conocidos y los resultados filogenéticos, se prefiere considerarla como especies diferentes.

Freguelli (1928, p. 204) indicó que el MLP 52-IX-27-54 presenta varios caracteres en común con "*Canis* (*Macrocyon*) *moreno*" (= *T. platensis*). Sin embargo, posteriormente erigió la especie *Canis* (*Macrocyon*) *chapalmalensis* sobre el mismo

espécimen (Frenguelli, 1929). Poco tiempo después fue referido a "*Ca.*" *gezi* (Kraglievich, 1929; Berta, 1989), por presentar una rama horizontal robusta y alta así como molares anchos. Berman (1994) coincidió con estos autores en que el MLP 52-IX-27-54 se asemeja a "*Ca.*" *gezi*, aunque por lo fragmentario de la pieza lo determinó como *Canis* cf. "*Ca.*" *gezi*. La asignación de esta pieza a *Canis* se debe, principalmente, a la presencia de un metacónido en el m1 y a su gran tamaño. La morfología dentaria del MLP 52-XI-27-54 se diferencia de *T. platensis* por poseer un metacónido más desarrollado en el m1. Por otro lado, las facetas de inserción de los músculos pterigoideos son más amplias que las de *Canis* o *Chrysocyon*. Por dicha combinación de caracteres, es asignado a "*Ca.*" *gezi*. Por tratarse de restos muy fragmentarios e incompletos, se entiende que estas determinaciones son tentativas.

Según L. Kraglievich (1928), las patologías presentes en los frontales del holotipo serían heridas inflingidas por otro carnívoro, pero el patrón de las mismas no es congruente con marcas de mamíferos carnívoros (véase Martín, 2013, por ejemplo). En una visita al MACN realizada durante el mes de abril del año 2022 se pudo comprobar que el holotipo de "*Ca.*" *gezi* sufrió daños en algún momento de los últimos años, que incluyen la presencia de varias fracturas y la pérdida de un fragmento del arco cigomático derecho (Fig. 12).

#### Género *Chrysocyon* Hamilton Smith, 1839

*Canis* Illiger, 1815: 242 (*partim, non* Linnaeus, 1758).  
*Vulpes* Oken, 1816: 1036 (*non* Frisch, 1774[1775]).  
*Chrysocyon* Hamilton Smith, 1839: 242.

**Especie tipo.** *Canis jubatus* Desmarest, 1820 = *Ch. brachyurus* (Illiger, 1815). Lujanense–Reciente (Pleistoceno Tardío–Reciente); Brasil, Paraguay, Bolivia, Perú, Uruguay y Argentina.

**Especies incluidas.** *Ch. brachyurus* (Illiger, 1815). Para la exclusión de *Chrysocyon nearcticus* Tedford *et al.* (2009), véase más abajo.

**Diagnos enmendada.** La misma que la de la especie tipo, por monotipia.

**Distribución geográfica.** Argentina, Bolivia, Brasil, Paraguay, Perú y Uruguay.

**Distribución estratigráfica.** Pleistoceno Tardío–Reciente (Prevosti *et al.*, 2009b). Los registros más antiguos podrían

corresponder al Pleistoceno Medio?–Tardío? de Tarija (Bolivia) (Hoffstetter, 1963, 1986; Berta, 1989; Prevosti *et al.*, 2009b).

#### Comentarios

El registro fósil para este género consiste en escasos ejemplares aislados y/o fragmentarios (véase más abajo). Los especímenes encontrados en América del Sur han sido todos asignados a la especie viviente *Ch. brachyurus*. Tedford *et al.* (2009) describieron una nueva especie, *Chrysocyon nearcticus*, para niveles del Plioceno Temprano de América del Norte (México y EE.UU.). Aunque la morfología general de este fósil es congruente con su asignación a *Chrysocyon*, los restos son incompletos (mandíbulas) y la anatomía es básicamente plesiomórfica, lo que no ha permitido ubicar esta especie con certeza en la filogenia de los cánidos (Prevosti, 2010) y, por lo tanto, corroborar su relación con *Ch. brachyurus*. Hasta no contar con fósiles más completos, se excluye a esta especie de América del Norte de *Chrysocyon*.

#### *Chrysocyon brachyurus* (Illiger, 1815)

##### Figura 15

*Canis brachyurus* Illiger, 1815: 109, 121.  
*Vulpes cancosa* Oken, 1816: 1036.  
*Canis jubatus* Desmarest, 1820: 198.  
*Canis campestris* Wied-Neuwied, 1826: 334 (*nec* Bechstein, 1797).  
*Canis isodactylus* Ameghino, 1906: 9.  
*Chrysocyon brachyurus* (Illiger, 1815) Osgood, 1919: 35. Primer uso de la actual combinación nomenclatorial.  
*Canis vulpes* Larrañaga, 1923: 344.

**Holotipo.** No designado.

**Localidad tipo.** Los esteros del Paraguay (Cabrera, 1958, p. 241).

**Diagnos enmendada.** Tamaño menor a *Theriodictis*, *Aenocyon* y "*Ca.*" *gezi* y comparable a algunos especímenes de *Protocyon*; senos frontales expandidos, que caudalmente llegan hasta la sutura frontoparietal y penetran en los procesos postorbitarios; escudo frontal ancho con respecto al ancho de la caja craneana; paladar angosto; escudo supraoccipital muy angosto; área de origen del músculo masetero superficial dirigida ventralmente; borde medial del proceso frontal del maxilar recto; borde anterior de la órbita ubicada sobre el

M1; mitad posterior del preesfenoides largo y angosto; vómer bien expandido por detrás del paladar secundario; septo intrabular ventral completo; canal del nervio facial se ubica dorsalmente al canal del nervio auditivo en la cara dorsal del petroso; proceso coronoideo elongado anteroposteriormente; rama horizontal baja; I2 sin cúspide accesoria mesial; M1 con cíngulo labial bien desarrollado; molares postcarníceros grandes y carníceros pequeños; m1 con metacónido, entocónido, hipocónulido y talónido bien desarro-

llados; premolares con cúspides principales gráciles; borde lateral de la cuarta vértebra cervical recto; proceso transversal de la tercera vértebra sacra corto y comprimido lateralmente; miembros elongados y gráciles; fosa del músculo redondo de la escápula orientada lateralmente; origen de los músculos flexores de los dedos ubicados al mismo nivel que el origen del músculo pronador redondo; olecranon corto; faceta sustentacular del astrágalo elíptica; piel del cuerpo color rojo-dorado, con una melena eréctil negra dorsal; piel negra en la parte baja de las pata; pelo blanco en las orejas, debajo del hocico y en la punta de la cola; bursa bien desarrollada; rinario extendido hasta los labios dorsales; almohadillas de los dedos terceros y cuartos unidas en la base (modificada de Langguth, 1969; Dietz, 1985; Berta, 1989).

**Distribución geográfica.** Argentina, Bolivia, Brasil, Paraguay, Perú y Uruguay (Wilson y Mittermeier, 2009).

**Distribución estratigráfica.** Lujanense–Reciente (Pleistoceno Tardío–Actualidad; Prevosti *et al.*, 2004a, 2009b).

### Materiales estudiados

NHMD ZMK 1/1845:3039 (réplica AMNH 129730): fragmento de maxilar izquierdo P3–M1. Grado de desgaste 1. Procedencia geográfica: Lapa da Lagoa do Sumidouro, Lagoa Santa (19° 32' 30" S; 43° 56' 29" O; Minas Gerais, Brasil; Fig. 2). Procedencia estratigráfica: Lujanense (Pleistoceno Tardío–Holoceno Temprano). Fechados <sup>14</sup>C y de la serie del uranio identificaron eventos de sedimentación en torno a 240 y 11,8 ka AP (Piló *et al.*, 2004), aunque hay fechados <sup>14</sup>C que llegan prácticamente al presente (véase Vicensotto Bernardo *et al.*, 2017; Strauss *et al.*, 2020). Sin embargo, teniendo en cuenta la información disponible de las excavaciones realizadas por Lund y la complejidad de la historia tafonómica de la cueva (Piló *et al.*, 2004), no es posible hacer una referencia precisa sobre la edad de este resto (véase la sección de comentarios de *P. troglodytes* y Prevosti *et al.* (2009b).

MLP Ma 1-IX-00-62: fragmento de hemimandíbula derecha con los p4–m1; c1 izquierdo aislado. Procedencia geográfica: sitio arqueológico La Bellaca 2 (34° 22' S; 58° 35' O; Tigre, Buenos Aires, Argentina; Fig. 2). Procedencia estratigráfica: Platense Tardío (Holoceno Tardío). Según un fechado radiocarbónico, la edad de la ocupación a la que se asocia el material es de 0,680±0,080 ka cal. AP (García Esponda *et al.*, 2001).



**Figura 15.** Ejemplares fósiles de *Chrysocyon brachyurus*: 1, 2 y 3, húmero derecho en vista anterior, medial y lateral, respectivamente (MNHN TAR 761); 4 y 5, fragmento de hemimandíbula derecha en vista lateral y medial, respectivamente (CICYTTP-PV-M-3-395); 6, m2 en vista oclusal (CICYTTP-PV-M-3-395). Escala= 5 cm (excepto en 6 donde corresponde a 1 cm).

CICYTTP-PV-M-3-395: fragmento de hemimandíbula derecha con m2 y gran parte del alvéolo del m1 y del m3. Procedencia geográfica: Arroyo Ensenada (32° 04' S; 60° 38' O; Diamante, Entre Ríos, Argentina; Fig. 2). Procedencia estratigráfica: Holoceno. Fue encontrado fuera de contexto en la orilla del arroyo, pero la escasa mineralización que presenta sugiere una edad relativamente reciente.

NM1 C4SN115120-3: metatarsiano quinto derecho incompleto. Procedencia geográfica: sitio arqueológico Nutria Mansa 1 (38° 24' S; 58° 15' O; General Alvarado, Buenos Aires, Argentina). Procedencia estratigráfica: Platense (Holoceno Tardío; Prevosti *et al.*, 2004a). Fue encontrado en un paleosuelo desarrollado en sedimentos fluviales del Miembro Guerrero de la Formación Luján y por debajo de depósitos palustres del Miembro Río Salado. Por su posición estratigráfica, el paleosuelo probablemente se correlacione con el primer o segundo evento pedogenético descrito por Tonni *et al.* (2001) para los comienzos del Holoceno en la región pampeana, relacionado a condiciones climáticas cálidas y húmedas. Sin embargo, tres fechados radiocarbónicos indican que el conjunto óseo se depositó hace 3 ka <sup>14</sup>C AP (Prevosti *et al.*, 2004a).

MNHN TAR 761: húmero izquierdo. Procedencia geográfica: Tarija (21° 31' S, 64° 44' O; Tarija, Bolivia; Fig. 2). Procedencia estratigráfica: Pleistoceno Medio?–Tardío? (Ensenadense?). Este material fue referido al Ensenadense por Hoffstetter (1963) y Berta (1989), entre otros. Sin embargo, carece de datos estratigráficos precisos y considerando que la secuencia de Tarija incluye sedimentos depositados en lapsos posteriores a 0,78 Ma, no puede precisarse la antigüedad (Prevosti *et al.*, 2004b, 2009b; véase más abajo).

## Descripción

**Cráneo y dentición.** La rama horizontal de los CICYTTP-PV-M-3-395 y MLP Ma 1-IX-00-62 es, en relación con el tamaño del m2, proporcionalmente baja y grácil. El lóbulo subangular está poco marcado. En el NHMD ZMK 1/1845:3039, el ápice de la C1° del P3, el paracono, el metastilo, el protocono del P4 y las cúspides del M1 presentan un moderado desgaste dentario (grado 1). El P3 posee una pequeña CAD y una sección transversal elíptica. Comparado con el M1, el P4 es proporcionalmente corto mesiodistal-

mente. Su protocono está bien desarrollado y se dirige mesiolingualmente, aunque no se encuentra separado del borde mesial del diente por una escotadura. En el M1 el hipocónulo y el metacónulo son grandes. El metacono no está reducido con relación al metacono. El desgaste dentario alcanza un grado 0 en el CICYTTP-PV-M-3-395 y grado 1 MLP Ma 1-IX-00-62. En este último el p4 presenta una corona alta (especialmente la C1°), corta y ancha, con una CAD grande desplazada lateralmente. La C1° es aguda mientras que el CD es bajo, pero forma una conspicua CCD. El m1 de este mismo ejemplar posee un amplio talónido, en el que se observan tres cúspides bien desarrolladas: hipocónido, entocónido e hipocónulido. El metacónido es grande y entre el protocónido y el hipocónido hay un diminuto mesocónido. Este último parece estar formado por el contacto del protostílido y la crístida oblicua. El m2 del CICYTTP-PV-M-3-395 posee una sección oclusal subcuadrangular y el trigónido es algo más ancho que el talónido. La paracrístida es fuerte y contacta con un pequeño paracónido mesiolingualmente. Las principales cúspides del m2 son el protocónido y el metacónido, las cuales poseen un tamaño similar (aunque el metacónido es algo más alta). Estas cúspides se conectan a través de dos crestas transversales. El hipocónido es grande pero más bajo que el protocónido y el metacónido. La crístida oblicua conecta al hipocónido con el borde distolabial del protocónido. El hipocónido posee una fuerte crístida transversal que se continua con una crístida oblicua que se dirige a la base del borde distolingual del metacónido. El entocónido es bajo, posee forma de cresta y se continua con el cingulo distal. Sobre la cara mesial de esta cúspide hay una pequeña crístida. El alvéolo del MLP Ma 1-IX-00-62 posee un "locus" para una diminuta tercera raíz, ubicada entre la raíz anterior y la posterior, sobre el margen lingual. El alvéolo del m3 es proporcionalmente grande con respecto al m2. Un marcado cingulo mesiolabial se extiende desde la mitad del protocónido hasta el paracónido.

**Postcráneo.** La diáfisis del húmero es larga y recta. En vista dorsal la cabeza posee forma elíptica y la tuberosidad menor se encuentra anteroposteriormente expandida. La cabeza se halla por debajo de la tuberosidad mayor. La línea tricípita es recta y presenta un fuerte tubérculo, en su porción proximal, para el músculo redondo menor. Sobre la cara caudal del extremo proximal de la diáfisis corre una cresta fuerte y

ancha que llega a la base de la cabeza. Otra cresta menos prominente corre lateralmente hacia la base de la tuberosidad menor. El epicóndilo medial es muy corto y la inserción de los músculos flexor radial del carpo y flexor digital superficial se ubican al mismo nivel que la correspondiente al músculo pronador redondo. El foramen supratroclear es grande. Tanto el capítulo como el surco que lo limita dorso-lateralmente se encuentran bien demarcados. El quinto metatarsiano (NM1 C4SN115120-3) es, proporcionalmente, largo, angosto y esbelto; su epífisis distal está bien destacada de la diáfisis y es asimétrica. Esta última está transversalmente muy comprimida, siendo su cara lateral convexa y plana la medial. El fragmento proximal del metatarsiano conserva parte de las facetas articulares con el cuboides y con el metatarsiano cuarto.

### Comentarios

El NHMD ZMK 1/1845:3039 fue estudiado por Winge (1895) y Berta (1989), quienes señalaron que no se diferencia de *Ch. brachyurus*. La morfología del CICYTTP-PV-M-3-395 también resulta indistinguible de la especie actual. Lo mismo fue señalado por García Esponda *et al.* (2001) para el MLP MA 1-IX-00-62.

La morfología del metatarsiano y su tamaño corresponden al de un gran cánido. Dentro de la familia Canidae solo *Ch. brachyurus* posee metatarsianos del tamaño y proporciones del aquí estudiado; en el resto de los cánidos son, proporcionalmente, mucho más cortos (véase Langguth, 1969; Berta, 1989; Prevosti *et al.*, 2004a).

Las proporciones del húmero y la posición del origen de los músculos flexores con respecto al pronador redondo (Hildebrand, 1954) permiten asignarlo a *Ch. brachyurus* como lo hicieron otros autores previamente (Hoffstetter, 1963; Berta, 1989).

Winge (1895) y Berta (1989), además, estudiaron otros restos de esta especie provenientes de los depósitos cavernarios Lapa da Lagoa do Sumidouro y Lapa da Escrivania N° 5, perteneciente a las colecciones realizadas por Peter Lund en la región de Lagoa Santa. Prevosti *et al.* (2004a) discutieron los registros holocénicos e históricos de *Ch. brachyurus* en relación a los cambios climáticos ocurridos en los últimos 10 ka. La presencia de esta especie en la región pampeana durante el Holoceno Tardío estaría vinculada a

eventos cálidos y húmedos, similares al clima actual. Más recientemente, se han descrito restos postcraneos para el Pleistoceno Tardío–Holoceno de Brasil asignados a esta especie. Perini *et al.* (2009) describieron una tibia y un húmero para depósitos del Pleistoceno Tardío–Holoceno de Mato Grosso (Sierra da Bodoqueda) y también asignaron, provisoriamente, un fragmento distal de húmero a *Chrysocyon*. Eltink *et al.* (2020) ilustraron varios restos (húmero, tibia, fémur y astrágalo incompletos), aunque mencionan otros también (pelvis, dos carpales/tarsales, parte de un metapodio) para la cueva Gruta do Ioiô (Pleistoceno Tardío–Holoceno; 26,3–7,5 ka <sup>14</sup>C AP no calibrados; Chapada Diamantina, Bahía). Sin embargo, por lo fragmentario de los restos figurados y la información disponible en la publicación no es posible confirmar esta asignación y descartar otros grandes cánidos. Silva *et al.* (2019) describieron un húmero de esta especie para el Pleistoceno Tardío–Holoceno Temprano de la Cueva das Três Cobras (Bahia), pero el material parece corresponder a *Puma concolor* de acuerdo a la morfología y proporciones de la diáfisis (es más robusta y recta que en *Chrysocyon*).

### Género *Protocyon* Giebel, 1855

*Canis* Lund, 1837: 324 (*non* Linnaeus, 1758).

*Palaeocyon* Lund, 1843: 78–79 (*non* de Blainville, 1841).

*Protocyon* Giebel, 1855: 851.

*Pleurocyon* Mercerat, 1917: 13.

(?)*Paleospeothus* Spillmann, 1941: 197 (*nomen nudum*).

(?)*Paleospeothos* Spillmann, 1942: 380 (*nomen nudum*).

*Canis* (¿*Theriodictis*?) Kraglievich, 1928: 19.

*Theriodictis*: MacFadden y Wolff, 1981: 774.

*Protocyon* (*Theriodictis*): Hoffstetter, 1986: 225.

**Especie tipo.** *Canis troglodytes*. Ensenadense–Lujanense (Pleistoceno Temprano–Tardío); Ecuador, Venezuela, Bolivia, Brasil, Uruguay, Argentina y México.

**Especies incluidas.** *P. scagliarum*, *P. troglodytes* y *P. tarijensis*.

**Diagnosis enmendada.** Cánido de gran tamaño pero menor a *Theriodictis*, "*Ca.*" *gezi* y *A. dirus*. Seno frontal amplio que penetra en el proceso postorbitario y se extiende caudalmente hasta la sutura frontoparietal; canal del nervio facial desplazado hacia delante del canal del nervio auditivo; arco cigomático alto con una muesca ancha para el músculo masetérico superficial; rostro corto y ancho; paladar ancho; foramen rotundo con abertura independiente del canal



aliesfenoideo; proceso paraoccipital expandido caudovernalmente; proceso coronoideo bajo y largo; proceso angular alto (rectangular) con amplias facetas infero y superointernas; I3 grande y unicuspidado, con cíngulo mesiolingual escasamente desarrollado; C1 robusto pero corto; premolares con cúspides principales gráciles; P3/p2–p3 generalmente con CAD bien desarrollada; M1 con cíngulo labial e hipocono muy reducidos; M2 con metacono reducido a una crista y 2 ó 3 raíces; m1 sin metacónido y entocónido reducido o ausente; m2 con cíngulo mesiolabial muy reducido y paracrística fuerte, talónido comprimido en sentido transversal y generalmente sin entocónido ni hipocónido diferenciados (reducidos a crestas romas de esmalte); húmero con capítulo romo (modificado de Berta, 1989; Berman, 1994).

**Distribución geográfica.** En América del Sur está presente en Argentina, Bolivia, Brasil, Ecuador, Venezuela y Uruguay (Prevosti, 2006; Prevosti *et al.*, 2009a, 2009b; Prevosti y Forasiepi, 2018) y en América Central en México (Schubert *et al.*, 2019).

**Distribución estratigráfica.** Edad Ensenadense–Lujanense (Prevosti, 2006; Prevosti *et al.*, 2009a, 2009b; Prevosti y Forasiepi, 2018; Schubert *et al.*, 2019).

### Comentarios

Si bien los individuos pertenecientes a este género presentan normalmente un menor tamaño que *Theriodictis*, “*Ca.*” *gezi* y *A. dirus*, hay cierta superposición en varias medidas craneodentarias especialmente con *Theriodictis* (Información Suplementaria online 2 y 3). Asimismo, la mayoría de los ejemplares presentan una reducción más avanzada de ciertas estructuras dentarias (*e.g.*, protocono del P4, hipocono del M1) y el entocónido del m1 está generalmente ausente o se encuentra reducido (véase más abajo).

Contrastando con los esquemas taxonómicos utilizados por autores previos (*e.g.*, Berta, 1989), se incluye a *P. tarijensis* en *Protocyon* para ser consistentes con la hipótesis filogenética obtenida (Prevosti, 2006, 2010; Austin *et al.*, 2013; Información Suplementaria online 1, Fig. S8), salvando de esta forma la monofilia de *Theriodictis* (véase más arriba). Sin embargo, con la otra topología obtenida (Información Suplementaria online 1, Fig. S7) la definición de *Protocyon* debería ampliarse e incluir a *Theriodictis*, “*Ca.*” *gezi* y las for-

mas norteamericanas de *Xenocyon*, entre otros (pero véase más arriba). Esta extensión de *Protocyon* revalidaría la interpretación de J. L. Kraglievich (1952a) quien asignó *Xenocyon texanus* a *Protocyon*. Sin embargo, se opta por la primera opción para evitar generar actos nomenclaturales nuevos sobre la base de especímenes que son muy incompletos (*e.g.*, *Theriodictis? floridensis*, *Xenocyon* de América del Norte, nuevos restos de Venezuela; Tedford *et al.*, 2009; Ruiz-Ramoni *et al.*, 2022).

En el año 2019, se publicaron los primeros restos de *P. troglodytes* fuera de América del Sur, encontrados en el Pleistoceno Tardío (12,85–38,40 ka cal. AP) de Yucatán (México; Schubert *et al.*, 2019). Más recientemente, sobre la base de restos reportados por Rincón *et al.* (2009) más otros ejemplares del sitio Orocuál S16 de Venezuela, fue descrita una nueva especie de *Protocyon* (Ruiz-Ramoni *et al.*, 2022). Más abajo se discute la situación de los restos asignados a este taxón.

#### *Protocyon scagliarum* J. L. Kraglievich, 1952a

Figura 16, Información Suplementaria online 2

*Protocyon scagliarum* J. L. Kraglievich, 1952a: 54.

*Protocyon scagliarum* Prevosti, 2007: 122; Prevosti *et al.*, 2009b: 76–78, 80; Prevosti, 2010: 457; Prevosti y Forasiepi, 2018: 94, 108 (gráfica subsecuente incorrecta).

**Holotipo.** MMP S 164: cráneo incompleto con P2–M1 izquierdos y C1 (roto), P2–M2 derechos, hemimandíbula derecha incompleta con los p1–m2 (m1 incompleto) y fragmento de hemimandíbula izquierda con los p3–p4, m1–m2 (rotos) y m3.

**Localidad tipo.** “[C]erca de Arroyo Santa Elena” (37° 51’ S; 57° 30’ O), Mar Chiquita, Buenos Aires, Argentina (Kraglievich, 1952a, p. 54).

**Diagnosis enmendada.** Paladar y rostro más angostos y arco cigomático más grácil que en *P. troglodytes*; proceso paraoccipital expandido caudovernalmente y unido a la bulla timpánica únicamente en su base; constricción postorbitaria poco marcada; premolares con C1° más altas y agudas que en *P. tarijensis*; P2–P3 y p3 con CAD bien desarrolladas; protocono del P4 pequeño, no comprimido y dirigido mesiolingualmente; hipocono del M2 no rodea mesiolingualmente

al protocono; premolares inferiores no solapados (separados por diastemas); p4 sin CAD secundaria; entocónido del m1 expresado como un cingulo bajo; metacónido del m2 ubicado distolingualmente al protocónido (modificado de Berta, 1989; Berman, 1994).

**Distribución geográfica.** Provincia de Buenos Aires, Argentina (Prevosti, 2006; Prevosti *et al.*, 2009b; Prevosti y Forasiepi, 2018).

**Distribución estratigráfica.** Edad Ensenadense tardío (Pleistoceno Medio temprano; Prevosti, 2006; Prevosti *et al.*, 2009b; Prevosti y Forasiepi, 2018).

### Materiales estudiados

MMP S 164 (holotipo): cráneo incompleto con P2–M1 izquierdos y C1 (roto), P2–M2 derechos, hemimandíbula derecha incompleta con p1–m2 (m1 incompleto) y fragmento de hemimandíbula izquierda con p3–4, m1–m2 (rotos) y m3. Procedencia geográfica: según J. L. Kraglievich (1952a, p. 54) fue encontrado en las cercanías del arroyo Santa Elena (Mar Chiquita, Buenos Aires, Argentina). Sin embargo, en la ficha del MMP indica que fue hallado cerca de Playa Santa Elena, a 2 msnm (37° 52' S; 57° 30' O; Santa Clara del Mar, Buenos Aires, Argentina; Fig. 2). Cabe destacar que esta ficha fue confeccionada con posterioridad a la publicación de J. L. Kraglievich (1952a). Procedencia estratigráfica: Ensenadense tardío (Pleistoceno Medio temprano). Restos de *Mesotherium cristatum* y *T. platensis* fueron encontrados en los niveles inferiores en la desembocadura del arroyo Santa Elena y de Playa Santa Elena (Vucetich *et al.*, 1997; Prevosti *et al.*, 2004b), los cuales permiten asignar estos niveles al Ensenadense. Además, estudios paleomagnetológicos llevados a cabo en ese punto solo encontraron sedimentos con polaridad normal correspondientes al cron Brunhes (Bidegain *et al.*, 2005; véase también Cione *et al.*, 2002; Pardiñas, 2004), por lo que puede referirse el nivel portador del MMP S 164 al Ensenadense tardío (0,78–0,5 Ma; Prevosti *et al.*, 2009b).

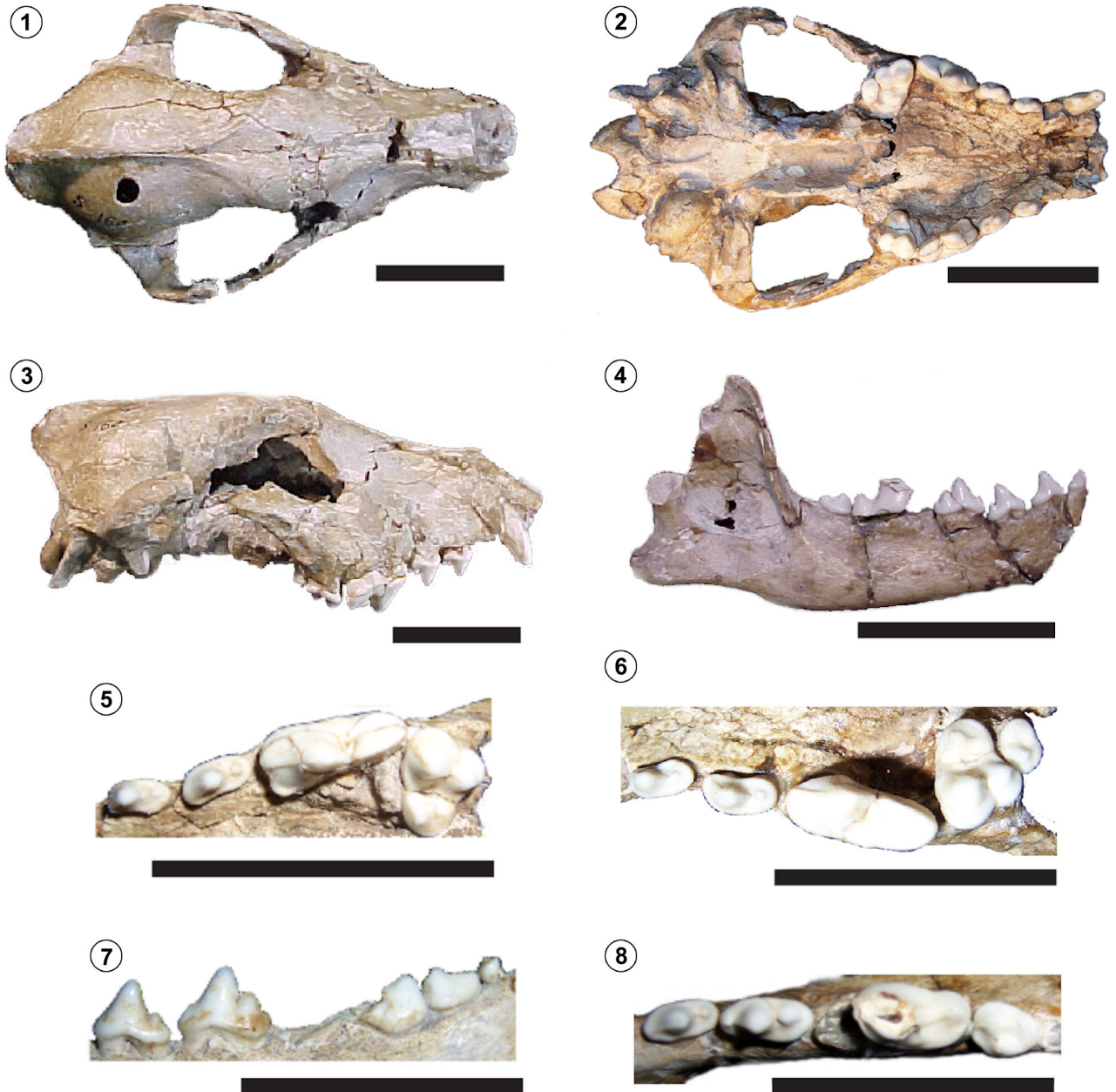
### Descripción

**Cráneo.** El holotipo fue originalmente descrito por (Kraglievich, 1952a, p. 54–62) y posteriormente por Berta (1989, p. 79–88) y Berman (1994, p. 128–129). La descripción que se brinda a continuación está orientada a la corrección y am-

pliación de las hechas previamente por estos autores, en especial de ciertos caracteres de relevancia sistemática. El cráneo se encuentra parcialmente reconstruido con yeso o masilla plástica. Se halla fragmentado y deformado, especialmente en el rostro, en el cual la mitad derecha está desplazada ventromedialmente. Los nasales, los premaxilares, la bulla derecha, el proceso paraoccipital izquierdo y los orbitoesfenoides se encuentran rotos. La superficie dorsal de los frontales está inflada y es convexa, aunque no forma un perfil abrupto, pero la parte del frontal que se encuentra inmediatamente encima de la órbita y del proceso postorbitario es deprimida. Los nasales están hundidos y el rostro roto, lo que hace que este último adquiera un perfil más abrupto de lo natural. La serie dentaria no se encuentra muy comprimida por delante de los P3, pero sí más que en el ejemplar PVE-F45 (véase más abajo). El ancho interorbitario mínimo y el ancho de la constricción postorbitaria resultan similares. La estructura externa de los frontales sugiere que los senos frontales son amplios pero que no penetran en los procesos postorbitarios, dado que existen unas pequeñas depresiones sobre la cara dorsal de estos últimos. Los procesos postorbitarios son muy cortos y están parcialmente rotos. A través de las porciones faltantes no se ven porciones de senos frontales, pero tampoco puede confirmarse que éstos no invadan la base del proceso. Los nasales se extienden un poco más allá de la sutura frontomaxilar. El paladar termina a la mitad del M2. Sobre la cara ventral de la lámina vertical del palatino izquierdo, se encuentra un pequeño foramen cerca del borde lateral del hueso. La pared lateroventral del canal aliesfenoideo es muy corta (3,7 mm de largo), por lo que el foramen rotundo se abre independientemente. Este foramen es mayor que la abertura anterior del canal aliesfenoideo. La morfología de esta región es muy parecida a la de *T. platensis*. El foramen oval y la abertura caudal del canal presentan un diámetro similar y se encuentran muy juntos dentro de una depresión oval. La caja craneana es ancha y posee un borde anterior abrupto. Las bullas son globosas, rugosas y permiten apreciar el contacto entre el ectotimpánico y el endotimpánico caudal. El meato auditivo externo está bien osificado, es ancho y llega lateralmente más allá del foramen postglenoide. El proceso estiloides (muscular) es corto y robusto. En la bulla derecha se preservó el septo intrabular anteroventral, el cual es in-

completo y solo llega hasta el borde anterior de la cresta timpánica. También se observan tres crestas transversales incompletas y más o menos verticales. Una se ubica a la mitad del meato auditivo externo y otra lo hace más oblicuamente en la mitad posterior del meato. La cresta transversal más caudal es prácticamente horizontal y casi

contacta al extremo más posterior de la cresta timpánica. El proceso mastoideo desarrolla un fuerte tubérculo que se expande caudalmente y está separado de la protuberancia basal de las crestas lambdoides por un amplio espacio cóncavo. La sutura basiesfenoides-basioccipital no está del todo obliterada. La cara ventral del basioccipital presenta un



**Figura 16.** Holotipo de *P. scagliarum* (MMP S 164): 1, cráneo en vista dorsal; 2, cráneo en vista ventral; 3, cráneo en vista lateral derecha; 4, hemimandíbula izquierda en vista lateral; 5, serie dentaria superior izquierda (P3-M1) en vista oclusal; 6, serie dentaria superior derecha (P3-M2) en vista oclusal; 7, serie dentaria inferior izquierda (p4-m3) en vista labial; 8, serie dentaria inferior derecha (p3-m2) en vista oclusal. Escala= 5 cm.

pronunciado relieve ya que posee amplias depresiones para los músculos rectos *capitis ventralis* y *capitis longus*. Los tubérculos musculares y faríngeo son muy fuertes; además, una pronunciada cresta divide longitudinalmente a esta cara en dos partes simétricas. El foramen lacerado posterior es elíptico y grande. Los procesos paraoccipitales están muy expandidos posteroventralmente y solo contactan con las bullas en el extremo más dorsal de las mismas. Con la excepción de su escaso contacto con la bulla y de estar menos expandido anteroposteriormente en su porción ventral, la morfología de este proceso es similar a la de *T. platensis*. La cresta occipital y la impresión vermicular están poco marcadas. Por detrás del inion hay dos áreas rugosas, más o menos triangulares, para los músculos *rectus capitis ventralis*. El techo del foramen magno se encuentra expandido caudalmente y presenta dos pequeñas facetas articulares en su cara superior.

El proceso coronoides es, proporcionalmente, corto y alto. El proceso angular presenta amplias facetas para la inserción de las ramas inferior y superior del músculo pterigoideo medial; está expandido dorsoventralmente y su borde dorsocaudal es recto. El lóbulo subangular está bien marcado. La cara ventral de la rama horizontal, por detrás de la sínfisis mandibular, presenta una amplia muesca rugosa para el músculo genihioides. La rama horizontal derecha muestra un foramen mentoniano debajo del p3 y otro, mayor, entre los p1 y p2. La izquierda, en cambio, tiene uno debajo del p3 y otro debajo del p2.

**Dentición.** Las raíces del I3 muestran que este incisivo era proporcionalmente grande en relación a los I1-I2. El C1 es robusto pero relativamente pequeño. El tamaño del alvéolo del P1 muestra que este premolar era grande. Los P2-P3 poseen una gran C1° aguda y algo recurvada medialmente. Por detrás hay una pequeña CAD, que es proporcionalmente mayor en el P3. La cara lingual se encuentra un poco comprimida a la altura de la C1°. El CD es pequeño. El P4 tiene una fuerte paracrista y un cíngulo lingual reducido. El protocono está reducido a un pequeño lóbulo expandido mesiolingualmente que se distingue del borde anterior del diente por la presencia de una suave escotadura. El paracono y el metacono del M1 son grandes y cónicos, alcanzando el primero el doble del tamaño del segundo. El cíngulo labial se encuentra limitado al extremo mesiolabial del paracono. El

protocono es grande y piramidal, con tres crestas desde el ápice: las post- y preprotocrista mesiolabial y distolabialmente, respectivamente, más una tercera cresta que se dirige lingualmente. Estas crestas son crenuladas. El hipocono está reducido a un cíngulo bajo, crenulado y pequeño, que se extiende desde la mitad del protocono al metacónulo. El metacónulo es una inflexión lingual de la postprotocrista. La mitad lingual de este diente se encuentra comprimida mesiodistalmente y recurvada en sentido distal. Su valle es profundo y abrupto. El cíngulo mesial se encuentra extremadamente reducido. El M2 está muy reducido, presenta un perímetro elíptico y escasas cúspides desarrolladas. Las dos raíces labiales están muy fusionadas pero son independientes distalmente. El paracono es la mayor cúspide, seguida por el protocono. El metacono y el hipocono están muy reducidos; el primero es una simple cresta y el segundo no llega a rodear al protocono. El cíngulo labial es grande en comparación con el del M1. Entre los premolares inferiores hay pequeños diastemas y la serie premolar forma un arco curvado labialmente. El p1 es grande, posee una C1° en forma de gancho y un CD que termina en una punta aguda. Los p2-p3 son más altos que los P2-P3 y su C1° está más curvada. La escotadura lingual está muy poco marcada, por lo que el perímetro de estos premolares resulta casi elíptico. El p3 tiene una gran CAD. El p4 es, proporcionalmente, más largo que los anteriores y su CAD es mayor. La crístida mesiolingual está bien desarrollada y presenta en el p4 derecho una notoria CCM, que se encuentra apenas insinuada en el izquierdo. El CD está muy comprimido transversalmente en su extremo distal y se eleva formando una diminuta CCD en el p4 derecho. En el m1 se presenta una suave protocrístida que contacta con la crístida oblicua, casi a la mitad del protocónido. El entocónido constituye un cíngulo bajo y crenulado, que rodea lingualmente al hipocónido. El hipocónido se ubica centralmente en el talónido y muestra una débil crístida transversal. El m2 es relativamente grande y su trigónido está transversalmente expandido. La paracrístida se halla muy desarrollada y se extiende un corto trecho sobre el cíngulo mesiolingual. El protocónido es la mayor cúspide del diente y contacta con el metacónido y el hipocónido por medio de dos crístidas (protocrístida y crístida oblicua, respectivamente). El metacónido es menor que el protocónido, aunque está bien desarrollado y se ubica distolingualmente

a este último. El entocónido está reducido a un cingulo bajo y el hipocónido sólo se observa como una cúspide diferenciada en el m2 derecho. El cingulo mesiolabial se encuentra poco desarrollado. El m3 posee una sección circular y sólo presenta una pequeña cúspide central (protocónido). Las piezas dentarias carecen prácticamente de desgaste dentario (grado 0–1).

### Comentarios

El conjunto de caracteres observados en este ejemplar (*e.g.*, rostro corto, dentición especializada para una dieta hipercarnívora, canal aliesfenoideo corto) lo separan de *Canis* y lo acercan a *Theriodictis*. A diferencia de este último presenta un mayor acortamiento del rostro y una mayor reducción dentaria (*e.g.*, ausencia de entocónido en el m1). El tamaño de este ejemplar es claramente menor que el de los ejemplares de *Theriodictis*. El inion es ancho, convexo y no se proyecta sobre los cóndilos occipitales. Se encuentra menos expandido caudalmente que en *T. platensis*. La frente no es abovedada, como menciona J. L. Kraglievich (1952a), y su perfil no es muy diferente del de *T. platensis* y de las especies de cánidos sudamericanos actuales. Los procesos paraoccipitales, al igual que en *Theriodictis*, están muy expandidos ventrocaudalmente, pero escasamente articulados con las bullas timpánicas. Este escaso contacto es tal cual lo describió J. L. Kraglievich (1952a) y no una confusión como especulan Cartelle y Langguth (1999). Este rasgo lo distingue del resto de los grandes cánidos sudamericanos, incluyendo a las otras formas congénéricas. El proceso coronoides está más comprimido anteroposteriormente que en *T. platensis* y que en algunos ejemplares de *Protocyon*. Los premolares (especialmente los inferiores) están menos comprimidos lingualmente al nivel de la C1°, por lo que son algo más elípticos que en *T. platensis*. J. L. Kraglievich (1952a) y Berman (1994) señalaron que el m3 sólo está presente en la hemimandíbula derecha del MMP S 164, faltando naturalmente en la izquierda. Sin embargo, puede observarse en esta última un pequeño alvéolo correspondiente a este molar, el cual está en parte relleno de carbonato de calcio ("tosca"). Las medidas de holotipo de *P. scagliarum* (Información Suplementaria online 2 y 3) son, en su mayoría, menores a las de *T. platensis*, pero se superponen con las de *P. troglodytes* y *P. tarijensis*.

El MMP S 164 se diferencia de los cráneos conocidos de *P. troglodytes* (*e.g.*, PUCMG 7208/02, Cartelle y Langguth, 1999: fig. 2; PVE-F45; MLP 04-VII-11-1) en que el arco cigomático es más grácil, mientras el rostro y el paladar son más angostos. Estas diferencias no parecen deberse a la fragmentación y deformación que sufrió el ejemplar o al estadio ontogenético. Es difícil evaluar estos caracteres con respecto a *P. tarijensis*. Sin embargo, varios caracteres dentarios permiten diferenciar a estas especies (véase más abajo). Por otro lado, la condición del proceso paraoccipital es única entre los cánidos sudamericanos (véase más arriba). En comparación con la dentición inferior, la rama horizontal de la mandíbula es proporcionalmente más baja que en *P. troglodytes* (MNHN NUA 91 y el MLP 89-XI-20-1, asemejándose al MLP 04-VII-10-1). Sus premolares (especialmente los p2–p4) presentan una sección más elíptica, con una sección anterior más ancha que en los otros ejemplares del género. A diferencia de algunos ejemplares de *P. troglodytes* (EPN V 2871; EPN V 2872; NHMD ZMK 1/1845:2157), los p2–p3 no están solapados. El m2 tiene un trigónido proporcionalmente más ancho, con relación al largo del diente, que en *P. troglodytes*, (MLP 04-VII-10-1, MNHN NUA 91 y MLP 89-XXI-20-1). Además, en el MMP S 164 el metacónido del m2 se ubica linguocaudalmente al protocónido.

Algunas asimetrías de la dentición ponen en evidencia la variación de ciertos caracteres dentarios. Entre estos, la CCM solo se encuentra bien desarrollada en el p4 derecho (está prácticamente ausente en el izquierdo) y el hipocónido solo existe como una cúspide diferenciada en el m2 derecho, desacreditando su validez como caracteres diagnósticos.

*Protocyon scagliarum* se distingue de *P. tarijensis* por los siguientes caracteres: los premolares poseen una sección transversal elíptica y C1° más agudas y altas; el protocono del P4 se dirige más mesiolingualmente y no está separado del borde mesial del diente por una amplia escotadura; las CAD de los P3/p3 son más grandes; el hipocono del M2 no rodea al protocono; el entocónido del m1 está más reducido (prácticamente ausente) y el metacónido del m2 está más desarrollado. Además, en el único m2 estudiado de *P. tarijensis* (MNHN TAR 758) el metacónido falta por completo. Cabe reiterar que, como ya fue indicado más arriba, el valor taxonómico de algunos de estos caracteres (*e.g.*, presencia y



desarrollo de CAD en los P3/p3) es cuestionable.

El escaso desgaste dentario (grado 0–1) y la presencia de una sutura basioccipital-basiesfenoides no completamente obliterada indican que el MMP S 164 perteneció a un ejemplar subadulto o adulto-joven.

Cartelle y Langguth (1999, p. 381) (véase también Paula Couto, 1979, p. 324) sugirieron que *P. scagliarum* es sólo una variedad geográfica de *P. troglodytes*. Las escasas diferencias dentarias entre estas dos especies apoyan la opinión de estos autores. Sin embargo, varios caracteres craneanos (e.g., forma del proceso paraoccipital) la contradicen. Estos previenen de sinonimizarlas, por lo menos hasta contar con un mayor número de ejemplares más completos que permitan conocer la variación existente en el grupo.

En mi tesis doctoral (Prevosti, 2006), siguiendo una interpretación errónea del artículo 31.1.2 del Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (ICZN, 1999; Gardner y Hayssen, 2004), por haber sido dedicada la especie a Lorenzo y Galileo J. Scaglia propuse enmendar el nombre de esta especie cambiando su terminación de *arum* a *orum*. Sin embargo, esta enmienda no es correcta y el epíteto específico de *P. scagliarum* es correcto de acuerdo a las normas del latín (N. Cazzaniga, com. pers.). Lamentablemente, este nombre fue mencionado en la publicación de un resumen de mi tesis y luego seguido en algunas publicaciones (véase más arriba).

#### *Protocyon troglodytes* (Lund, 1838)

Figuras 1, 17–18, Información Suplementaria online 2

*Canis spelaeus* Lund, 1837: 324–325 (*non* Goldfuss, 1823).

*Canis troglodytes* Lund, 1838: 60.

*Canis troglodites* Lund, 1839a: 223 (*lapsus pro Ca. troglodytes*).

*Palaeocyon troglodytes* (Lund, 1838) Lund, 1843: 50–54.

*Palaeocyon validus* Lund, 1843: 54; Winge, 1895: 81.

*Canis lycodes* Lund, 1843: 87; Winge, 1895: 81.

*Canis musculosus* Ameghino, 1882: 38 (*nomen nudum*).

(?) *Palaeospeothos colomae* Spillmann, 1942: 380 (*nomen nudum*).

(?) *Palaeospeothos colomae* Spillmann, 1948: 261 (*nomen nudum*).

*Protocyon* sp. Hoffstetter, 1949: 8.

*Protocyon troglodytes* (Lund, 1838) Paula Couto en Lund (1950: 103).

*Protocyon orcesi* Hoffstetter, 1952: 141.

*Theriodictis* sp. MacFadden y Wolff, 1981: 774 (*partim*).

**Sintipo.** NHMD ZMK 1/1845:251: M2 izquierdo; NHMD ZMK 1/1845:228: P4 izquierdo; NHMD ZMK 1/1845:257: I2 iz-

quierdo (*cf.* Berta y Marshall, 1978; Mones, 1986).

**Localidad tipo.** Lapa a Pedra dos Indios 1 (19° 31' 18,38" S; 44° 00' 16,01" O; Minas Gerais, Brasil; Fig. 2), Pleistoceno Medio–Holoceno Temprano. Bonaerense–Lujanense (Prevosti, 2006; Prevosti *et al.*, 2009b).

**Diagnos enmendada.** Rostro y paladar anchos, más anchos que en *P. scagliarum*; arcadas cigomáticas robustas y expandidas lateralmente; proceso paraoccipital ampliamente en contacto con la bulla timpánica; canal del nervio facial desplazado anteriormente con respecto al canal del nervio auditivo; senos frontales expandidos que invaden los procesos postorbitarios y llegan, caudalmente, a la sutura frontoparietal; m1 con entocónido reducido a un cingulo lingual bajo; metacónido del m1 generalmente ausente; M2 con 2 ó 3 raíces; m2 con entocónido/hipocónido reducido a ausente; metacónido del m2 ubicado al mismo nivel o mesialmente al borde posterior del protocónido; p4 sin CAD secundaria (modificada de Berta, 1989).

**Distribución geográfica.** Argentina, Bolivia, Brasil, Ecuador, México, Uruguay y Venezuela, (Prevosti *et al.*, 2009a, 2009b; Prevosti y Forasiepi, 2018; Schubert *et al.*, 2019).

**Distribución estratigráfica.** Edad Ensenadense–Lujanense (*ca.* 1,8–0,01 Ma; Prevosti, 2006; Prevosti *et al.*, 2009a, 2009b; Prevosti y Forasiepi, 2018; Schubert *et al.*, 2019).

#### Materiales estudiados

NHMD ZMK 1/1845:5700: fragmento de hemimandíbula derecha con los m1–m3 y el proceso coronoides; NHMD ZMK 1/1845:5697/98: fragmento de hemimaxilar y premaxilar izquierdo con los I3–M1. Procedencia geográfica: Lapa da Escrivania N° 5 (19° 26' 50" S; 43° 6' 6" O; Minas Gerais, Brasil; Fig. 2). Procedencia estratigráfica: Pleistoceno Medio?–Tardío (Bonaerense?–Lujanense). Este sitio cuenta con 5 fechados radiocarbónicos en torno a 16 ka <sup>14</sup>C AP y uno *ca.* 9 ka <sup>14</sup>C AP (Auler *et al.*, 2006). Esto es congruente con la asignación de las faunas de vertebrados de las cavernas cársticas de Brasil al Pleistoceno más tardío que hace Cartelle (1999) (véase también Cartelle, 2020), quien considera que son relativamente sincrónicas. Existe una datación radiocarbónica asociada a los ejemplares de *P. troglodytes* hallados en Toca da Boa Vista (Campo Formoso, Bahía), que indica que éstos tienen *ca.* 20 ka <sup>14</sup>C AP (Cartelle y Langguth, 1999). Otros fechados, empleando tanto radio-

carbono como otras técnicas de datación ("Electrospin Resonance", termoluminiscencia, serie del uranio) y el análisis tafonómico realizado en otras cavernas de Brasil indica que estos depósitos de relleno de cuevas pueden tener un rango temporal amplio (350–9 ka cal. AP; Auler *et al.*, 2006; Prevosti *et al.*, 2009b).

NHMD ZMK 1/1845:2157: fragmento de hemimandíbula izquierda con c1, p2–4. Procedencia geográfica: Lapa dos Tatus (19° 39' S; 43° 53' O; Lagoa Santa, Minas Gerais, Brasil; Fig. 2). Procedencia estratigráfica: Pleistoceno Medio?–Tardío (Bonaerense?–Lujanense). Dos dataciones <sup>14</sup>C brindaron edades cercanas a 14 ka <sup>14</sup>C AP (Auler *et al.*, 2006, pero véase discusión en NHMD ZMK 1/1845:5700).

NHMD ZMK 1/1845:251 (sintipo de *Canis troglodytes* Lund, 1838): M2 izquierdo; NHMD ZMK 1/1845:228 (sintipo de *Canis troglodytes* Lund, 1838): P4 izquierdo; NHMD ZMK 1/1845:257 (sintipo de *Canis troglodytes* Lund, 1838): I2 izquierdo. Procedencia geográfica: Lapa da Pedra dos Indios 1 (19° 31' 18,38" S; 44° 00' 16,01" O; Minas Gerais, Brasil; Fig. 2). Procedencia estratigráfica: Pleistoceno Medio?–Tardío (Bonaerense?–Lujanense). Véase discusión en NHMD ZMK 1/1845:5700.

NHMD ZMK 1/1845:6581: fragmento de hemimandíbula izquierda con dp4, dp2, p1, m1 (dentro de su alvéolo); NHMD ZMK 1/1845:6579: fragmento de hemimandíbula izquierda con dp4, dp2, p1 y m1 (dentro de su cripta). Procedencia geográfica: Lapa da Escrivania N° 11, Lagoa Santa (19° 26' 50" S; 43° 6' 6" O; Minas Gerais, Brasil; Fig. 2). Procedencia estratigráfica: Pleistoceno Medio?–Tardío (Bonaerense?–Lujanense). Véase discusión en NHMD ZMK 1/1845:5700.

MNRJ 3231: M1 derecho. Procedencia geográfica: Tanque 3 de João Cativo (3° 29' S; 39° 35' O; Itapipoca, Ceará, Brasil; Fig. 2) (Gomide, 1989). Procedencia estratigráfica: Pleistoceno Tardío (Lujanense).

EPN V 2871 (y calotipo MNHN LAR 46; holotipo de *P. orcesi*): hemimandíbula izquierda incompleta, con los c1, p2–m2 y los alvéolos de los i2–i3; MNHN LAR 241 (paratipo de *P. orcesi*; ex EPN V 2874): m1 izquierdo sin la raíz anterior; MNHN LAR 242: talónido de m1 derecho; EPN V 2872 (paratipo de *P. orcesi*): fragmento de hemimandíbula derecha con los p1–p2 y p3, p4 y m2 aislados; EPN V 2877 (paratipo de *P. orcesi*): M1 izquierdo. Procedencia geográfica: La Carolina (2° 12' S; 80° 58' O; Santa Elena, Ecuador; Fig. 2). Proce-

dencia estratigráfica: Pleistoceno Tardío (Lujanense). La fauna encontrada en este sitio fue asignada al Lujanense (Caroliniense de Hoffstetter, 1952; véase Berta, 1989) y cuenta con una datación radiocarbonica (no calibrada) de 18,4±0,6 ka <sup>14</sup>C AP (Churcher, 1966; Lindsey y Seymour, 2015).

MBLUZ P 4498: P4 izquierdo; MBLUZ P 2337: fragmento de hemimandíbula derecha con el m1; MBLUZ P 2579: fragmento de hemimandíbula izquierda con el m1; MBLUZ P 2626: P3 derecho?; MBLUZ P 2541: P2 derecho?; MBLUZ P 4351: P2 izquierdo?; MBLUZ P 4727: P3 izquierdo?; MBLUZ P 2393: p2 izquierdo; MBLUZ P 3953: P2 izquierdo?; MBLUZ P 2221: P3 izquierdo?; MBLUZ P 3896: fragmento de hemimandibular derecho, con los alvéolos de los p2–p3; MBLUZ P 4726: fragmento de hemimaxilar izquierdo con el P3 dentro de su alvéolo. Procedencia geográfica: Inciarte, "Pozo" N° 198 (10° 47' N, 72° 14' O; Zulia, Venezuela; Fig. 2). Procedencia estratigráfica: Pleistoceno Tardío ("Lujanense"). Los niveles portadores fueron datados entre 25,5±0,6 ka <sup>14</sup>C AP y 27,98±0,37 ka <sup>14</sup>C AP (Jull *et al.*, 2004; Prevosti y Rincón, 2007).

MNHN NUA 91: fragmento de hemimandíbula izquierda con parte del proceso coronoide y los m1–m2. Procedencia geográfica: Ñuapua (20° 52' S; 63° 04' O; Chuquisaca, Bolivia; Fig. 2). Procedencia estratigráfica: Pleistoceno Tardío (Lujanense). Fue encontrado en sedimentos de polaridad normal del Cron Brunhes (<0,78 Ma, "Ñuapua 1"; véase Hoffstetter, 1968; MacFadden y Wolff, 1981). Este nivel estratigráfico correspondería al Pleistoceno superior (Brunhes; MacFadden y Wolff, 1981), aunque podría ser algo más antiguo ("Ensenadense tardío"; Marshall *et al.*, 1984; Prevosti *et al.*, 2009b).

PVE-F45 (ex CTES PZ 7278): cráneo incompleto, conservando gran parte del rostro, el arco cigomático derecho, una porción de la caja craneana, el petroso derecho y los I1–I3, C, P2–M2 derechos y I1–P3 izquierdos. Procedencia geográfica: barrancas del río Bermejo frente a la localidad de Presidencia Roca, situada aproximadamente a 150 km al NO de Resistencia (Chaco), sobre la ruta provincial N° 3 (27° 60' S; 59° 22' O; Formosa, Argentina; Fig. 2). Procedencia estratigráfica: Pleistoceno Tardío (Lujanense). La geología del perfil de esta localidad, la fauna recolectada en otros yacimientos y las escasas dataciones existentes para faunas

pleistocénicas de la provincia parece indicar que el nivel portador se depositó durante el Pleistoceno Tardío (Lujanense) (véase Prevosti *et al.*, 2005; Kruck *et al.*, 2011; Prevosti y Schubert, 2013; Zurita *et al.*, 2014).

MCPU-PV 148: fragmento de maxilar izquierdo con los P4–M1. Procedencia geográfica: Arroyo el Chuí (32° 11' S; 42° 57' O; Rio Grande do Sul, Brasil; Fig. 2). Procedencia estratigráfica: Pleistoceno Tardío (Lujanense). Fue encontrado en la Formación Santa Vitória ("Barreira III"). Oliveira (1999) correlaciona esta formación con el Lujanense de la región pampeana, basándose en la presencia de *Equus (Amerhippus) neogeus* y *Doedicurus clavicaudatus* (véase Oliveira *et al.*, 2005).

MLP 89-XI-20-1: hemimandíbula izquierda incompleta con los c1, p2–m2, fragmento de hemimandíbula derecha

con los p3–m2, c1 derecho aislado, húmero derecho incompleto, tibia derecha, metacarpiano 5 derecho, metatarsianos tercero a cuarto derechos y tercero y quinto izquierdos. Procedencia geográfica: Mercedes (34° 39' S; 59° 26' O; Buenos Aires, Argentina; Fig. 2). Procedencia estratigráfica: Edad Lujanense (Pleistoceno Tardío). Un fechado taxón <sup>14</sup>C (sin calibrar) acotó la edad de este espécimen en 17,34 ka <sup>14</sup>C AP (Prevosti y Schubert, 2013).

MLP 04-VII-10-1 (CI S/N° a): fragmento de hemimandíbula izquierda, con parte del proceso coronoides, i1–m2 y el alvéolo del m3, fragmento de hemimandíbula derecha con i2–p1; el ejemplar depositado en el MLP es una réplica de la dentición. Procedencia geográfica: Camet Norte, 200 m al N de las "Facies Camet Norte de la Formación Santa Clara"

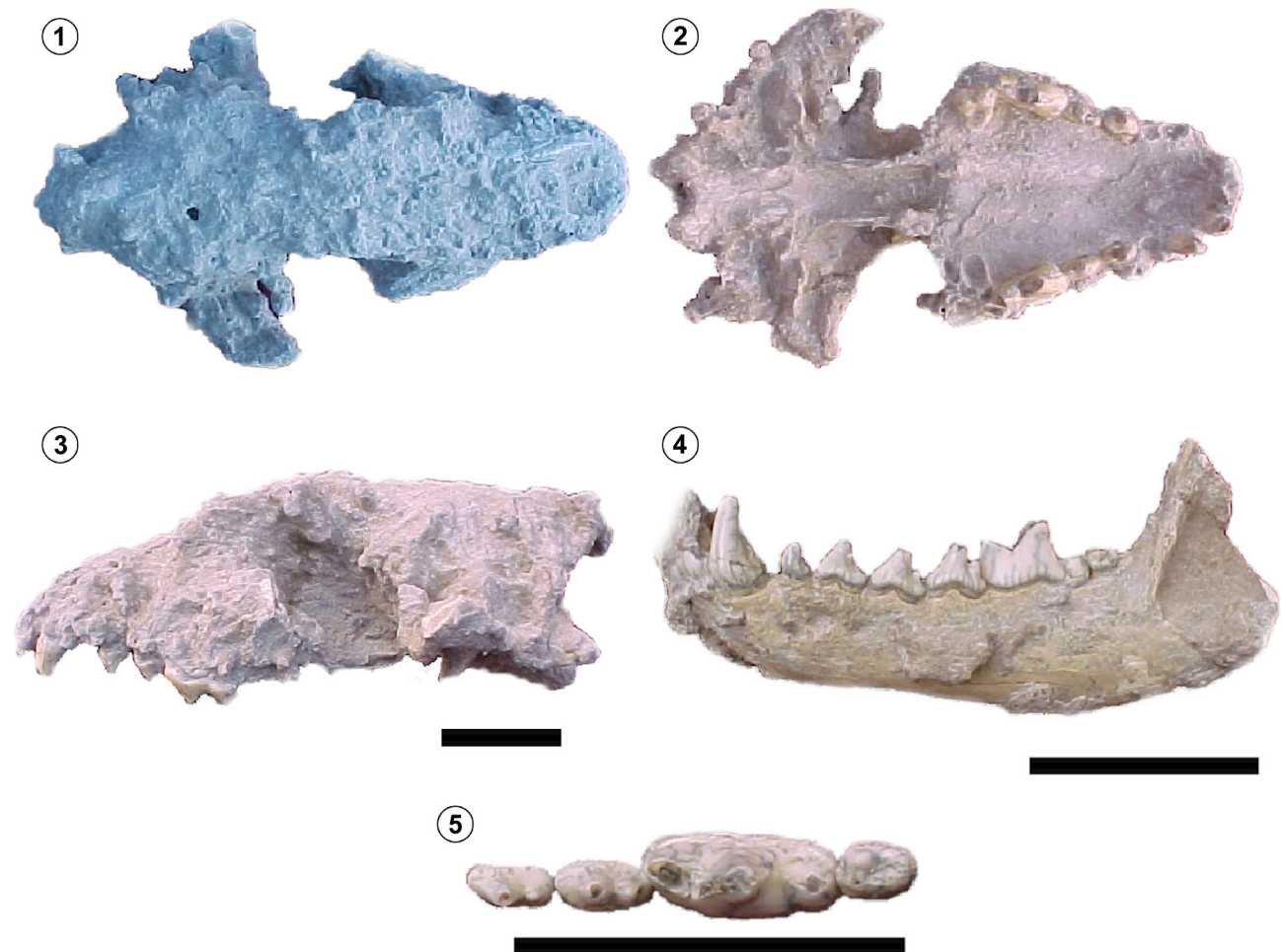


Figura 17. Cráneo y dentición de *P. troglodytes*. 1, 2 y 3, cráneo en vista dorsal, ventral y lateral izquierda, respectivamente (PVE-F45 y MLP 04-VII-11-1); 4, hemimandíbula izquierda incompleta en vista lateral (MLP 04-VII-10-1); 5, serie dentaria inferior izquierda (p3–m2) en vista oclusal (MLP 04-VII-10-1). Escala= 5 cm.

(véase Schnack *et al.*, 1982; Fasano *et al.*, 1984; Pardiñas *et al.*, 1998) (37° 49' S; 57° 29' O; Mar Chiquita, Buenos Aires, Argentina; Fig. 2). Procedencia estratigráfica: Edad Ensenadense tardío?. Este ejemplar fue encontrado en la restinga de la playa. Según Pardiñas *et al.* (1998), se correlacionan con los niveles basales que afloran en la desembocadura del arroyo Santa Elena, en los cuales fueron encontrados restos de *Mesotherium cristatum* y otros mamíferos ensenadenses. Las barrancas costeras ubicadas al norte de Mar del Plata pierden potencia hacia el norte de Santa Clara del Mar. Por ejemplo, en Félix U. Camet afloran, en la base de la barranca, sedimentos ensenadenses con polaridad reversa (>0,78 Ma; Bidegain *et al.*, 1998), mientras que en la desembocadura del arroyo Santa Elena, los sedimentos más antiguos son ensenadenses de polaridad normal (<de 0,78 Ma; Cione *et al.*, 2002; Bidegain *et al.*, 2005). En las barrancas de Camet Norte fueron encontrados restos de mamíferos postensenadenses (*i.e.*, Bonaerense-Lujanense; Pardiñas *et al.*, 1998; Cotte *et al.*, 2018) y, hasta el momento, no se coleccionaron mamíferos Ensenadenses en la restinga. Por tal motivo, la asignación de este resto al Ensenadense debe ser corroborada.

MLP 04-VII-11-1 (C I S/N° b): cráneo incompleto, con los I3, C1, P3-P4 izquierdos y los P2-M1 derechos y atlas incompleto; el ejemplar depositado en el MLP es una réplica de la dentición. Procedencia geográfica: Camet Norte, 300 m al norte de las "Facies Camet Norte de la Formación Santa Clara" (véase Schnack *et al.*, 1982, Fasano *et al.*, 1984; Pardiñas *et al.*, 1998) (37° 49' S; 57° 29' O; Mar Chiquita, Buenos Aires, Argentina; Fig. 2). Procedencia estratigráfica: Edad Bonaerense-Lujanense. Estos fósiles fueron encontrados en un nivel limo arenoso color marrón claro (10YR 6/3), que contiene varias costras calcáreas y un espesor de 1-1,5 m. Este nivel constituye los niveles medios de la barranca, que está formada por la Formación Santa Clara (Schnack *et al.*, 1982). Estos niveles contienen mamíferos "postensenadenses" (Pardiñas *et al.*, 1998; Cotte *et al.*, 2018) y, según Schnack *et al.* (1982), fueron encontrados restos de *Equus* sp. en esta formación, aunque no indicaron de qué nivel fueron recolectados. Este último hallazgo podría indicar que la mayor parte de esta secuencia se depositó durante el Lujanense, ya que *Equus* recién es registrado en la región pampeana durante dicha edad (Cione y Tonni, 1999). Las

dataciones radiocarbónicas y de trazas de fisión realizadas en niveles suprayacentes de 21±7 ka AP (Bigazzi *et al.*, 1995), 17,880±0,06 a 24,730±0,11 <sup>14</sup>C ka AP (Pardiñas *et al.*, 1998; Cotte *et al.*, 2018) y 21±0,7 <sup>14</sup>C ka AP (Osterrieth *et al.*, 2005), limitan la edad mínima del MLP 04-VII-11-1.

MCNN 941: hemimandíbula izquierda incompleta, edéntula, pero con la serie alveolar casi completa (alvéolos de los c1-m3). Procedencia geográfica: Playa Quequén (38° 32' S; 58° 42' O; Lobería, Buenos Aires, Argentina; Fig. 2). Procedencia estratigráfica: Ensenadense? Fue encontrado en los limos basales de Playa Quequén, cerca de la desembocadura del río Quequén Grande (Berman, 1994). Tonni *et al.* (1996), sobre la base de la fauna recolectada, indican una edad Ensenadense para las unidades de los términos inferiores de las barrancas ubicadas al ENE de la desembocadura del río Quequén Grande.

MNPA V 276: fragmento de hemimandíbula izquierda con el cóndilo y parte de la rama ascendente y el proceso angular, con p4-m2 (incompletos) y el alvéolo del m3; MNPA V 294G: M1 izquierdo. Procedencia geográfica: Tarija (21° 31' S; 64° 44' O; Tarija, Bolivia; Fig. 2). Procedencia estratigráfica: Ensenadense? (Pleistoceno Medio-Tardío?). Véase comentarios en *P. tarijensis* (MACN-Pv 1452; véase más abajo).

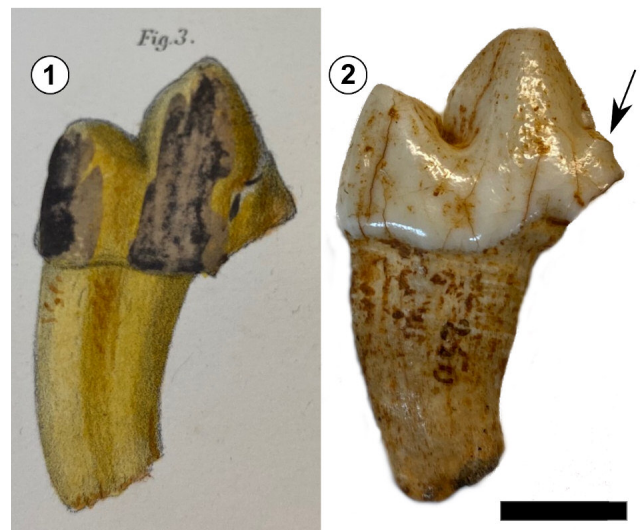


Figura 18. Holotipo de *Canis lycodes* (NHMD ZMK 1/1845:250), m1 derecho en vista lingual, sinónimo junior de *P. troglodytes*: 1, copia del dibujo original en Lund, 1843 (Tab. XLV, fig. 3); 2, fotografía del material; la flecha negra muestra la ubicación del metacónido. Escala= 1 cm.



UF 26911: fragmento de proceso cigomático del temporal izquierdo, fragmento de hemimaxilar izquierdo con P3 y mitad anterior de P4, hemimandíbula derecha incompleta con p3-m1 rotos y m2-m3, hemimandíbula izquierda incompleta con m1-m3, M2 izquierdo aislado, P2 derecho aislado (UF 26911a), P3 derecho aislado (UF 26911b), metacarpianos segundo a cuarto derechos. Procedencia geográfica: San Pedro, Tarija (aproximadamente 21° 31' S; 64° 44' O, Bolivia; Fig. 2). Procedencia estratigráfica: Unidad 10 del Perfil paleomagnético de MacFadden y Wolff (1981) y MacFadden (2000). Esta unidad posee polaridad normal y fue asignada al cron Brunhes (MacFadden y Wolff, 1981; MacFadden, 2000), por lo que la edad de estos especímenes es <0,78 Ma.

PUCMG 7208/02 (ex IGM 1): cráneo casi completo, con arco cigomático izquierdo, occipital y parietales rotos y carente de M2 izquierdo, hemimandíbula derecha con i1-m3, hemimandíbula izquierda con proceso coronoideo roto y i1-m3, postcráneo casi completo; PUCMG 7214: premaxilar y fragmento de hemimaxilar izquierdos con M1, premaxilar derecho, fragmento de hemimaxilar con P3, fragmento de hemimaxilar con M1, fragmentos varios del cráneo (frontales, arco cigomático, petrosos), fragmento de hemimandíbula izquierda con raíces de i3-c1 y p2 y con p1, p3-m2, fragmento de hemimandíbula izquierda con parte del cóndilo, fragmento de hemimandíbula derecha con raíz de c1, p3 y p4 roto, m1 derecho, P4 derecho, C1 derecho, fragmentos de postcráneo (Información Suplementaria online 2); PUCMG 7207 (ex IGM 10): hemimandíbula derecha con proceso coronoideo incompleto y con c1, p2-p3, m1-m3; PUCMG 7206 (ex IGM 9): hemimandíbula izquierda incompleta con p3 y m1 (véase Cartelle y Langguth, 1999). Procedencia geográfica: Toca da Boa Vista (10° 9' 45" S; 40° 51' 35" O; Campo Formoso, Bahía, Brasil; Fig. 2). Procedencia estratigráfica: Pleistoceno Tardío (Lujanense). Un nivel con murciélagos que se encontraba por debajo del PUCMG 7208/02 fue datado (<sup>14</sup>C no calibrado) en 20,060 ka<sup>14</sup>C AP ka<sup>14</sup>C AP y otro sobre guano de murciélago de otro sitio de la misma cueva mayor a 46,150 ka<sup>14</sup>C AP). Dos dataciones basadas en la serie del uranio, del nivel datado por Cartelle y Langguth (1999), arrojaron edades similares (15,741-15,865 ka cal. AP), pero una estalagmita fechada con este método brindó una cronología considerablemente mayor

(109,744 ka cal. AP; Auler *et al.*, 2006).

MACNU 95: fragmento de hemimandíbula izquierda con c1-m2 (m1 roto). Procedencia geográfica: Arroyo Sopas, 500 m río arriba del Puente del Paso Muñoz (31°15' S; 57° 00' O; Salto, Uruguay; Fig. 2). Procedencia estratigráfica: Pleistoceno Tardío (Lujanense). Este resto fue encontrado en la Formación Sopas, la cual contiene una fauna lujanense y dataciones que indican Pleistoceno Tardío (58,3-10 ka AP; véase Prevosti *et al.*, 2009a, 2009b; Prevosti y Schubert, 2013; véase Ubilla y Martínez, 2016).

DP 5867: cráneo con el rostro roto y los P2-P4 izquierdos (P4 roto) y los P3-M1 derechos, hemimandíbula derecha incompleta con p3-m2. Procedencia geográfica: Hoyo Negro (20° 18' 55" N; 87° 25' 53" O; Quintana Roo, México; Fig. 2). Procedencia estratigráfica: los depósitos de la cueva tienen fechados <sup>14</sup>C correspondientes al Pleistoceno Tardío (38,400-12,850 ka <sup>14</sup>C AP; Schubert *et al.*, 2019).

MCN.P. 758: cráneo casi completo (arco cigomático izquierdo, bulla izquierda y extremo anterior de premaxilar derecho rotos) con P2-M1 izquierdos y P4-M1 rotos. Se encuentra en gran parte recubierto por carbonatos. Procedencia geográfica: Gruta Clarabela (24° 38' S; 49° 32' O; Paraná, Brasil; Fig. 2) (Born y Sedor, 2001). Procedencia estratigráfica: Pleistoceno Tardío? (Lujanense?). En el mismo sitio fueron encontrados restos de cérvidos y tayassúidos también incrustados en carbonatos (Born y Sedor, 2001; Vasconcelos *et al.*, 2018).

MNHN EQN 20 (ex MNHN GMT 1): hemimandíbula izquierda incompleta con el c1 roto dentro del alvéolo, p2-m2 y alvéolo de m3 (Información Suplementaria online 1, Fig. S13). El alvéolo del p1 parece estar reabsorbido y obliterado por crecimiento óseo. Procedencia geográfica: Guamote (1° 55' S; 78° 42' O; Chimborazo, Ecuador; Fig. 2). Procedencia estratigráfica: Pleistoceno Tardío? Berta (1989) menciona que fue encontrado junto a restos de *Glossotherium*, *Equus* y *Palaeolama* en niveles del Lujanense en sentido amplio, incluyendo al Bonaerense de Cione y Tonni (1999, 2001).

## Descripción

**Cráneo.** El rostro es corto, ancho y no está comprimido por detrás de los caninos. La arcada cigomática es muy robusta y presenta una gran muesca en donde se originaba el músculo masetérico superficial, en tanto que el paladar es



proporcionalmente ancho. El foramen infraorbitario se encuentra sobre el borde posterior del P3 y presenta una sección elíptica. El borde anterior de la órbita se posiciona sobre el surco carnívero del P4. La frente es plana y los nasales cortos y anchos. Estos se extienden por detrás de la sutura frontoparietal y están transversalmente poco comprimidos al nivel de los P3. La abertura nasal es proporcionalmente ancha. Los forámenes incisivos son grandes, arriñonados y llegan posteriormente hasta los P1. Los yuga alveolarios del maxilar están bien marcados. La sutura maxilar/palatino se encuentra sobre el borde anterior del P4, el foramen palatino mayor a la mitad de este mismo premolar y el foramen palatino menor a la mitad del M1. El paladar óseo termina inmediatamente por detrás del M1. La espina nasal del palatino es corta y robusta. La incisión palatina está bien marcada. Sobre la cara ventral de la lámina vertical izquierda, cerca de su unión con la lámina horizontal, en el PVE-F45 hay un corto canal, de escaso diámetro, que recuerda a un foramen, que se encuentra en una posición similar en *T. platensis*. La fosa mesopterigoidea es muy ancha. El foramen palatino caudal no está dividido. Medio centímetro por detrás hay un foramen pequeño. El yugal contacta con el lagrimal. Este último presenta una amplia fosa lagrimal y un tubérculo robusto. Los procesos postorbitarios del frontal se encuentran poco desarrollados y deprimidos en su extremo dorsocaudal. Las líneas temporales se unen por detrás de la constricción postorbitaria, formando una cresta sagital relativamente baja y robusta. Por delante de estas líneas, el frontal es cóncavo. En relación con el ancho interorbitario mínimo, la constricción postorbitaria es proporcionalmente ancha. Los senos frontales son amplios y, aparentemente, penetran en los procesos postorbitarios. Están caudalmente muy expandidos pero no se puede determinar si llegan o sobrepasan a la sutura frontoparietal. En su porción caudal, los senos frontales están separados en una amplia cámara caudolateral y otra cámara más pequeña mediorostralmente a la primera. El límite anterolateral de la caja craneana es abrupto y lateralmente expandido, formando una pared que es casi perpendicular al plano sagital. El PVE-F45 conserva parte de la región anterior de la bulla timpánica derecha, en la que pueden verse el canal carotídeo y el septo intrabular anteroventral. El promontorio está poco inflado. Mediocaudalmente al promontorio se en-

cuentra una profunda faceta elíptica, que está ubicada en un plano más ventral al canal carotídeo. La fenestra coclear es circular y mayor que la vestibular. En la cara ventral del petroso se presenta la fosa muscular para el tensor del tímpano y, por detrás de esta fosa, el receso epitimpánico, que es un poco menor. Entre este receso y la fenestra vestibular corre el canal para el nervio facial. Sobre el borde posterior hay un pequeño canal que corre transversalmente, que alojaba a la rama auricular del nervio vago. En la cara cerebelar, la fosa subarcuata es poco profunda y amplia, pero esto puede deberse a que sus bordes están parcialmente rotos. El meato auditivo interno es elíptico, estando el canal para el nervio facial muy comprimido dorsoventralmente. Dicho canal se ubica rostradorsalmente al canal para el nervio auditivo, este último es subcircular y de mayor diámetro. El puente óseo dorsal al meato auditivo interno se ensancha rostralmente y lleva en su extremo anterior un fuerte tubérculo. Por detrás de la fosa subarcuata hay dos áreas suavemente cóncavas. Una es subtriangular, pequeña y se inclina medialmente. La otra, ubicada ventralmente a la primera, es casi vertical y limita caudalmente al meato auditivo interno. Medialmente al meato, en la cara medial del petroso, hay una superficie bien expandida, más o menos plana, que inclina suavemente hacia el centro y termina en una pequeña repisa. Enfrentado al canal para el nervio auditivo, proyectándose sobre esta repisa, hay un pequeño tubérculo. La escotadura yugular está poco marcada. En esta se ve la abertura del canalículo coclear. Un pequeño canal corre a lo largo de la base de la cresta petrosal, sobre su cara caudal. El borde dorsomedial del petroso es cóncavo y forma el techo del canal petrooccipital para el seno petrosal inferior.

El cráneo del MLP 04-VII-11-1 se encuentra articulado al atlas y ambos están recubiertos por carbonato de calcio, lo que impide observar detalles de su morfología. Sin embargo, su apariencia general coincide marcadamente con la descripción brindada más arriba. Además pueden agregarse otros caracteres a la misma. El inion es ancho, convexo y no se proyecta sobre los cóndilos que sobresalen caudalmente. Parte del occipital se extiende sobre el foramen mágnium formando una repisa y el proceso paraoccipital lo hace ventrocaudalmente. Los tubérculos musculares y faríngeo son bien conspicuos.

El lóbulo subangular de la mandíbula se encuentra bien

desarrollado y, sobre la cara interna del proceso angular, puede verse una ancha faceta. La rama horizontal es robusta, con un marcado lóbulo subangular. La cara lateral es convexa y presenta un foramen mentoniano por debajo de la raíz posterior del p3 y tres entre los c1-p1 (MNHN LAR 46). El número, tamaño y ubicación de estos forámenes es variable. Por ejemplo, en el EPN V 2872 hay un gran foramen mentoniano debajo del p1, mientras que en el MLP 89-XI-20-1 se observa, además del mencionado, uno entre los p3-p4 (hemimandíbula izquierda) o hacia la mitad distal del p3 (hemimandíbula derecha). El proceso coronoides es bajo y largo. El proceso angular es alto y está expandido caudalmente más allá del cóndilo mandibular. Las facetas supero e inferointerna son anchas. Presenta una sínfisis robusta, que está muy expandida medialmente y que llega distalmente hasta el borde mesial del p3. La fosa masetérica es profunda y el borde anterior del proceso coronoides está expandido lateralmente, especialmente en la base del borde anterior. El área preangular forma una superficie suavemente cóncava. Los dos ejemplares juveniles estudiados (NHMD ZMK 1/1845:6581, 6541) poseen una rama horizontal alta y angosta.

**Dentición.** La serie incisiva superior forma un suave arco, en el que hay un pequeño diastema entre los I2-I3. Aparentemente, los I1-I2 poseían pequeñas cúspides accesorias (CAM y CAD), pero el desgaste dentario impide la observación del desarrollo de las mismas. La existencia de las CAD queda evidenciada por una expansión distal de la corona, no así la CAM. El I3 está muy desarrollado, mientras que el C1 es robusto pero proporcionalmente corto a su diámetro mesiodistal. Los premolares se disponen con pequeños diastemas entre sí. El P1 es grande, unicuspidado, unirradiado y con una sección transversal subtriangular, mientras que los P2-P3 poseen dos raíces y sólo una cúspide principal robusta, levemente inclinada distalmente. Los P2-P3 tienen una sección arriñonada, con el borde labial convexo y el lingual comprimido a la altura de la C1°. La porción distal de estos premolares es más ancha. Los P2-P3 pueden presentar una CAD bien desarrollada, aunque estas faltan en algunos ejemplares (PVE-F45, MBLUZ P 4727, MBLUZ P 3953, MBLUZ P 4351 y DP 5867). El P3 es mayor que el P2, su CAD está desplazada lingualmente. El P3 del MBLUZ P 4727 posee una C1° menos aguda y erecta que la

de otros especímenes. El P3 del maxilar UF 26911 es relativamente pequeño, ancho y comprimido anteroposteriormente (Información Suplementaria online 2). El protocono del P4 se encuentra reducido a un pequeño lóbulo, que está ubicado en la cara mesiolingual del diente y comprimido mesiodistalmente. Se dirige lingualmente y no está separado de la cara mesial del diente por un surco. En los NHMD ZMK 1/1845:228, MLP 04-VII-11-1, UF 26911 y MCPV-PV 148, esta estructura es más grande, redondeada y se dirige más mesialmente. Sobre la cara anterior del paracono corre una fuerte cresta longitudinal. El cingulo lingual se encuentra muy reducido, pero está algo más desarrollado en el MCPV-PV 148. En relación con el largo del P4, el M1 es pequeño y el cingulo labial y el hipocono se encuentran muy reducidos. En vista oclusal, el protocono tiene forma piramidal y lleva una fuerte cresta lingual que falta en el MNRJ 3231. El metacono es proporcionalmente pequeño, pero mayor que el protocono. El metacono y paracono son cúspides altas y cónicas. En algunos ejemplares (e.g., PVE-F45; EPN 2877; MNRJ 3231; MNPA V 294G), la mitad lingual del diente es recta y comprimida mesiodistalmente, pero en otros se curva distalmente (e.g., MLP 04-VII-11-1). La postproto-crista es muy baja, pero se curva lingualmente formando un pequeño metacónulo. El M2 es subtriangular en vista oclusal, con un paracono y protocono subiguales, sin metacono y con un hipocono bien desarrollado. Del protocono corre una preprotocrista hasta el borde mesiolabial del diente, donde contacta con un cingulo labial que muestra un desarrollo moderado. Este molar presenta, en el NHMD ZMK 1/1845:251, una gran raíz lingual y dos pequeñas labiales, pero las raíces labiales se hallan ampliamente fusionadas en el PVE-F45. De acuerdo a la morfología del alvéolo del M2 izquierdo, las raíces labiales estarían ampliamente fusionadas en el PUCMG 7208/02 y el MCN.P. 758. El UF 26911 es subcircular y solo posee una raíz labial que está mayormente fusionada a la lingual.

El Dp2 presenta una sola cúspide (C1°), aguda y alta, un CD bajo pero extendido distalmente y dos raíces. Según el alvéolo del dp3, éste poseía 2 raíces también. La corona del Dp4 consta de un protocónido alto y agudo, un talónido corto y angosto y un metacónido reducido. El entocónido se encuentra ausente en los ejemplares juveniles estudiados (NHMD ZMK 1/1845:6581, 6549). El hipoconúlido está re-

ducido a un cingulo bajo. El c1 del NHMD ZMK 1/1845:2157 es corto, robusto y presenta una faceta de desgaste vertical en la cara distal y otra en la mesial. Los premolares pueden solaparse, como ocurre entre los p2–p3 del EPN 2871, 2872, NHMD ZMK 1/1845:2157, MBLUZ P 3896 y MCNN 751, o estar separados por diastemas (e.g., MLP 89-XI-20-1, MLP 04-VII-10-1). En los PUCMG 7214 y PUCMG 7206 el p2 se solapa levemente con el p1. El p1 presenta una corona alta y distalmente curvada, tomando la forma de un gancho. El MLP 89-XI-20-1 carece de p1, pero en la hemimandíbula izquierda puede observarse parte de su alvéolo (con restos de su raíz), parcialmente relleno por hueso. El hueso que rodea a dicho alvéolo se encuentra perforado por pequeños forámenes. Algo similar se observa en el MNHN EQN 20. El p2 carece de CAD y es más pequeño que el p3. La CAD del p3 está ausente en los MBLUZ P 2393, DP 5867, PUCMG 7206, PUCMG 7206, PUCMG 7214 y MNHN EQN 20. Esta cúspide se encuentra muy poco desarrollada en el MLP 89-XI-20-1. El p4 es muy similar al p3, pero se diferencia por su mayor tamaño y en que lleva un cingulo distal más elevado y expandido. El cingulo mesial se encuentra bien expandido mesialmente en este último premolar. Las CAD están desplazadas labialmente. El MLP 04-VII-10-1 posee un p4 proporcionalmente corto con un cingulo distal poco desarrollado, mientras que la CAD UF 26911 está reducida a un pequeño lóbulo. El m1 carece de protostilido y el entocónido se encuentra reducido a un cingulo bajo, lingual al hipocónido. En el NHMD ZMK 1/1845:5700 la postprotocrístida está muy poco desarrollada. Sin embargo, en los NHMD ZMK 1/1845:6581 y MBLUZ P 2337 esta cresta y la crístida oblicua se encuentran muy desarrolladas. En el NHMD ZMK 1/1845:6581 el m1 no llegó a emerger del alvéolo lo que se refleja en lo agudo de sus crestas y cingulos. En el MBLUZ P 2579 puede observarse un diminuto bulto de esmalte en la base de la cara distal del protocónido que se interpreta como un relicto del metacónido. En los MBLUZ P 2337, MBLUZ P 2579, EPN 2971 y MNHN LAR 241 el borde labial del talónido se halla algo desplazado en sentido lingual con respecto al borde labial del trigónido. El talónido del m1 del PUCMG 7207 presenta, en su cara lingual, una cresta baja, que la altura del hipocónido se eleva suavemente y conecta con una crístida transversal suave de esta última cúspide. En vista oclusal el m2 presenta un períme-

tro triangular, dado que el ancho del trigónido es un cuarto mayor que el ancho del talónido. El protocónido posee una fuerte paracrístida, que se dirige lingualmente en la cara mesial del diente y una crístida oblicua, que lo conecta con un hipocónido relictual. El metacónido es más pequeño (la mitad) y bajo que el protocónido y se ubica lingualmente a este último. El entocónido es un cingulo bajo y el cingulo mesiolabial también está sumamente reducido. El m2 del MNHN NUA 91, EPN 2871 y MNPA V 294G presenta un trigónido proporcionalmente angosto. El m3 es muy pequeño, posee un diminuto protocónido central rodeado por un cingulo bajo periférico y falta en algunos ejemplares (e.g., EPN 2871). Cabe destacar que en el MLP 89-XI-20-1 este diente solo está presente en la hemimandíbula derecha, mientras que en la izquierda no existe evidencia de este diente. El m3 derecho es más grande que el izquierdo en el UF 26911 (largo: 5,29 mm, ancho: 4,99 mm y largo: 4,20 mm, ancho mm: 4,32 mm, respectivamente). El desgaste dentario es, en general, bajo o ausente (grado 0–1) y solo en los MLP 04-VII-11-1, MCPU-PV 148, PUCMG 7214 y MLP 89-XI-20-1 alcanza el grado 2.

**Postcráneo.** La descripción del esqueleto postcráneo está basada principalmente sobre el ejemplar MLP 89-XI-20-1 y el UF 26911. Cartelle y Langguth (1999) publicaron el postcráneo de los ejemplares de la cueva Toca da Boa Vista de Brasil, brindando comparaciones generales y medidas. El húmero posee una pequeña tuberosidad menor, una línea tricípita elevada que distalmente termina en un fuerte tubérculo deltoideo. La cabeza está anteroposteriormente elongada y presenta una superficie dorsal plana, pero su extremo caudal se curva ventralmente. En la cara proximo-caudal de la diáfisis hay dos crestas verticales que llegan hasta la base de la cabeza y de la tuberosidad menor, dejando una depresión entre estas. La cresta que se dirige a la cabeza es más alta y robusta. El foramen supratroclear es grande y la fosa radial profunda. El epicóndilo medial se encuentra expandido distalmente pero no llega al extremo distal de la tróclea. Sobre este hay un tubérculo lateral donde se insertaba el músculo pronador redondo. La porción distal de este tubérculo se curva hacia adelante formando una cresta más baja. Los músculos flexor radial del carpo y flexor digital superficial se ubican por debajo de la inserción del músculo pronador redondo, aunque no están muy des-

plazadas distalmente. El epicóndilo lateral presenta dos grandes facetas elípticas para los músculos extensores del carpo y de los dígitos (faceta dorsal) y para el ligamento colateral lateral (faceta ventral), así como un surco ventral profundo. El capítulo está muy poco desarrollado y el surco que lo limita dorsolateralmente muy reducido. La ulna presenta un olécranon alto y dirigido proximocaudalmente, con un fuerte tubérculo caudal y otros dos más gráciles craneales en su borde proximal. El proceso anconeano es agudo, mientras que el coronoideo medial se inclina distalmente. La tuberosidad ulnar es una fuerte cresta que se encuentra suavemente curvada. El proceso coronoideo lateral está roto pero, aparentemente, era pequeño. La diáfisis es robusta. El Mc5 también posee una diáfisis robusta que se ensancha proximalmente y recurva lateralmente. El tubérculo lateral para el músculo ulnar lateral está muy desarrollado. En el extremo distal del Mc5 el cóndilo y la cresta sagital están bien diferenciados. En la tibia, la tuberosidad tibial y el borde craneal están rostralmente bien expandidos. Este último se curva lateralmente y presenta un perfil rectangular. La escotadura muscular se encuentra poco excavada y los cóndilos sobresalen caudalmente. Las eminencias intercondíleas, la escotadura poplíteica y las áreas intercondilares también están bien desarrolladas. La superficie subtriangular que se halla caudolateralmente al cóndilo medial se inclina caudalmente. Sobre la cara caudal de la diáfisis, en la porción proximolateral, hay dos crestas oblicuas que convergen proximalmente delimitando un área subtriangular. Sobre esta cara, en la mitad de la diáfisis, se observa una cresta longitudinal robusta y roma. El borde interóseo desarrolla una fuerte cresta. La cóclea posee una escotadura semilunar muy superficial, mientras que el proceso medio, que se encuentra sobre la cara anterior y que constituye el extremo craneal de la cresta de la cóclea, está poco desarrollado. El surco para el tendón del músculo flexor digital medial es profundo y se encuentra limitado por dos fuertes tubérculos craneal y caudal. El surco para el tendón del músculo flexor lateral de los dedos es menos profundo, pero más ancho. En el extremo laterodistal del maléolo hay una depresión circular. Los metatarsianos son alargados y con cabezas cilíndricas, fuertes crestas sagitales y profundas fosas sesamoideas en el extremo distal. Los Mt 3 y 4 son más largos y rectos, mientras que el 5 es un poco más corto,

se curva lateralmente y presenta una epífisis distal más asimétrica. La faceta articular proximal del 3 metatarsiano posee forma de "L", mientras que la de los 4–5 es cuadrangular, aunque en el 4 presenta una suave constricción medial. En la cara medial del metatarsiano 3, cerca del extremo proximal, se observa el surco para la arteria metatarsiana. El tubérculo lateroproximal del metatarsiano 5 es muy corto y no está separado del tubérculo plantar por un surco. Los tubérculos plantares se hallan bien ventralmente expandidos. Los metacarpianos del UF 26911 presentan diáfisis rectas y extremos distales con cóndilos y quillas bien diferenciados.

### Comentarios

Lund (1837, p. 324–325; véase Mones, 1986) denominó *Canis spelaeus* (*non* Goldfuss, 1823) al lobo de las cavernas ("*Huleulven*") de Minas Gerais, el supuesto responsable del gran número de huesos rotos encontrados en estos depósitos. Lo describió como una especie intermedia en tamaño entre un zorro y un lobo, con dentición grande, secodonte, robusta y especializada para una dieta estrictamente carnívora. También brindó dos figuras del "*Huleulven*" (Lund, 1837: pl. 2, figs. 2 y 4; Fig. 1) que corresponden a dos m1 inferiores. Posteriormente, este autor (Lund, 1838, p. 60) propuso el nombre de *Canis troglodytes* en reemplazo de *Ca. spelaeus* que estaba pre-ocupado. Además, indicó que la figura 2 de su lámina 2 corresponde a *Speothos pacivorus* (Lund, 1838, con la grafía *Speotos*, que enmienda/corrigie en Lund 1839b, p. 575, y de ahí en adelante, a *Speothos*) y la figura 4 a *Hyaena neogaea* Lund, 1838 (= *Smilodon populator* Lund, 1842). Esto último parece ser un *lapsus* del autor, ya que la figura 3 de este autor claramente corresponde a ese taxón (A. Mones, com. pers.; algo congruente con lo observado), pero no hace una referencia explícita sobre la relación entre el nombre *Ca. troglodytes* y la figura 4. Este error lo arrastra de las leyendas de la lámina 2 de su obra de 1837, donde la referencia al incisivo y al molar de zorro ("*Raev*") están cruzadas. Según Cartelle y Langguth (1999, p. 71), los dos m1 de la lámina 2 de Lund (1837) pertenecen a *Speothos*; sin embargo, el correspondiente a la figura 4 parece pertenecer a otro cánido, probablemente a *Lycalopex o Cerdocyon*, ya que el talónido es proporcionalmente más largo que en *Speothos*. Lund (1839a, 1839c, 1840, 1843) agrega otros caracteres que permiten diferenciar a *Ca. troglodytes* de *Ch.*

*brachyurus* (e.g., tamaño similar pero más robusto y con miembros más cortos).

Cabe destacar que, contrariamente a lo sugerido por Cartelle y Langguth (1999, p. 373), el hecho de que los ejemplares figurados en la figura 2 de la lámina 2 de Lund (1837) no pertenezcan a *P. troglodytes* no invalida *Ca. troglodytes* Lund (1838, p. 60), dado que en su descripción de 1837 brinda la información diagnóstica necesaria para la fecha (A. Mones, com. pers.).

Berta y Marshall (1978, p. 125) indican como "holotipos" de *P. troglodytes* a tres especímenes de Lund: NHMD ZMK 1/1845:228, NHMD ZMK 1/1845:251 y NHMD ZMK 1/1845:257. Esto es seguido por Mones (1986) quien los incluye como sintipos de este nombre científico. Sin embargo, Berta (1989, p. 98) indica como cotipos (término no aceptado por el ICZN, 1985, 1999, el cual sugiere que no sea utilizado según la recomendación 73E) a los siguientes especímenes: NHMD ZMK 1/1845:228, NHMD ZMK 1/1845:187, NHMD ZMK 1/1845:236, NHMD ZMK 1/1845:251, NHMD ZMK 1/1845:249, NHMD ZMK 1/1845:248 y NHMD ZMK 1/1845:257 por haber sido figurados por Lund (1843: pl. 44). Sin embargo, Cartelle y Langguth (1999, p. 373) consideran que la primera vez que Lund uso el nombre *Canis troglodytes* fue en 1840 (tercera memoria de las faunas de las cavernas) y que por lo tanto el holotipo de esta especie es el metatarsiano tres y las falanges figuradas en ese trabajo (Lund, 1840: pl. 18, fig. 7; pero véase más arriba). En este trabajo se sigue la propuesta de Mones (1986) (véase también Berta y Marshall, 1978), hasta que se disponga de más información sobre la fecha de colecta de los distintos especímenes de *P. troglodytes* estudiados por Lund, lo cual permita analizar la conformación real de la serie típica de este nombre.

En congruencia con lo mencionado por autores previos (Berta, 1989; Cartelle y Langguth, 1999), los restos aquí estudiados de esta especie ponen en evidencia la existencia de cierta variabilidad intraespecífica, como ser la presencia de CAD en los P2–P3/ p3, diastemas entre los premolares inferiores y del m3, números de raíces en el M2, forma del protocono del P4 y de la porción lingual del M1, así como el tamaño de los especímenes. También, hay una pequeña variación en el desarrollo de ciertas estructuras del m1 (e.g., protostílido, crística transversal del hipocónido; "cresta del

entocónido" que se eleva a la altura del hipocónido; véase más arriba). Winge (1895, p. 27, 116) (véase también Kraglievich, 1952a) mencionó que uno de los nueve m1 de *P. troglodytes* de la muestra de Lund que él estudió presentaba un pequeño metacónido. Este ejemplar corresponde al holotipo (por monotipia) de *Canis lycodes* Lund, 1843 (NHMD ZMK 1/1845:250). Lund (1843, p. 49–50; 1950, p. 428; véase también Mones, 1986) describió un pequeño metacónido para este ejemplar, estructura que puede llegar a verse en la lámina XLV figura 3 de Lund (1843). En la figura 18 puede observarse una imagen facilitada por el Dr. Kasper Hansen que corrobora esta observación, aunque lamentablemente no conserva el talónido para observar el desarrollo de sus cúspides.

Esta especie puede distinguirse de las otras asignadas al género por presentar un arco cigomático más robusto y expandido lateralmente y poseer el metacónido del m2 desplazado mesialmente con respecto al protocónido. De *P. tarijense* se diferencia por presentar premolares más altos que pueden llevar CAD bien desarrolladas en los P2–P3/p3, por tener el "entocónido" del m1 mucho más reducido y en la forma del protocono del P4 (en *P. tarijense* se dirige más mesiolingualmente y está separado del borde anterior del diente por un surco más ancho). Con respecto a *P. scagliarum*, los premolares de *P. troglodytes* están más comprimidos en su extremo anterior, el talónido del m1 es proporcionalmente más angosto y el proceso paraoccipital está fusionado con la bulla timpánica en casi toda su extensión. Entre estas dos especies, la dentición acerca a *P. troglodytes* con *P. scagliarum*, ya que ambos poseen premolares con cúspides más elevadas, P2–P3/p3 con CAD más desarrolladas y, generalmente, entocónido del m1 reducido a un cingulo. Ciertos morfotipos que ocurren como polimorfismos, solo fueron encontrados en *P. troglodytes*, como ser la presencia en el P4 de un protocono muy comprimido mesiolingualmente, premolares inferiores solapados y m2 con trigónido angosto; aunque la variabilidad de estos caracteres le quita valor taxonómico. Por otro lado, varios ejemplares de *P. troglodytes* (e.g., MCPU-PV 148, EPN V 2871, NHMD ZMK 1/1845:228, MNHN LAR 242) poseen un tamaño que escapa al observado en las otras especies del género y se superponen con el de *T. platensis* (Información Suplementaria online 2).

Los fragmentos de maxilar NHMD ZMK 1/1845:5697 y



NHMD ZMK 1/1845:5698 articulan casi perfectamente y pertenecen a un mismo individuo, como se desprende de la figura 1 (lámina 2) de Winge (1895) (véase también Berta, 1989). Los P2–P3 derechos del UF 26911 difieren en tamaño y morfología (presentan la forma común de la especie) del P3 presente en el hemimaxilar izquierdo, lo que indica que pertenecen a otro espécimen.

*Protocyon orcesi* fue descrita por Hoffstetter (1952) y, posteriormente, revisada por Berta (1989). Según esta autora, sus caracteres diagnósticos son: ausencia de m3; solapamiento de los p2–p3; p4 sin CCM; y gran tamaño. Los materiales originalmente asignados a *P. orcesi* son muy similares a *P. troglodytes*. La ausencia de m3 es un carácter muy variable dentro de los cánidos vivientes (véase más arriba) y, por lo menos, en un ejemplar de *P. troglodytes* (MLP 89-XI-20-1) falta en una de las series dentarias. Algunos materiales de la especie de Hoffstetter son algo más grandes que *P. troglodytes*, pero la diferencia no es muy marcada y otros especímenes encontrados en La Carolina se encuentran dentro del rango de esta última. Por tal motivo, ambos taxones son considerados como una única especie. Lamentablemente, no pudo encontrarse el ejemplar EPN V 2871 en las colecciones de la EPN. Sin embargo, fue hallado un p2 izquierdo que es, tanto en forma y tamaño, muy semejante a la pieza correspondiente del calcotipo. Este premolar podría pertenecer al holotipo (EPN V 2871). Tampoco fue hallado el EPN V 2873.

Berman (1994, 1989), en su tesis doctoral inédita, describió una nueva especie de *Protocyon* sobre los restos del MLP 89-XI-20-1. Según dicho autor, ésta se distingue por presentar: proceso angular más largo que en *P. scagliarum*; p1 vestigial; serie premolar cerrada; C1° de los premolares inferiores más volcadas mesialmente; p4 sin CCA; y m2 alargado con paracrística incipiente, protocónido y metacónido apareados y subiguales, talónido estrecho e hipocónido del m2 reducido. La mayoría de estos caracteres no se diferencian de la morfología observada en otros ejemplares de *P. troglodytes* (e.g., NHMD ZMK 1/1845:2157, NHMD ZMK 1/1845:5700, EPN V 2871; véase también Cartelle y Langguth, 1999: fig. 2). El estado “vestigial” del p1 es discutible, ya que el hueso que rodea a la raíz es poroso, evidenciando la acción de algún proceso patológico. Además, la distancia entre los c1–p2 es similar a la observada en otros ejemplares del

género y lo suficientemente grande como para albergar un p1, tal como se presenta en otros ejemplares de esta especie. Es probable que el p1 derecho de este ejemplar se hubiere perdido en vida y que, posteriormente, el alvéolo hubiere sido parcialmente reabsorbido. Ninguno de estos caracteres permite sostener la hipótesis de que este ejemplar pertenece a una especie diferente (véase Prevosti y Schubert, 2013).

Los restos postcraneos del MLP 89-XI-10-1 presentan fuertes diferencias con respecto a *Ch. brachyurus* y similitudes con los elementos postcraneos previamente referidos a *Protocyon* (véase Winge, 1895; Hoffstetter, 1952; Berta, 1989). En *Ch. brachyurus* el húmero es, proporcionalmente, más largo y grácil; la inserción de los músculos flexor radial del carpo y flexor digital superficial se ubican cerca de la correspondiente al músculo pronador redondo y están desplazadas ventralmente; la tróclea es más alta, el capítulo más convexo y el surco dorsolateral mucho más profundo. En estos aspectos es muy parecido a *T. platensis*, aunque las dimensiones del húmero de este último son más grandes, algo que ocurre también con otros elementos postcraneos. El tamaño de estos restos también se halla por debajo del rango de *A. dirus*. La ulna es muy similar a la del MLP 96-IX-1-1, lo que lo separa de *Ch. brachyurus*. Las proporciones de la tibia y los metatarsianos también lo alejan de esta última especie. El MLP 96-IX-1-1 se diferencia en que no posee la cresta roma en la mitad de la cara caudal de la diáfisis, el área subtriangular para los músculos flexor digital medial y el tibial caudal es más angosto y el surco para el tendón del músculo flexor lateral de los dedos está menos excavado. La reducción del tubérculo lateroproximal del quinto metatarsiano ocurre también en *T. platensis*, aunque en este último un fuerte surco lo separa del tubérculo plantar.

El ejemplar MCNN 941 fue asignado por Berman (1994) a *Theriodictis* por el tamaño de la hemimandíbula y las dimensiones y proporciones de los alvéolos de los p4–m3. El tamaño de este espécimen también se encuentra dentro del rango de *P. troglodytes*, la única que presenta ejemplares con premolares solapados. A base de esta combinación de caracteres aquí se asigna esta hemimandíbula a *P. troglodytes*.

Los premolares de los ejemplares encontrados en Inciarte son más bajos y presentan C1° menos agudas que en *P. scagliarum*, pero más que en *P. tarijensis*. El protocono de

los P4 están más reducido que en estas dos especies, mientras que los m1 carecen de entocónido y el talónido es más angosto que en *P. scagliarum*. Los m1 son algo más grandes que en *P. scagliarum*. Estos corresponden a los primeros registros de la especie encontrados en Venezuela (Prevosti y Rincón, 2007). Recientemente, Ruiz-Ramoni *et al.* (2022) asignaron nuevos especímenes de este sitio a esta especie y Schubert *et al.* (2019) describieron los primeros restos fuera de América del Sur, en México (Península de Yucatán).

Teniendo en cuenta las localidades de los ejemplares asignados a *P. troglodytes* puede inferirse que poseía una amplia distribución geográfica de más de 38° de latitud en América del Sur, la cual abarcaba diferentes ambientes (Prevosti *et al.*, 2005). Por último, los MCNN 941 y MLP 04-VII-10-1 podrían ser los restos más antiguos de la especie. Sin embargo, dada la incertidumbre existente sobre la procedencia estratigráfica y edad de los niveles portadores, debe ser corroborada la edad de Ensenadense de estos especímenes.

*Protocyon troglodytes* ha sido mencionado por otros autores para yacimientos del Pleistoceno Tardío–Holoceno Temprano (Lujanense) de varias localidades brasileñas, a saber: Campo Formoso (10° 09' S; 40° 51' O; Bahia, Brasil; Cartelle y Langguth, 1999); Curimatãs (aproximadamente 7° 03' S; 36° 21' O; Paraíba, Brasil; Bergqvist, 1993); São Raimundo Nonato (8° 59' S; 42° 41' O; Piauí, Brasil; Guérin *et al.*, 1993); Laredo de Soledade (5° 38' S; 37° 50' O; Apodi, Rio Grande do Norte, Brasil; Porpino *et al.*, 2004). La descripción brindada por los autores y las fotos estudiadas permiten coincidir en las determinaciones hechas para las dos primeras localidades. Sin embargo, es necesario confirmar las últimas dos. Perini *et al.* (2009) describieron un fragmento distal de húmero y lo asignaron a esta especie, encontrado en una cueva del Pleistoceno Tardío–Holoceno de la Serra da Bodoquena (Mato Grosso, Brasil). Sin embargo, de acuerdo a lo que se observa en su figura 3A, quedan dudas de que efectivamente corresponda a un cánido (el capítulo de la articulación distal parece poseer un surco lateral). Faure y Guérin (2014) describieron un cráneo y una mandíbula incompleta para la cueva Toca do Serrote das Moendas (Piauí; Brasil), los cuales presentan una morfología típica de *P. troglodytes*. En este sitio, restos de ciervos fueron datados con “Electro Spin Resonance” en torno a 20 ka AP.

### *Protocyon tarijensis* (Ameghino, 1902)

Figura 19, Información Suplementaria online 2

*Palaeocyon tarijensis* Ameghino, 1902: 232.

*Pleurocyon tarijensis* (Ameghino, 1902) Mercerat, 1917: 13.  
*Canis (Theriodictis?) tarijensis* (Ameghino, 1902) Kraglievich, 1928: 19.

*Theriodictis tarijensis* (Ameghino, 1902) Hoffstetter, 1963: 197.  
*Protocyon tarijensis* (Ameghino, 1902) Takai *et al.*, 1984: 4;  
Prevosti *et al.*, 2009b: 76–78, 80.

*Protocyon (Theriodictis) tarijensis* (Ameghino, 1902) Hoffstetter, 1986: 225.

*Theriodictis* sp. MacFadden y Wolff, 1981: 774 (*partim*).

**Holotipo.** MACN-Pv 1452: cráneo incompleto y deformado con los P4–M2 izquierdos y P4–M1 derecho; fragmento de hemimandíbula izquierda con los p4–m1 (rotos).

**Localidad tipo.** Tarija (21° 31' S; 64° 44' O) (Bolivia; Fig. 2).

**Diagnóstico enmendado.** P3 con CAD pequeña; protocono del P4 dirigido mesiolingualmente y separado por un surco del borde mesiolabial del diente; M2 reducido con sólo dos raíces; m1 con entocónido muy reducido.

**Distribución geográfica.** Tarija, Tarija, Bolivia (Fig. 2; Prevosti, 2006; Prevosti *et al.*, 2009b; Prevosti y Forasiepi, 2018).

**Distribución estratigráfica.** Pleistoceno Medio?–Tardío? (Ensenadense?–Lujanense?) (Prevosti, 2006; Prevosti *et al.*, 2009b; Prevosti y Forasiepi, 2018).

### Materiales estudiados

MACN-Pv 1452 (holotipo): cráneo incompleto y tafonómicamente deformado, con los P4–M2 izquierdos y P4–M1 derecho, fragmento de hemimandíbula izquierda con los p4–m1 (rotos); MNHN TAR 657: fragmento de hemimaxilar derecho con los P3–4 y el foramen infraorbitario; MNHN TAR 658: fragmento de hemimandíbula derecha con los p2–3, m1–m2 y los alvéolos de los p1, p4 y m3; MNPA V 285: fragmento de hemimandíbula izquierda con p4–m1 incompletos, raíces de los c1–p3, alvéolos m2–3; MNPA V 279: fragmento de hemimandíbula izquierda con el talónido m1 y alvéolo del m2; MNPA V 277: fragmento de hemimandíbula izquierda con los p4–m1 rotos y los p2–3. Procedencia geográfica: Tarija (21° 31' S, 64° 44' O; Tarija, Bolivia; Fig. 2). Procedencia estratigráfica: Pleistoceno Medio?–Tardío? (Ensenadense?–Lujanense?). A base de la fauna recolectada, de perfiles paleomagnéticos y dataciones isotópicas, la

edad de los sedimentos portadores sería Ensenadense (MacFadden y Wolff, 1981; MacFadden, 2000) y abarcaría un amplio lapso que va desde antes del evento Jaramillo del cron Matuyama (1,07–1,0 Ma) hasta sedimentos de polaridad normal pertenecientes al cron Brunhes (menos de 0,78 Ma AP y tentativamente más de 0,5 Ma AP). Sin embargo, los niveles superiores no fueron datados y podrían ser aún más modernos (véase Takai, 1982; Hoffstetter, 1986). Esto hace que la procedencia estratigráfica de aquellos materiales pertenecientes a colecciones antiguas (e.g., Ameghino, 1902; Boule y Thevenin, 1920; Hoffstetter, 1963; Werdelin, 1991) sea dudosa.

UF 27889: fragmento de hemimandíbula izquierda con procesos coronoideo, angular y articular y los p4 (incompletos)–m1. Procedencia geográfica: San Pedro (aproximadamente 21° 31' S; 64° 44' O; Tarija, Bolivia; Fig. 2). Procedencia estratigráfica: Pleistoceno Medio?–Tardío? (Ensenadense?–Lujanense?). Proviene de la Unidad 10 de MacFadden y Wolff (1981) (MacFadden, 2000). Este nivel presenta polaridad normal y ha sido asignado al cron Brunhes por MacFadden y Wolff (1981) y MacFadden (2000), por lo que posee una edad menor a 0,78 Ma. Más recientemente, Coltorti *et al.* (2007) dataron con  $^{14}\text{C}$  la sección media del perfil de San Pedro en 27,8 ka  $^{14}\text{C}$  AP, por lo que la edad del UF 27889 podría ser Lujanense, pero como no es clara la correlación de los perfiles geológicos de estos dos grupos de investigadores, esto no se puede corroborar (Prevosti *et al.*, 2009b).

## Descripción

**Cráneo.** El cráneo (MACN-Pv 1452) está muy comprimido transversalmente, posiblemente como consecuencia de procesos diagenéticos. Dicha deformación plástica afecta más al lado derecho, que se encuentra en parte desplazado ventralmente con respecto a la mitad derecha del rostro. El rostro no está comprimido por detrás de los caninos. El maxilar está inflado a lo largo de sutura con el nasal. Los nasales, aparentemente, se extienden caudalmente más allá de la sutura frontal/parietal. El foramen infraorbitario se posiciona sobre el diastema P3–P4 y el foramen palatino menor, adyacente a la mitad del M1. En el MNHN TAR 657 el foramen infraorbitario es elíptico y se ubica sobre el borde distal del P3. El maxilar desarrolla una rugosidad prominente

(tubérculo facial) que rodea ventralmente al proceso maxilar del yugal. En este último la marca del músculo maseté-rico superficial es ancha, especialmente en su extremo craneal. El yugal contacta con el lagrimal, el que presenta un fuerte tubérculo homónimo. Los arcos cigomáticos se hallan rotos. La “frente” es suavemente convexa y continua el perfil del rostro. Los procesos postorbitarios son grandes y agudos. Un pequeño foramen frontal se observa en la cara anteroventral de estos procesos. La constricción postorbitaria está poco marcada, pero las líneas temporales convergen antes de la sutura frontal/parietal y constituyen una fuerte cresta sagital. Dentro de la órbita, sobre la cara anteroventral del frontal, hay un diminuto foramen frontal. El proceso nasal del frontal se extiende anteriormente hasta el P3. Los senos frontales están inflados y aparentemente penetran en los procesos postorbitarios. Los procesos nasales del frontal se angostan rostralmente, llegando casi sobre el borde mesial del P3. Con relación al resto del cráneo, las bullas timpánicas son proporcionalmente pequeñas. El mastoide presenta un robusto tubérculo, que está flanqueado lateralmente por un surco vertical. El foramen oval es elíptico, con una relación largo/ancho cercana a 2,3 y emplazado en una depresión que incluye a la apertura caudal del canal aliesfenoideo. La pared lateral de dicho canal no llega a cubrir al foramen redondo, aunque es relativamente larga (5,1 mm). Sobre esta pared corre un fuerte tabique que limita rostralmente a una fosa circular profunda. La fisura orbitaria es circular y mayor que el foramen redondo. La cresta orbitaria inferior está bien desarrollada y es más prominente que la superior. Sobre la cara ventral del basiesfenoides corre el surco pterigoideo. El meato auditivo externo se expande lateralmente hasta la mitad del foramen postglenoide. Los procesos paraoccipitales se encuentran rotos pero puede observarse que el borde posterior se inclina caudalmente y que poseen una morfología similar a la descrita para *T. platensis*. El inion es convexo y no se extiende dorsalmente sobre los cóndilos. Sobre la cara caudal del inion hay dos áreas subtriangulares rugosas separadas por un surco vertical, correspondientes a los músculos semiespinales de la cabeza. La impresión vermicular se encuentra poco marcada. Sobre el foramen magno se observan dos pequeños tubérculos nucales. La fosa condiloidea dorsal es suave pero la ventral está bien excavada. Sobre la

cara ventral del basioccipital existen áreas profundas para los músculos largo de la cabeza y recto ventral de la cabeza, así como un fuerte tubérculo muscular y un tabique parasagital medio. El foramen yugular es grande y elíptico. Por el contrario, el foramen hipogloso es diminuto. El cráneo presenta algunas exostosis (áreas con crecimientos óseos anormales, rugosos y "alveolados") entre la bulla derecha y el cóndilo derecho, por delante de esta bulla timpánica y sobre el supraoccipital por encima del cóndilo izquierdo. El MNHN TAR 657 también exhibe rasgos patológicos, ya que se encuentra reabsorbido el hueso de la cara externa del maxilar, cerca del borde alveolar.

La sínfisis es robusta y está extendida caudalmente hasta el borde distal del p2. El lóbulo subangular alcanza un gran desarrollo y la fosa masetérica es profunda. Sobre la cara lateral de la rama horizontal se observan dos forámenes mentonianos, uno grande debajo del p1 o del p2 y otro más pequeño, debajo del borde distal del P3. También se presenta un pequeño foramen por delante del i2. El borde

inferior de la rama horizontal está suavemente curvado. El proceso angular es alto y presenta amplias áreas de inserción para los músculos pterigoides. El proceso coronoideo del UF 27889 se curva caudalmente y presenta un borde caudal marcadamente cóncavo.

**Dentición.** Los premolares superiores se disponen sin dejar diastemas entre sí. La corona del P3 tiene una sección transversal cuadrangular y, al nivel de la C1°, está comprimido transversalmente. La C1° es baja y robusta. La crista mesiolingual se encuentra bien desarrollada. Este premolar posee una pequeña CAD que se encuentra lingualmente desplazada. El P3 se implanta algo más inclinado lingualmente que el P4. Los P4/m1 son proporcionalmente grandes. El P4 posee una fuerte paracrista y un protocono reducido y bajo. Esta última estructura toma la forma de un lóbulo dirigido lingualmente, que se mantiene bien por detrás del borde mesial del diente. La incisión que lo separa de dicho borde es relativamente pronunciada, mientras que el cíngulo lingual solo se presenta en el extremo distal del

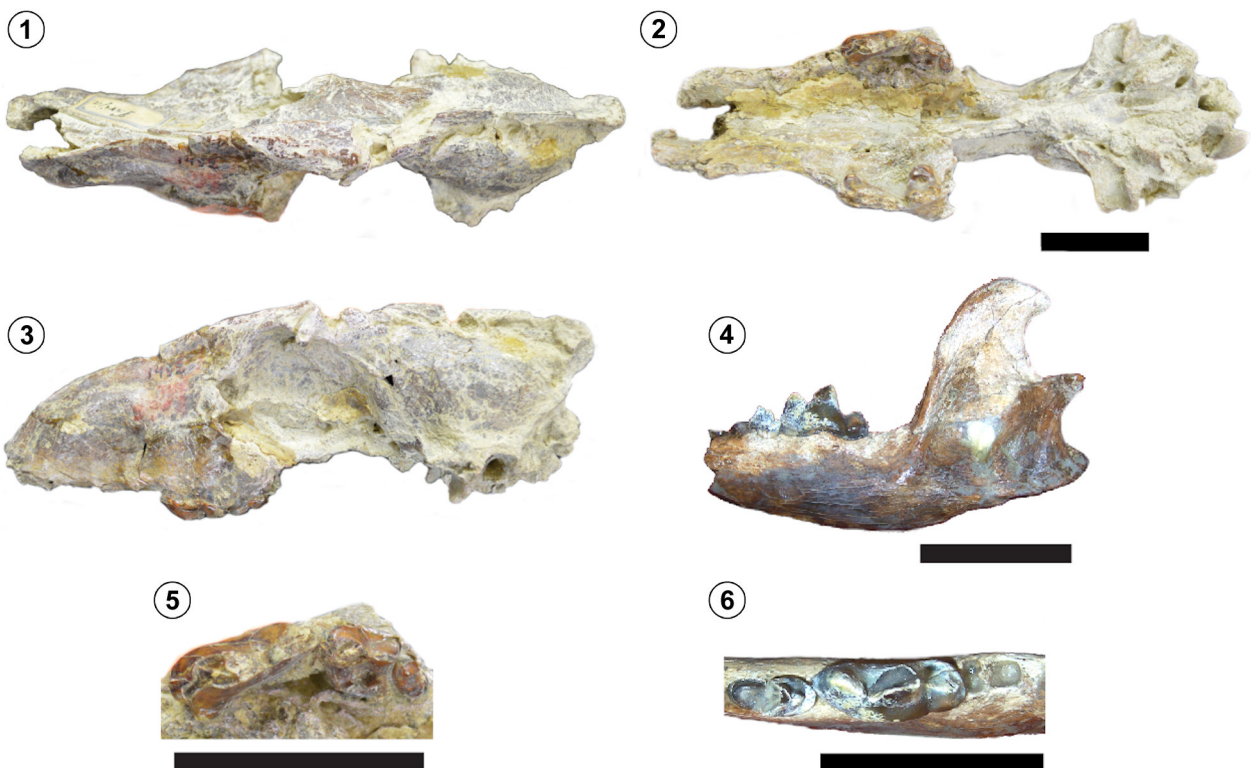


Figura 19. Cráneo y dentición de *P. tarijensis*: 1, 2 y 3, cráneo en vista dorsal, ventral y lateral izquierda del holotipo (MACN-Pv 1452); 4, fragmento de hemimandíbula izquierda en vista lateral (UF 26911); 5, serie dentaria superior izquierda (P4-M2) en vista oclusal del holotipo (MACN-Pv 1452); 6, serie dentaria inferior izquierda (p4-m1 y alvéolo de m2) en vista oclusal (UF 26911). Escala= 5 cm.

metastilo. El M1 se destaca por la reducción del cíngulo labial y del hipocono. Este último es un cíngulo bajo que conecta al borde linguodistal del protocono con el metacónulo, aumentando en altura y grosor durante este recorrido. La cuenca del trígono es muy profunda y abrupta. El metacónulo está prácticamente ausente; solo es una leve convexidad lingual de la postprotocrista. La mitad lingual del M1 se curva levemente en sentido distal y su borde distal es suavemente cóncavo. El M2 está implantado por dentro de la serie dentaria y su mitad labial se inclina mesialmente. Este molar es proporcionalmente pequeño, aunque la percepción de su tamaño podría estar afectada por la falta de la parte distal y labial del mismo. En la corona pueden observarse un pequeño paracono, que es la cúspide más desarrollada, un protocono, del que parte la postprotocrista y el hipocono, que rodea a la cúspide anterior y aparentemente estaba expandido distolingualmente. Este molar sólo posee dos raíces. Los premolares inferiores se implantan con pequeños diastemas entre sí en los MNHN TAR 658 y MNPA V277, pero en el MNPA V 285 la serie es más cerrada y sólo hay espacio entre p1–p2 y p2–p3. Los p2–3 son unicuspidados y unirradiculados en el MNHN TAR 658, pero el p3 del MNPA V277 presenta una diminuta CAD. Las C1° son agudas y se inclinan linguodistalmente. Las crístidas mesiolingual y distal se encuentran bien desarrolladas. El cíngulo distal está expandido y constituye la parte más ancha del diente. El p3 es mayor que el p2 y su escotadura lingual es más profunda. El p4 no se conserva completo en ningún ejemplar, pero en el MNPA V 285 presenta una pequeña CAD2°, que se encuentra escasamente separada del CD. Dicha cúspide también está insinuada en el UF 27889.

El m1 tampoco se encuentra completo en ningún ejemplar. En el MACN-Pv 1452 el talónido del m1 está reducido y desplazado lingualmente con respecto al borde labial del trigónido, mientras que el hipocónido se encuentra bien alineado con el protocónido y presenta en su cara mesial una fuerte crístida oblicua. En este mismo espécimen, el entocónido es una cúspide proporcionalmente pequeña y baja y no se une al hipocónido a través de crístidas. El metacónido de este molar está ausente en todos los ejemplares estudiados. El hipocónido en el MNHN TAR 658 contacta con la crístida oblicua, la cual corre por la cara distal del protocónido hasta conectarse con una suave postprotocrístida.

Además, el hipocónido posee una pequeña crístida transversal. En los MNPA V 285, MNPA V 277 y MNPA V 279 el entocónido se encuentra reducido a un cíngulo que cierra lingualmente al talónido. Este cíngulo forma una “plataforma” que le da un aspecto cuadrangular al talónido. El m2 posee una sección cuadrangular, estando el trigónido transversalmente más expandido. Carece de metacónido, pero el protocónido es grande y alto. La paracrístida y la protocrístida son fuertes. El cíngulo mesiolingual presenta un desarrollo moderado. El hipocónido contacta con el protocónido a través una corta crístida oblicua. El entocónido está muy reducido. El alvéolo del m3 es proporcionalmente grande en relación al m2 en los MNHN TAR 658 y MNPA V 285, pero falta de manera natural en el UF 27889.

La dentición alcanza un grado de desgaste moderado (grado 1) en el MNHN TAR 658, MNPA V 285, UF 27889 y MNPA V 279, pero está más marcado (grado 2) en los MACN-Pv 1452, MNHN TAR 657 y MNPA V 277.

## Comentarios

La morfología y el tamaño observado en *P. tarijensis* indican que es una especie intermedia entre *T. platensis* y las otras especies de *Protocyon*. Ciertos caracteres dentarios (e.g., reducción del M2 y del entocónido del m1; presencia de CAD en el P2) lo acercan a *P. troglodytes* y *P. scagliarum*, pero otros, como la morfología de las cúspides principales de los premolares, lo ubican más cerca de *T. platensis*. El tamaño se superpone con el de estas especies, aunque el tamaño del m1 y del ancho del talónido del m1 es mayor que en *P. troglodytes*.

*Protocyon tarijensis* fue previamente incluida en *Theriodictis* por no presentar los caracteres “avanzados” de *P. scagliarum* y *P. troglodytes*. Sin embargo, en los análisis filogenéticos realizado (Prevosti, 2006, 2010; Información Suplementaria Online 1 Fig. S8) forma un grupo monofilético con las dos últimas (véase discusión más arriba).

La validez de *P. tarijensis* tiene que ser evaluada en el futuro con un mayor número de ejemplares que permitan conocer mejor el patrón de variación. Los caracteres que distinguen a esta especie de *P. troglodytes* y *T. platensis* (véase más arriba; véase Berta, 1989; Prevosti *et al.*, 2004b) no son muy marcados y podrían formar parte de la variación intraespecífica de estas especies (véase más arriba).



El MNHN TAR 658 fue asignado con dudas a *P. troglodytes* por Berta (1989), porque carece de metacónido en el m2. Sin embargo, comparte una serie de caracteres con *P. tarijensis* que lo alejan de *P. troglodytes*: premolares proporcionalmente largos con respecto al diámetro labiolingual, con C1° más bajas; talónido ancho en el m1, con hipocónido desplazado labialmente y entocónido que forma un cingulo labial elevado. En la reducción del entocónido del m1 el MNHN TAR 658 se asemeja al holotipo de *P. tarijensis*, aunque en este último la cúspide está algo más desarrollada. Este carácter, a su vez, permite distinguirlo de *T. platensis* en el cual esta estructura tiene un mayor desarrollo.

Los ejemplares MNPA V 285, MNPA V 277 y MNPA V 279 fueron previamente identificados como *P. tarijensis* por Takai *et al.* (1984) pero estos autores no justificaron dicha determinación y solo ilustraron al MNPA V 285 (Takai *et al.*, 1984: fig. 1.4 a y b). Adicionalmente, Werdelin (1991) mencionó y figuró una hemimandíbula encontrada en Tarija la cual podría pertenecer a esta especie.

#### *Protocyon* sp.

Información Suplementaria online 2

### Materiales estudiados

EPN V 7829: C1 derecho incompleto; EPN V 2875: C1 izquierdo con la corona rota; EPN V 1194: c1 derecho roto; EPN V 2884: calcáneo derecho; EPN V 2882: quinto metacarpiano derecho; EPN V 2883: fragmento distal del quinto metatarsiano izquierdo; MNHN LAR 240 (paratipo de *P. orcesi*): quinto metacarpiano derecho incompleto. Procedencia geográfica: La Carolina (2° 12' S; 80° 58' O; Santa Elena, Ecuador; Fig. 2). Procedencia estratigráfica: Pleistoceno Tardío (Lujanense; véase más arriba).

MLP 52-IX-27-10: fragmento de maxilar derecho con C1-P2. Procedencia geográfica: "La Cortada" del Río Salado, Esperanza (31° 22' S; 60° 53' O; Santa Fe, Argentina; Fig. 2). Procedencia estratigráfica: Lujanense. Este ejemplar fue colectado por Joaquín Frenguelli, autor que estudió la geología del río Salado (Frenguelli, 1932; Castellanos, 1944) y mencionó que en los niveles "Lujanenses" fueron encontrados restos de taxones "postensenadenses" (e.g., *Toxodon platensis*, *Macrauchenia patagonica*, *Megatherium americanum*, *Glyptodon reticulatus*) y de "*Equus curvidens*" (= *Equus*

(*Amerhippus neogeus*) (Frenguelli, 1932). De ser correctas estas determinaciones, el nivel podría acotarse a la interpretación actualmente aceptada del Lujanense (véase Cione y Tonni, 1999), dado que *Equus (Amerhippus) neogeus* se encuentra restringido a esta edad en la región pampeana. Vezzosi (2015) interpreta que este resto proviene de la unidad litoestratigráfica Santo Domingo del Pleistoceno Tardío (Lujanense).

MACN-Pv 11606: M1 izquierdo. Procedencia geográfica: río Carcarañá en las cercanías de Rosario (aproximadamente 32° 51' S; 61° 10' O; Santa Fe, Argentina; Fig. 2). Procedencia estratigráfica: "Formación Pampeana" (Lujanense?). No hay datos precisos sobre la procedencia estratigráfica de este material. Según Castellanos (1940) (véase también de Carles, 1904) en el río Carcarañá solo afloran sedimentos más jóvenes que el Ensenadense (e.g., "Belgranenses", "Bonaerenses" y "Lujanenses"). El contenido faunístico de estos yacimientos es poco conocido, lo que hace difícil clasificarlos de acuerdo a los esquemas bioestratigráficos vigentes (e.g., Cione y Tonni, 1999). Según Kröhling (1999), las sedimentitas más antiguas que afloran en este río pertenecen a la Formación Carcarañá y se depositaron durante los Estadios Isotópicos 4 y 3. Los niveles medios de esta formación poseen un fechado por termoluminiscencia de 52,310±1,200 ka AP (Kröhling, 1999, p. 141).

MBLUZ P 3042: C1 derecho; MBLUZ P 3222: C1 derecho; MBLUZ P 1763: C1 izquierdo; MBLUZ P 4499: I3 derecho; MBLUZ P 2556: I3 izquierdo; MBLUZ P 4380: M1 izquierdo; MBLUZ P 2389: fragmento de M1 derecho; MBLUZ P 2462: fragmento de M1 izquierdo; MBLUZ P 4008: Dc1 derecho; MBLUZ P 2957: Dc1 izquierdo; MBLUZ P 4126: P1 izquierdo; MBLUZ P 2872: p1 izquierdo; MBLUZ P 3599: p1 derecho; MBLUZ P 2846: p1 derecho; MBLUZ P 3335: P1 derecho; MBLUZ P 3143: P1 derecho; MBLUZ P 4242: I1 derecho; MBLUZ P 3636: I2 izquierdo; MBLUZ P 4624: i2 derecho; MBLUZ P 4319: i2 derecho; MBLUZ P 4163: I3 izquierdo; MBLUZ P 4613: I1 derecho; MBLUZ P 3684: I2 izquierdo; MBLUZ P 3979: i2 derecho; MBLUZ P 4923: I1 derecho; MBLUZ P 3881: i3 derecho; MBLUZ P 2652: i2 izquierdo; MBLUZ P 3652: I2 derecho; MBLUZ P 4777: Dc1 izquierdo; MBLUZ P 2840: p1 izquierdo; MBLUZ P 4169: I1 izquierdo; MBLUZ P 4116: i3 izquierdo; MBLUZ P 4603: fragmento de Dp4 derecho; MBLUZ P 3711: fragmento proximal de escâ-

pula izquierda; MBLUZ P 4263: radio derecho sin epífisis; MBLUZ P 3243: astrágalo derecho; MBLUZ P 4283: astrágalo derecho; MBLUZ P 2440: cuboides izquierdo; MBLUZ P 3201: navicular derecho; MBLUZ P 2867: segundo metacarpiano izquierdo; MBLUZ P 2915: cuarto metacarpiano izquierdo; MBLUZ P 1976: fragmento proximal del tercer metacarpiano izquierdo; MBLUZ P 4700: tercer metacarpiano derecho sin epífisis distal. Procedencia geográfica: Inciarte, Pozo N° 198 (10° 47' N; 72° 14' O; Zulia, Venezuela; Fig. 2). Procedencia estratigráfica: Lujanense. Los niveles portadores fueron datados entre 25,5±0,6 y 27,98±0,37 ka <sup>14</sup>C AP (Jull *et al.*, 2004; Prevosti y Rincón, 2007).

UF 92048: fragmento de hemimaxilar derecho con P1-2 y P4 incompleto. Procedencia geográfica: San Pedro (aproximadamente 21° 31' S; 64° 44' O; Tarija, Bolivia; Fig. 2). Procedencia estratigráfica: Pleistoceno Medio?-Tardío? (Ensenadense?-Lujanense?). Fue encontrado en la Unidad 12 de MacFadden y Wolff (1981) y MacFadden (2000) y aplica la misma discusión que para con los ejemplares UF 26911 y UF 27889 (véase más arriba; Prevosti *et al.*, 2009b).

## Descripción

**Cráneo y dentición.** Los C1 (EPN V 7829 y 2875) presentan coronas rectas y robustas con crestas mesiolinguales y distales. El primero posee un desgaste de grado 0 y el segundo está roto, lo que impide establecer el grado de desgaste del diente. Lo mismo ocurre en el c1 EPN V 1194, el que presenta una corona más recurvada. En el MLP 52-IX-27-10 el borde lateral del maxilar es recto, por lo que se supone que el rostro estaba poco comprimido por detrás de los caninos. Los C1-P2 se disponen casi en línea recta, dejando pequeños diastemas entre ellos. El C1 presenta un avanzado desgaste formado por una gran faceta oblicua mesial y otra pequeña sobre la cresta distal. En la cara interna del C1, sobre el cuello y la porción expuesta de raíz, hay una depresión longitudinal patológica que rodea lingualmente a la corona. El P1 es grande, unicuspidado, uniradiculado y de sección subtriangular. La C1° es robusta; presenta desgaste en el ápice, así como una sobre el CD y otra elíptica sobre el cíngulo lingual. El ápice de la C1° está roto en su extremo mesiolabial. El P2 es birradicado pero unicuspidado. Se implanta con el borde mesial algo desplazado medialmente. Es de sección elíptica y se ensancha distalmente. La sección

labial del diente es más convexa que la lingual. La C1° es robusta y está inclinada distomedialmente. La corona del C1 muestra un avanzado desgaste dentario (grado 3), representado por una amplia faceta de abrasión en la cara mesial del diente.

El MACN-Pv 11606 (M1) presenta un cíngulo labial reducido y una cuenca central abrupta; el hipocono es bajo y alcanza hasta el extremo lingual del protocono, aunque constituye una plataforma conspicua. El metacono tiene la mitad del tamaño del paracono y está desplazado lingualmente con respecto a esta otra cúspide. El talón se curva distalmente. La dentición presenta desgaste de grado 1.

En los I1 encontrados en Inciarte la C1° no está muy elevada con respecto a las cúspides accesorias (CAD y CAM) y el cíngulo lingual se halla poco marcado. La CAM se encuentra más elevada que la CAD. Los I2 presentan una morfología similar, aunque es mayor que el I1 y la C1° es proporcionalmente más alta. Los I3 (MBLUZ P 4499, MBLUZ P 2556 y MBLUZ P 4163) presentan una corona aguda, caniniforme y recurvada. El cíngulo mesiolingual se encuentra poco desarrollo, pero las crestas distal y mesiolingual si lo están. Los C1 (MBLUZ P 3042, MBLUZ P 3222 y MBLUZ P 1763) son robustos, cortos, recurvados en sentido distal y muestran fuertes crestas distales y mesiolinguales. Los P1 (MBLUZ P 4126, MBLUZ P 3335 y MBLUZ P 3143) presentan coronas robustas, de sección subtriangular y posee el borde distal cóncavo. La cresta mesiolingual se halla bien desarrollada, pero no así el cíngulo lingual. El paracono del M1 es grande, cónico y presenta fuertes crestas mesiales y distales en los MBLUZ P 4380, MBLUZ P 2389 y MBLUZ P 2462, mientras que el metacono es pequeño y bajo (sólo alcanza la mitad del tamaño del primero). El cíngulo labial de este molar está muy reducido y restringido al extremo mesiolabial del paracono. El protocono es más pequeño que el metacono, posee una forma piramidal y se continua con las pre/postprotocristas, las cuales son fuertes y crenuladas. La postprotocrista se inflexiona suavemente en sentido lingual, desarrollando un pequeño metacónulo. El hipocono se halla poco desarrollado y aunque rodea mesialmente al protocono, no sobrepasa la altura del metacónulo. Este último está representado por una inflexión de la postprotocrista. El hipocono se curva caudalmente, haciendo que el borde distal del diente sea cóncavo. Los I2 (MBLUZ P 4624, MBLUZ

P 4319, MBLUZ P 3979 y MBLUZ P 2652) presentan una gran cúspide principal y una CAD pequeña pero bien diferenciada. Los i3 (MBLUZ P 3881 y MBLUZ P 4116) poseen una morfología similar, aunque es de mayor tamaño y su C1° es proporcionalmente más alta. En ambos incisivos el cíngulo lingual está poco desarrollado y no forma una plataforma como en los superiores. No pudo constatarse la presencia de CAM en ninguno de los i1–i3. Los p1 (MBLUZ P 2872, MBLUZ P 3599, MBLUZ P 2846 y MBLUZ P 2840) son similares a los P1, pero la C1° es más grácil, alta y recurvada. En los Dc1 (MBLUZ P 4008, MBLUZ P 2957 y MBLUZ P 4777) las raíces están rotas y muestran el escaso espesor de sus paredes. Este diente solo tiene una C1° robusta y recurvada en sentido distal. Una crístida corre en el borde mesiolingual. Del Dp4 (MBLUZ P 4603) solo se conservó el borde distal del trigónido y el talónido. El metacónido está muy reducido y se continua apicalmente con una fuerte protocrístida. En el talónido falta el entocónido. Este ejemplar es muy parecido al NHMD ZMK 1/1845:6581 perteneciente a *P. troglodytes*, pero el metacónido es más pequeño y el cíngulo que rodea linguodistalmente al hipocónido, más pequeño.

El UF 92048 posee un p1 alto y recurvado distalmente, con un cíngulo lingual poco desarrollado. El P2 tiene una corona alta y aguda con la C1° curvada distalmente (borde distal concavo), cíngulo lingual poco desarrollado y sin CAD o CCD. Las crístidas mesiolabial y distal están bien marcadas. **Postcráneo.** El tubérculo del calcáneo en el EPN V 2884 es fuerte y presenta un borde dorsal (craneal) y ventral (caudal) rectos que convergen hacia el ápice. Este último está expandido y muestra una amplia muesca de inserción dejada por el tendón del músculo gastrocnemio. Sobre su cara lateral, ventralmente (caudalmente) a la faceta ectal, se visualiza una marca rugosa dejada por el ligamento colateral. La faceta ectal es marcadamente convexa, sigmoidea y presenta una mitad anterior casi vertical y otra posterior más ancha y horizontal. Estas partes se encuentran separadas por una constricción muy marcada. En vista lateral, la mitad anterior de la faceta ectal está suavemente inclinada en sentido proximal. La faceta sustentacular es redondeada y se halla separada de la ectal por un ancho surco. Esta última es muy pequeña y se orienta dorsomedialmente. El borde distal del calcáneo se dispone oblicuamente con respecto al

eje mayor del calcáneo. La faceta del cuboides está expandida en sentido transversal y presenta un borde medioventral cóncavo. El tubérculo plantar y el surco para el tendón del músculo flexor lateral de los dedos se encuentran bien desarrollados. El proceso troclear está muy reducido. Los metapodios (EPN V 2882; EPN V 2883; EPN V 2883) poseen los cóndilos bien desarrollados, las diáfisis están curvadas lateralmente y son asimétricas. Son robustos y sus diáfisis aumentan de espesor en dirección proximal. En el extremo proximal, sobre la cara lateral, presenta una fuerte marca en forma de "V". La cavidad glenoidea de la escápula (MBLUZ P 3711) es redondeada, con un fuerte proceso coracoides y un acromion romo y robusto. El metacromion también es robusto, pero poco desarrollado. La diáfisis del radio es robusta y sus bordes más o menos rectos, pero las epífisis no están presentes ya que las suturas no están cerradas. Los astrágalos (MBLUZ P 3243 y MBLUZ P 4283) tienen trócleas profundas con cóndilos altos. En la cara distal del surco de la tróclea del MBLUZ P 3243 se observa un pequeño foramen que corresponde a la "perforación astragaliana" descrita por Ameghino (1906), pero en el MBLUZ P 4283 solo hay un surco. La cabeza es elíptica en vista distal y su eje mayor está inclinado casi 45° con respecto al eje transversal del cuerpo. Esta se destaca medialmente formando una expansión angulosa. El tubérculo plantar del cuboides MBLUZ P 2440 se extiende por casi toda la cara caudal del hueso y sobresale conspicuamente del cuerpo. El proceso medial se encuentra bien desarrollado, pero no contacta con la cara proximal del hueso, al igual que el lateral. El navicular (MBLUZ P 3201) posee una cara articular proximal marcadamente cóncava y, en la distal, dos más pequeñas y planas, donde articulaban el mesocuneiforme y el ectocuneiforme. Los metacarpianos (MBLUZ P 2867, MBLUZ P 2915, MBLUZ P 1976 y MBLUZ P 4700) son robustos y poseen crestas sagitales, fosas sesamoideas y cóndilos bien diferenciados en sus extremos distales. El segundo metacarpiano se curva lateralmente, pero los otros poseen diáfisis más rectas y simétricas. La faceta articular proximal de los metacarpianos 2 y 3 es subtriangular, anteroposteriormente convexa y mediolateralmente cóncava. El cuarto metacarpiano presenta una faceta articular proximal rectangular y convexa.

## Comentarios

Los EPN V 7829, EPN V 2875, EPN V 2882, EPN V 2883, EPN V 2883, EPN V 2884 y EPN V 1194 fueron asignados originalmente a *P. orcesi* (= *P. troglodytes*) por Hoffstetter (1952), aunque no presentan caracteres que permitan diferenciarlos de las otras especies del género. La forma de la corona del MACN-PV 8838 (relativamente corta y recta) y el tamaño del ejemplar (demasiado pequeño como para pertenecer a *Theriodictis* o *Aenocyon*; Información Suplementaria online 2), permiten asignarlo a *Protocyon* sp. Este criterio podría indicar que algunos de los ejemplares estudiados por Lund (1950) (e.g., ZMK 1/1845:257) deberían ser identificados también solo a nivel genérico.

El avanzado desgaste que presenta el MLP 52-IX-27-10 (grado 3), indica que este ejemplar perteneció a un individuo adulto-viejo. Según Berta (1989, p. 105), el MLP 52-IX-27-10 correspondería a un fragmento mandibular izquierdo de un ejemplar comparable en tamaño a *T. platensis*, pero consideró que el tamaño de su muestra de grandes cánidos sudamericanos era limitado, por lo que lo determinó como Caninae género et. sp. indet. La implantación del C1 en línea con los P1–P2 y la sección elíptica del primero indican que corresponde a una pieza del maxilar. Por el contrario, el C1 se inserta orientándose oblicuamente con respecto a los premolares y la sección transversal de este diente es más redondeada, siendo el borde posterior más ancho. El canino presenta una amplia faceta de desgaste en su cara mesial, que es típica de los caninos superiores. Además, en la cara lateral del fragmento óseo no se observan los forámenes mentonianos presentes en las hemimandíbulas. El P2 es menor que en *Theriodictis*, *A. dirus* y el holotipo de "*Ca.*" *gezi*. La crista mesiolingual se encuentra mucho menos desarrolladas que en estas especies. A diferencia de *A. dirus*, el cíngulo lingual de los P1–P2 está menos desarrollado y el P2 es proporcionalmente más corto y ancho. En *Ch. brachyurus*, los P1–P2 son más angostos, el diastema entre los C1–P1 es mayor y el rostro se halla más comprimido por detrás de los caninos. El tamaño y la morfología de la dentición son muy parecidos a los de *Protocyon*. La escasa separación presente entre los P1–P2 y C1, así como el borde lateral del maxilar recto, indica que el rostro era corto y que el paladar estaba poco comprimido por detrás de los C1. El tamaño de la dentición y la presencia de un rostro corto y poco compri-

mido por detrás de los caninos, sumado a la morfología de los dientes, permiten asignarlo a *Protocyon*. La ausencia de CAD en el P2 también fue observada en otros ejemplares del género (PVE-F45 y PUCMG 7208/02) (Cartelle y Langguth, 1999, p. 378–379; véase más arriba). El MLP 52-IX-27-10 y el MACN-Pv 11606 constituyen los primeros registros del género en la Provincia de Santa Fe (Argentina).

El tamaño de los restos craneodentarios encontrados en Inciarte es menor al observado en *Theriodictis*, "*Ca.*" *gezi* y *Aenocyon*, pero similar al de *Protocyon* (Información Suplementaria online 2). Algunos caracteres dentarios permiten distinguir a varios de estos especímenes de *A. dirus* y *Ch. brachyurus*: I3 grande y caniniforme, con cíngulo lingual escasamente desarrollado; C1 robusto y corto; M1 con hipocóno y cíngulo lingual reducidos; Dp4 sin entocónido y con metacónido pequeño; I1–I2 sin cíngulo lingual fuerte y cúspides accesorias grandes; CAD de los i2–i3 más desarrolladas que en *Ch. brachyurus*; P1/p1 más agudos y altos que en *A. dirus* (y con un cíngulo lingual menos desarrollado), pero más robustos que en *Ch. brachyurus* (véase Prevosti y Rincón, 2007). Estos ejemplares muy probablemente correspondan a la especie *P. troglodytes* (véase Prevosti y Rincón, 2007).

El tamaño y las proporciones de los restos postcraneales encontrados en Inciarte y La Carolina también los diferencian de *Theriodictis*, *Ch. brachyurus* y *A. dirus*. La escápula es más pequeña que en *Theriodictis* y *A. dirus*, mientras que en *Ch. brachyurus* el metacromion es laminar y más grácil. Lo mismo ocurre con el calcáneo, pero en *Ch. brachyurus* este elemento es proporcionalmente más largo. La forma de la faceta sustentacular es similar a la de *T. platensis* y *Ch. brachyurus*. Los astrágalos son muy parecidos a los de *T. platensis*, aunque en esa especie la cabeza no sobresale tan abruptamente hacia el margen medial. En *Ch. brachyurus* presenta otras proporciones, ya que es más largo y angosto y la cabeza es más grácil. Cabe destacar que la "perforación astragaliana" fue observada en algunos ejemplares de *T. platensis*, *Ch. brachyurus* y *Lycalopex gymnocercus* (Ameghino, 1906). La morfología y el tamaño de los metapodios también permite distinguirlos del resto de los grandes cánidos y asignarlos a *Protocyon*, ya que son más pequeños que en *Theriodictis*, *A. dirus* y *Ch. brachyurus*. Nuevamente, el cuboides y el navicular de *Ch. brachyurus* se distinguen por ser,

proporcionalmente, más alargados y angostos. Dichos restos probablemente pertenezcan a *P. troglodytes* ya que es la única especie hasta ahora registrada en La Carolina y en el Pozo 198 de Inciarte (véase Prevosti y Rincón, 2007).

#### Género *Aenocyon* Merriam, 1918

*Canis*: Leidy, 1856: 167, 1858: 21; Allen, 1876: 368; Burmeister, 1876: 217, 1879: 142, 1885: 97–103; Cope y Wortman, 1884: 9; Sellards, 1916: 152; Kraglievich, 1928: 21; Stock *et al.*, 1946: 109; Churcher, 1959a: 564; Nowak, 1979: 106–117; Kurtén, 1984: 219–220; Berta, 1989: 38–51; Dundas, 1999: 375–382; Prevosti y Rincón, 2007: 1053–1054, 1059–1060, 1062–1063; Tedford *et al.*, 2009: 144–148 (*non* Linnaeus, 1758).

*Palaeocyon*: Nehring, 1885: 109–121; Revilliod, 1926: 11 (*partim*).

*Dinocynops* Ameghino, 1902: 233 (*partim*).

*Stereocyon* Mercerat, 1917: 17.

*Aenocyon* Merriam, 1918: 532; Perri *et al.*, 2021: 1, 3; Ruiz-Ramoni *et al.*, 2022: 97–98, 101–107, 109–110, 112–113.

*Canis* (*Aenocyon*): Stock *et al.*, 1946: 109.

**Especie tipo.** *Canis dirus* Leidy, 1858. Pleistoceno Medio–Tardío; América del Norte, Central y del Sur.

**Especies incluidas.** *Aenocyon dirus* (Leidy, 1858).

**Diagnosis enmendada.** La misma que la de la especie tipo, por monotipia.

**Distribución geográfica.** América del Norte y América del Sur (Dundas, 1999; Tedford *et al.*, 2009; Prevosti y Forasiepi, 2018; Ruiz-Ramoni y Montellano-Ballesteros, 2019; Ruiz-Ramoni *et al.*, 2022). En América del Sur fue registrado en sedimentos del Pleistoceno Tardío de Perú, Bolivia, Argentina y Venezuela (Dundas, 1999; Prevosti y Rincón, 2007; Prevosti *et al.*, 2009b; Prevosti y Forasiepi, 2018; Ruiz-Ramoni *et al.*, 2022).

**Distribución estratigráfica.** Irvingtoniano tardío–Rancholabranse (América del Norte; Pleistoceno Medio–Tardío; Tedford *et al.*, 2009), Lujanense (América del Sur; Pleistoceno Tardío; Prevosti *et al.*, 2009b; Prevosti y Forasiepi, 2018; Ruiz-Ramoni *et al.*, 2022).

#### Comentarios

Análisis filogenéticos basados en datos moleculares y combinados limitaron la extensión del género *Canis*, exclu-

yendo de este a varias especies vivientes y fósiles (Zrzavý y Řičánková, 2004; Bardeleben *et al.*, 2005; Lindblad-Toh *et al.*, 2005; Prevosti, 2010; Perri *et al.*, 2021). Este es el caso de *C. dirus*, especie que recientemente fue asignada al revalidado género *Aenocyon* utilizando datos genómicos (Perri *et al.*, 2021). Los análisis combinados realizados en este trabajo son congruentes con esta interpretación (Información Suplementaria online 1, Figs. S7–S8).

#### *Aenocyon dirus* (Leidy, 1858)

Figuras 20–21, Información Suplementaria online 2

*Canis primaevus* Leidy, 1854: 200, 1856: 167 (*non* Hodgson, 1833).

*Canis dirus* Leidy, 1858: 21; Berta, 1989: 38–51; Dundas, 1999: 375–382; Prevosti y Rincón, 2007: 1053–1054, 1059–1060, 1062–1063; Tedford *et al.*, 2009: 144–148.

*Canis indianensis* Leidy, 1869: 368.

*Canis mississippiensis* Allen, 1876: 49.

*Canis jubatus*. Burmeister, 1876: 217, 1879: 142, 1885: 97–103.

*Canis lupus*. Cope y Wortman, 1884: 9 (*non* Linnaeus, 1758: 38).

*Palaeocyon troglodytes*. Nehring, 1885: 109–121; Revilliod, 1926: 11 (*partim*).

*Dinocynops nehringi* Ameghino, 1902: 233.

*Canis ayersi* Sellards, 1916: 152.

*Stereocyon nehringi* (Ameghino, 1902) Mercerat, 1917: 17.

*Aenocyon dirus* (Leidy, 1858) Merriam, 1918: 533; Perri *et al.*, 2021: 3; Ruiz-Ramoni *et al.*, 2022: 97–98, 101–107, 110, 112–113.

*Aenocyon ayersi* (Sellards, 1916) Merriam, 1918: 533.

*Canis nehringi* (Ameghino, 1902) Kraglievich, 1928: 21.

*Canis* (*Aenocyon*) *ayersi* Sellards, 1916: 152; Simpson, 1929: 563, 572.

*Canis* (*Aenocyon*) *dirus* Leidy, 1858; Stock *et al.*, 1946: 109; Churcher, 1959a: 564.

*Aenocyon* sp. nov.? Royo y Gómez, 1960: 156.

*Canis armustreri*. Nowak, 1979: 93 (*partim*).

*Canis dirus dirus* Leidy, 1858; Kurtén, 1984: 219.

*Canis dirus guildayi* Kurtén, 1984: 220.

**Holotipo.** ANSP 11614: fragmento de hemimaxilar con I1, P2–M2.

**Localidad tipo.** río Ohio cerca de Evansville (37° 58' N; 87° 34' O), Indiana, EE.UU.

**Diagnosis enmendada.** Mayor que *Theriodictis*, *Chrysocyon* y *Protocyon*; cráneo y dentición más robustos que *Ca. lupus*; senos frontales grandes que penetran en los procesos post-orbitarios; inion expandido más allá de los cóndilos occipitales;



frente elevada en vista lateral; procesos postorbitarios grandes y expandidos lateralmente; paladar ancho; proceso paraoccipital dirigido suavemente en sentido caudal; confluencia de la fisura orbitaria y el foramen óptico; constricción postorbitaria muy marcada; área de origen del masetero superficial desplazado ventralmente; bulla deprimida; rama horizontal robusta; proceso angular alargado, bajo con borde dorsal cóncavo; I3 grande con un fuerte cíngulo mesiolingual; premolares con C1° robustas, bajas y expandidas mesiodistalmente; P3 con CAD; P4 con protocono reducido; M1 con cíngulos labial y mesial conspicuos, hipocono generalmente reducido y paracono grande con respecto al metacono; metacónulo del M1 reducido; M2 con 3 raíces; p4 con CAD2°; m1 con metacónido, hipocónido, entocónido, metastílido y entoconúlido; atlas con alas cortas y redondeadas; proceso transversal de la tercera vértebra sacra largo y expandido en sentido lateral; marca del músculo serrato ventral, en la cara interna de la escápula, expandida caudalmente (modificada de Berta, 1989).

**Distribución geográfica.** América del Norte (Canadá, México y EE.UU.) y América del Sur (Venezuela, Perú, Bolivia y Argentina).

**Distribución estratigráfica.** Irvingtoniano tardío–Rancholabranse (América del Norte; Pleistoceno Medio–Tardío), Lujanense (América del Sur).

### Materiales estudiados

AMNH 56602: M1 derecho y tercer metatarsiano izquierdo; MUSM V 5025: cráneo en muy buen estado de conservación, con la dentición casi completa. Faltan el P3 izquierdo, m3 izquierdo y los i2. Los I1–I3, C1y I3 corresponden a otro individuo ya que carecen de desgaste mientras que el resto de las piezas dentarias poseen un desgaste de grado 2–3. En los alvéolos de los i2 hay implantados I2 que también corresponden a los de otro espécimen; MUSM Pv 32: fragmento de hemimandíbula izquierda con c1, p2–p3; MUSM Pv 25: fragmento de hemimandíbula izquierda con p2 (roto), p3 y p4 (roto); MUSM Pv 34: fragmento de hemimandíbula izquierda con las raíces de los p2–p3; MUSM Pv 41: fragmento de hemimaxilar derecho con el alvéolo del M1 y con el M2; MUSM Pv 30: c1 derecho incompleto; MUSM Pv 154: P4 izquierdo incompleto; MUSM Pv 27: trígonido de m1 derecho; MUSM Pv 186: c1 izquierdo roto;

MUSM Pv 151: m1 izquierdo sin paracónido; MUSM Pv 190: I3 izquierdo sin raíz; MUSM Pv 188: I3 derecho; MUSM Pv 23: fragmento de hemimaxilar derecho con P4 y alvéolo del P3; MUSM Pv 24: fragmento de hemimaxilar izquierdo con P4, alvéolo del P3, M1 y M2; MUSM Pv 26: fragmento de hemimandíbula izquierda con p4 (roto) y m1; IPUP 8: fragmento de hemimandíbula izquierda con p2 deteriorado; IPUP 200: fragmento de hemimaxilar izquierdo con P3; IPUP 201: fragmento de hemimandíbula derecha con p4 (roto), m1 incompleto y m2; IPUP 202: fragmento de hemimandíbula derecha; IPUP 203: fragmento de hemimandíbula izquierda; IPUP 205: fragmento de hemimaxilar derecho con la raíz del C1; IPUP 206: P2 derecho; IPUP 204: fragmento de hemimandíbula derecha con el proceso angular y el cóndilo; IPUP 207: fragmento distal de p4 derecho; IPUP 210: I2? derecho; IPUP 282: I3 derecho; IPUP 211: M1 derecho incompleto; IPUP 212: p2 izquierdo; IPUP 213: I3 derecho; IPUP 215: I3 izquierdo; IPUP 216: I3 izquierdo; IPUP 218: M2 derecho; IPUP 221: I2 derecho; IPUP 220: i2 derecho; IPUP 222: M2 derecho; IPUP 223: fragmento de m1 derecho; MUSM Pv 156: fragmento de escamoso derecho con la cavidad glenoidea, la cresta temporal y parte de la bulla timpánica (meato auditivo externo); IPUP 238b: fragmento proximal de escápula derecha; IPUP 237b: fragmento proximal de escápula izquierda; IPUP 239b: fragmento proximal de escápula izquierda patológica; IPUP 237: fragmento proximal de húmero; IPUP 238: epífisis proximal de húmero derecho; IPUP 239: fragmento distal de húmero derecho; IPUP 240: fragmento distal de húmero derecho; MUSM Pv 171: fragmento proximal de ulna derecha; MUSM Pv 169: fragmento proximal de ulna izquierda; IPUP 236b: fragmento distal de radio derecho; IPUP 232b: fragmento proximal de radio derecho; IPUP 233b: fragmento distal de radio izquierdo; IPUP 265: segundo metacarpiano derecho; IPUP 275: cuarto metacarpiano derecho; IPUP 328: fragmento proximal de fémur derecho; IPUP 232: fémur izquierdo incompleto; IPUP 234: fragmento proximal de fémur derecho; IPUP 235: fragmento proximal de fémur izquierdo; IPUP 233: fragmento distal de fémur derecho; IPUP 236: fragmento distal de fémur derecho; IPUP 224: fragmento distal de tibia izquierda; IPUP 228: fragmento proximal de tibia derecha; IPUP 231: fragmento proximal de tibia izquierda; IPUP 240: astrágalo derecho; IPUP 6: astrágalo izquierdo;

IPUP 3: astrágalo derecho; IPUP 247: astrágalo izquierdo; IPUP 5: astrágalo izquierdo incompleto; MUSM Pv 35: astrágalo izquierdo; MUSM Pv 38: astrágalo; IPUP 242: calcáneo izquierdo; MUSM Pv 36: fragmento distal de calcáneo izquierdo; MUSM Pv 149: calcáneo izquierdo; MUSM Pv 150: calcáneo derecho; MUSM Pv 151: calcáneo derecho; IPUP 243: calcáneo derecho; IPUP 244: cuboides derecho; IPUP 327: navicular izquierdo; IPUP 274: tercer metatarsiano derecho; MUSM Pv 139: segundo metatarsiano izquierdo; MUSM Pv 140: segundo metatarsiano izquierdo; MUSM Pv S/N° c: falange media del dedo segundo o quinto; IPUP 317: falange media del dedo segundo o quinto; IPUP 299: falange proximal del dedo segundo o quinto. Procedencia geográfica: La Brea (4° 40' S; 81° 60' O; Talara, Piura, Perú; Fig. 2). El ejemplar MUSM V 5025 presenta un excelente estado de preservación que lo diferencia del resto de los especímenes encontrados en Talara y podría indicar que viene de otro sitio (¿Rancho la Brea, California, EE.UU.?). Sin embargo, la información obtenida parece indicar que fue encontrado en La Brea, Talara. Procedencia estratigráfica: Lujanense (Pleistoceno Tardío). En este yacimiento fueron recolectados abundantes restos de mamíferos extinguidos y las dataciones radiocarbónicas arrojaron entre los 13,616±0,60 y 14,418±0,50 ka <sup>14</sup>C AP (Churcher, 1959a; Lemon y Churcher, 1961; Marshall *et al.*, 1984; Lindsey y Seymour, 2015).

VF S/N°: cráneo casi completo, con los arcos cigomáticos rotos y los C1, P2, P4–M2 izquierdos y los I2–M2 derechos. Este ejemplar fue estudiado a través de fotos y réplicas dentarias cedidas por Ascanio Rincón. Procedencia geográfica: Muaco (11° 29' N; 69° 32' O; Falcón, Venezuela; Fig. 2). Procedencia estratigráfica: Lujanense (Pleistoceno Tardío). El sitio Muaco posee algunos fechados radiocarbónicos entre 9,03±0,240 y 16,38±0,40 ka <sup>14</sup>C AP (véase Marshall *et al.*, 1984).

MBLUZ P 2388: p4 derecho; MBLUZ P 1941: I3 izquierdo; MBLUZ P 1940: fragmento de rama horizontal derecha con los alvéolos de los p1–p3 y la raíz del c1. Procedencia geográfica: Pozo N° 185 de Inciarte (10° 47' 42.6" N; 72° 14' 20.8" O; Zulía, Venezuela; Fig. 2). Procedencia estratigráfica: Lujanense (Pleistoceno Tardío). Según la posición estratigráfica de los niveles portadores, estos materiales serían más modernos que los recuperados en la localidad N° 198 de Inciarte, los cuales fueron datados en

25,50±0,6 y 27,98±0,37 ka <sup>14</sup>C AP (Jull *et al.*, 2004; Prevosti y Rincón, 2007).

MNHN TAR 751: hemimandíbula derecha incompleta con los p2, m1–m2 y fragmento distal de húmero izquierdo. Procedencia geográfica: Quebrada del Puente Alto, 6 km al SE de Tarija (21° 31' S; 64° 44' O; Tarija, Bolivia; Fig. 2). Procedencia estratigráfica: Lujanense? (Pleistoceno Tardío?). La edad de este ejemplar sería Lujanense (Hoffstetter, com. pers. en Berta, 1989), aunque no existe información estratigráfica o bioestratigráfica disponible sobre este yacimiento para corroborar la propuesta, por lo que la misma es tentativa (Dundas, 1999).

MACN-Pv 500 (holotipo de *Dinocynops nehringi* Ameghino, 1902): cráneo con la dentición casi completa (faltan los I2–I3 izquierdos y el I3 derecho); hemimandíbula derecha con los c1, p2–m3; tibia derecha. El rostro está parcialmente reconstruido con yeso, como gran parte de los nasales, parte del hemimaxilar derecho y parte dorsal del premaxilar derecho y los C1 y P4 derechos. Procedencia geográfica: Luján (34° 34' S; 59° 06' O; Buenos Aires, Argentina; Fig. 2). Procedencia estratigráfica: Lujanense (Pleistoceno Tardío). Burmeister (1879) sugiere que el MACN-Pv 500 proviene de sedimentos más modernos que los que contienen a los grandes mamíferos extinguidos (Lujanense), postura seguida por Ameghino (1889). Lucas Kraglievich (1928) sugiere que la edad de este ejemplar es más moderna que Lujanense, dado que se halla "poco fosilizado". Sin embargo, otros autores lo asignan al Lujanense (Berta, 1989; Berman, 1994). Cotejando el material con la fig. 1 de Burmeister (1885), el MACN-Pv 500 antiguamente conservaba el I3 derecho y los i1–i3 derechos. La tibia derecha (Kraglievich, 1928: lám. IX) no pudo ser encontrada en las colecciones del MACN.

ORS20 418: fragmento de hemimandíbula izquierda con p2–p3 y m1–m2. Procedencia geográfica: sitio Orocuál S20 (9° 50' 41'08" N; 63° 19' 35'66" O; Monagas, Venezuela; Fig. 2) (Solórzano *et al.*, 2015; Ruiz-Ramoni *et al.*, 2022). Procedencia estratigráfica: Lujanense? (Pleistoceno Tardío?). Solórzano *et al.* (2015) y Ruiz-Ramoni *et al.* (2022, p. 101) sugieren una antigüedad Pleistoceno Tardío para este sitio sobre base del componente faunístico (incluyendo la presencia de *A. dirus*). Ruiz-Ramoni *et al.* (2022) discuten también la posibilidad de que el sitio tenga una edad mayor

(Pleistoceno Medio, Ensenadense). Sin embargo, la información biocronológica es inconclusiva y, para evitar caer en razonamientos circulares, no debería utilizarse la presencia de *A. dirus* para asignar la edad de este yacimiento. Otro aspecto relevante que debería evaluarse es la potencial existencia de una considerable promediación temporal en estos sitios de Orocuál.

## Descripción

**Cráneo.** El cráneo es robusto, presenta una constricción postorbitaria muy marcada con respecto a la caja craneana y frontales muy inflados (Fig. 20; especialmente en el holotipo de *Ca. nehringi*, Fig. 21) por el acusado desarrollo de los senos. En vista lateral la “frente” es elevada. La cresta sagital está muy desarrollada y se inicia sobre la constricción postorbitaria, continuándose hasta el extremo caudal del inion. Este último está muy expandido en sentido caudal y sobrepasa el límite caudal de los cóndilos occipitales. En comparación con el ancho del paladar, el rostro es relativamente angosto, sobre todo por detrás de los caninos. Los arcos cigomáticos son robustos, arqueados y triangulares en vista dorsal. Las muescas donde se originan los músculos maseteros superficiales no están muy ensanchadas y se ubican ventralmente sobre el yugal. Los yugales contactan con los lagrimales. El borde anterior de la órbita se posiciona entre la mitad del P4 y el foramen infraorbitario, sobre el diastema entre los P3–P4. El paladar termina por delante del borde caudal de los M2. La fosa mesopterigoidea es ancha, pero en el MUSM V 5025 se angosta marcadamente en sentido caudal. Los meatos auditivos externos están bien desarrollados y las bullas timpánicas son deprimidas. En el MUSM V 5025 los nasales sobrepasan la sutura frontomaxilar y no se angostan gradualmente en dirección caudal (Fig. 20). El foramen óptico y el rasgado anterior abren en un orificio común, mientras que la cresta endotimpánica anteroventral es incompleta y muy corta. El canal aliesfenoideo es largo y cubre al foramen rotundo. Los procesos paraoccipitales están suavemente expandidos en dirección caudal y los mastoideos son robustos.

Las mandíbulas del MUSM V 5025 presentan robustas ramas horizontales que desarrollan suaves lóbulos subangulares (Fig. 20). El borde ventral de estas ramas es curvo y, en la cara lateral, abren dos forámenes mentonianos por de-

bajo del p1 y del p3 (VF S/N°). El foramen anterior es más pequeño, la mitad que el posterior. En el MUSM Pv 32 el posterior se ubica por debajo del diastema que separa a los p2–p3. En el MUSM Pv 25 el tamaño de estos forámenes es inverso y se encuentran debajo del diastema entre p1–p2 y del p3. En el caso del MACN-Pv 500, presenta dos grandes forámenes mentonianos, debajo del p1 y del p3 (Fig. 21). La fosa masetérica se encuentra bien excavada, mientras que el proceso coronoideo es alto y posee un ápice redondeado. El borde dorsal del proceso angular es cóncavo y la faceta de inserción de la rama inferior del músculo pterigoideo medial está bien expandida. El cóndilo mandibular se ubica en el mismo plano que la serie dentaria. La sínfisis es robusta y alcanza hasta el borde caudal del p2.

**Dentición.** En los I1–I3 el cíngulo lingual está bien desarrollado y demarcado. El I2 presenta CAD y CAM, pero estas faltan en el I3. El tamaño de estos incisivos aumenta distalmente. El C1 es robusto y recto. Este diente muestra una corona robusta, con una sección transversal subcircular y cristas mesiolinguales y distales. El P1 posee una C1° baja, robusta y recurvada distolingualmente, así como un fuerte cíngulo lingual. Este último también está bien desarrollado en los P2–P3, los cuales son birradiculados y poseen una C1° baja. En los P2–P3 hay una CAD y un CD, aunque en el primero se encuentran poco desarrolladas. La CAD puede estar ausente en los P2. El P4 alcanza un gran tamaño con respecto a los M1–M2, aunque su protocono está poco desarrollado y se dirige medialmente. El tamaño del protocono es variable y el MUSM Pv 23 tiene una crista transversal que va desde el protocono a la paracrista. La paracrista es muy robusta y, en algunos ejemplares (e.g., MUSM Pv 154), el esmalte es rugoso. El cíngulo lingual se halla bien desarrollado. En el M1 los cíngulos labial y mesial son conspicuos, pero el hipocono es muy pequeño. No llega a distinguirse el metacono y, en tamaño, el metacono es casi la mitad del paracono. El hipocono del M2 rodea mesialmente al protocono y se conecta con el cíngulo lingual, además de expandirse distolingualmente. El metacono de este molar presenta un tamaño menor a la mitad del paracono y el cíngulo labial está bien desarrollado. Las cúspides principales son bajas. En el VF S/N° la CAD falta en el P2, el protocono del P4 se dirige más mesialmente y el metacono del M2 es casi un tercio menor que el paracono. Los i1 del MUSM V 5025 se en-

cuentran muy desgastados como para apreciar la morfología de la corona (Fig. 20). En el i2 del IPUP 220 puede observarse la presencia de una CAD, pero el desgaste dentario impide corroborar la existencia de la CAM. El i3 presenta una

C1° grande y una CAD conspicua. Al igual que los superiores, los c1 son robustos pero más recurvados y la crístida mesiolingual está bien desarrollada. La serie premolar es abierta, con diastemas entre los premolares, siendo más

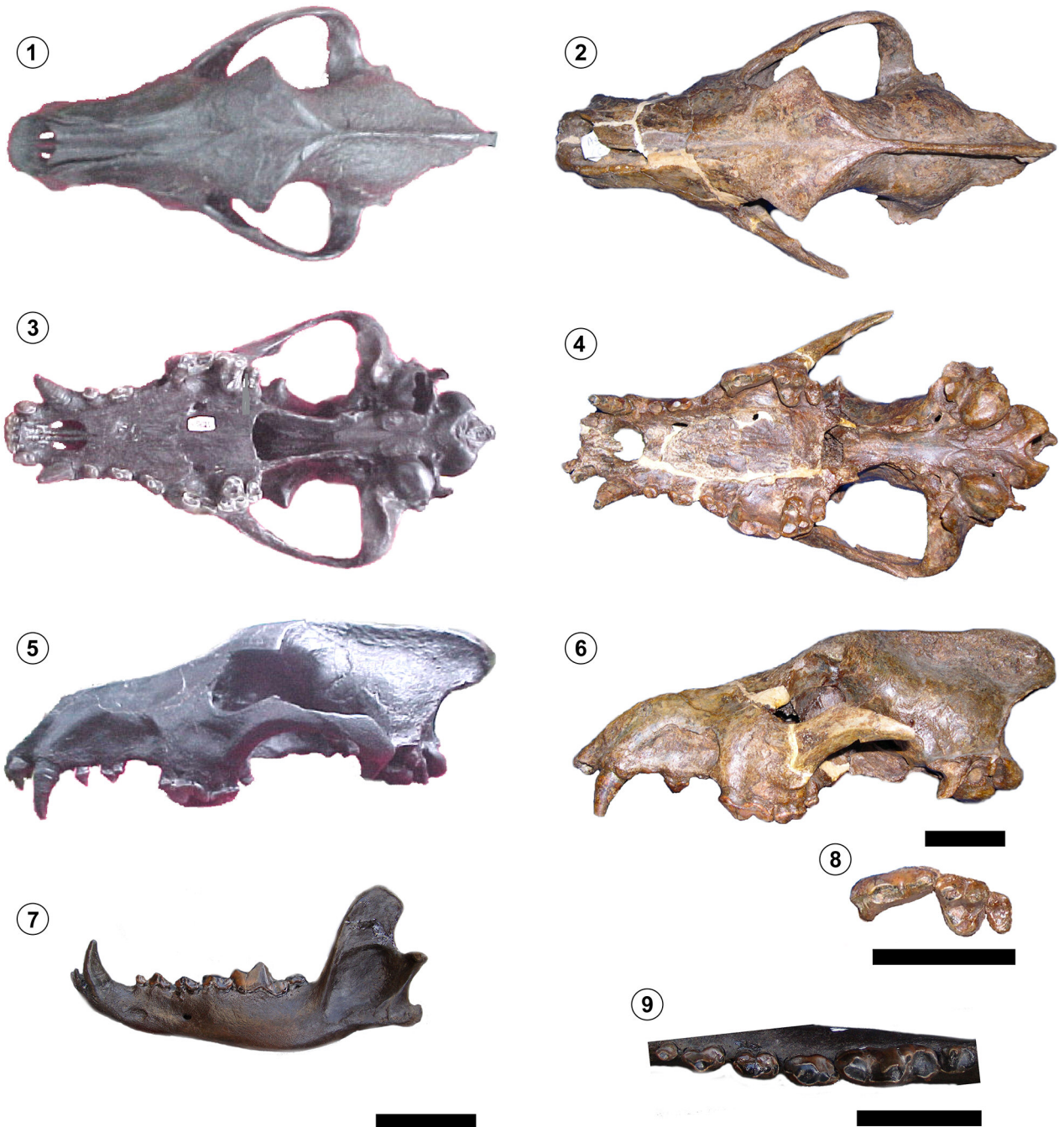


Figura 20. Cráneo y dentición de *A. dirus*: 1–2, cráneo en vista dorsal (MUSM V 5025 y VF?, respectivamente); 3–4, cráneo en vista ventral (MUSM V 5025 y VF?, respectivamente); 5–6, cráneo en vista lateral izquierda (MUSM V 5025 y VF?, respectivamente); 7, hemimandíbula izquierda en vista lateral (MUSM V 5025); 8, serie dentaria superior izquierda (P4–M2) en vista oclusal (VF?); 9, serie premolar-molar inferior izquierda (p1–m2) en vista oclusal (MUSM V 5025). Escala= 5 cm.



amplios entre los p1-c1 y p2-3. La C1° del p1 es más aguda y alta que en los P1 y el cíngulo lingual menos desarrollado. Los p2-p4 aumentan gradualmente de tamaño en sentido distal. Estos poseen dos raíces, C1° robustas, bajas y mesiodistalmente expandidas, crístidas mesiolinguales prominentes y cíngulos lingual y distal bien marcados. El p2 puede presentar una CCD y también una CAD. El p3 suele llevar CAD-CCD y un ejemplar (MUSM Pv 32) muestra una CAD2°. Los p2-p3 poseen una sección transversal subelíptica, siendo la mitad distal más ancha. El p4 posee un gran tamaño y una C1° baja, robusta y mesiodistalmente expandida. La CAD y el CD se encuentran bien desarrollados y este último se eleva suavemente terminando en punta (CCD). El cíngulo lingual se encuentra muy marcado a lo largo de todo el diente y la crístida mesiolingual es fuerte. En vista oclusal también presenta una sección subelíptica, aunque es

proporcionalmente más ancho que los p2-3. El m1 es robusto, proporcionalmente grande y presenta un metacónido bajo y pequeño, que se conecta con una fuerte protocristida. La superficie del esmalte presenta arrugas y estriaciones. Sobre el borde lingual de la cara distal del protocónido se observa un protostílido. El hipocónido es la cúspide mayor en el talónido, seguido por el entocónido, que sólo alcanza la mitad de su tamaño. Cuatro crístidas corren desde el ápice de esta cúspide hacia el protostílido, el entocónido, el hipocónulido y el metacónido. El talónido es largo y casi tan ancho como el trigónido. Su cara labial se encuentra inclinada y desarrolla un pequeño cíngulo en su unión con el trigónido. Entre el metacónido y el entocónido hay un entoconúlido con forma de cresta semilunar. En la base de la cara distal del metacónido existe una pequeña cúspide (metastílido). La protocristida es fuerte y en el MUSM Pv

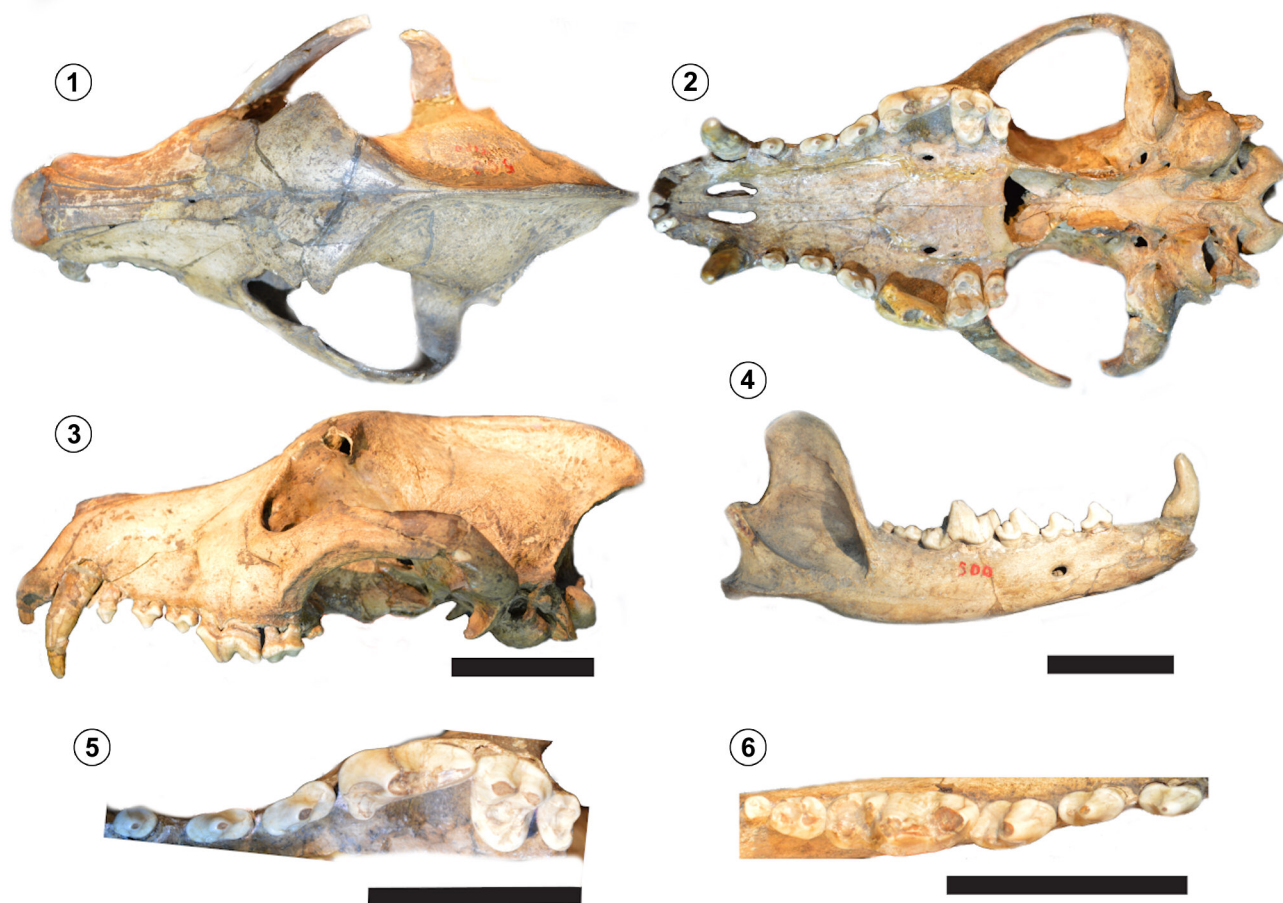


Figura 21. Holotipo de *Canis nehringi* (MACN-Pv 500), sinónimo junior de *A. dirus*: 1-3, cráneo en vista dorsal, ventral y lateral izquierda, respectivamente; 4, hemimandíbula derecha en vista lateral; 5, P4-M2 izquierdos en vista oclusal; 6, p4-m2 derechos en vista oclusal. Escala= 5 cm.



152 hay un pequeño mesocónido y un hipoconúlido en forma de cresta transversal. El m2 es proporcionalmente grande y presenta una sección transversal rectangular. El metacónido está bien desarrollado y se implanta distolingualmente al protocónido. Los cingulos mesiolingual y mesiolabial están bien desarrollados. Este último se extiende hasta la mitad del protocónido. En la cara distal del protocónido puede observarse un fuerte protostilido. El hipocónido es grande y subigual en tamaño respecto al metacónido. El entocónido tiene la mitad del porte del hipoconúlido y se implanta más distalmente. Entre el metacónido y el entocónido hay dos diminutas cúspides en el MNHN TAR 751. El m3 es pequeño y subcircular. Estos ejemplares presentan desgaste de grado 1–2 y, menos frecuentemente, grado 0 ó 3.

**Postcráneo.** La escápula posee una cavidad glenoidea elíptica, pero su borde lateral es suavemente cóncavo. El proceso coracoides es robusto. En el húmero la tuberosidad mayor está bien elevada, el surco intertubercular es profundo y la cabeza plana. En el extremo distal de este hueso se observa un amplio foramen supratroclear y un capítulo bien desarrollado en la articulación distal. El olécranon es alto y se inclina proximocaudalmente. El proceso coronario lateral se halla muy poco desarrollado y, sobre la cara medial de la diáfisis, por delante de la escotadura semilunar, se presenta una muesca rectilínea para los músculos bíceps braquial y braquial. El proceso estiloides del radio se encuentra bien expandido en sentido distal. La diáfisis del Mc2 está lateralmente curvada mientras que en el Mc4 es recta y más elongada, aunque en ambos poseen crestas sagitales, fosas sesamoideas y cóndilos bien diferenciados en el extremo distal. El tubérculo cervical es poco notorio, pero la cresta que es la continuación proximomedial de la superficie rugosa está muy marcada y, en su recorrido, contacta con el trocánter menor. La diáfisis se curva caudalmente y las tuberosidades están bien desarrolladas, al igual que los cóndilos que se extienden notoriamente en sentido caudal. La tuberosidad tibial es larga y, en vista lateral, delinea un perfil abrupto. El proceso medio de la cóclea, el cual se ubica sobre la cara craneal de la epífisis distal, se encuentra poco expandido en dirección distal (con relación al borde craneal de la cóclea). El maléolo medial se proyecta distalmente y posee un surco longitudinal laterocaudal. La escotadura se-

milunar es poco profunda y el surco para el tendón del músculo flexor lateral de los dedos está presente. La tróclea del astrágalo posee un profundo surco central flanqueado por dos fuertes cóndilos. Al igual que en otros cánidos, el cóndilo externo es más robusto, alto y largo que el interno. La faceta articular ectal es angosta y se aguza distalmente, pero llega a contactar con la faceta articular para el navicular. La cabeza es proporcionalmente corta, elíptica en vista distal y su eje mayor se halla inclinado casi a 45° con respecto al eje transversal del cuerpo. El tubérculo del calcáneo (cuerpo del calcáneo) es alto, especialmente en su extremo distal. La faceta subtentacular es elíptica, se aguza distalmente y generalmente contacta con la faceta distal. Un profundo y ancho surco separa a ésta de la faceta ectal. La tabla dorsal presenta una robusta cresta media y el proceso troclear es robusto pero pequeño. La faceta distal presenta un contorno elíptico y se dispone oblicuamente al eje mayor del hueso. La faceta cuboidal presenta un borde dorsal cóncavo y uno medioplantar cóncavo. El cuboide es proporcionalmente largo y presenta un fuerte tubérculo plantar, un conspicuo proceso medial, un robusto proceso lateral y un profundo surco para el tendón del músculo peroneo. Los metatarsianos presentan diáfisis largas, rectas en los Mt3 y curvadas en los Mt2 y, al igual que los metacarpianos, las quillas, fosas sesamoideas y cóndilos se encuentran bien desarrollados.

### Comentarios

*Aenocyon dirus* es el cánido sudamericano más grande y, en casi todas las variables, sus valores exceden los de otras especies, aunque existe superposición con *Theriodictis* y "*Ca.*" *gezi* (Información Suplementaria online 2 y 3). Esto, combinado con el patrón cráneo dentario (véase más arriba) hacen que sea una especie relativamente fácil de reconocer. La mediana del 61% de las medidas estudiadas de los ejemplares sudamericanos de *A. dirus*, sin incluir al MACN-Pv 500 (tipo de *Ca. nehringi*; véase más abajo), se encuentran por debajo de la mediana de los individuos de América del Norte (Información Suplementaria online 2). Esto es congruente con lo que puede observarse en las medidas reportadas por Berta (1989) y lo reportado por Kisko (1967) en Bocquentin (1979). Sin embargo, estas diferencias son muy poco marcadas (en torno al 5% de la mediana de la muestra

de América del Norte en promedio) y las dos muestras se superponen considerablemente.

La ausencia de raíces y de desgaste dentario (grado 0), el color de la corona y la crenulación de sus crestas indican que el M1 del AMNH 56602 probablemente no emergió de su cripta, por lo que perteneció a un individuo juvenil. La morfología de este ejemplar permite asignarlo a *A. dirus*, hipótesis previamente propuesta por Berta (1989). El MNHN TAR 751 también fue estudiado por Berta (1989), quien lo asignó a *A. dirus* y, posiblemente, sea la base para mención de "*Canis (Aenocyon) cf. C. (A.) dirus*" para Tarija de Hoffstetter (1986). Contrariamente a la descripción de Berta (1989), la crístida oblicua corre desde el metacónido hasta el hipocónido y no hasta el hipocónulido (*hypoconular shelf*). Tanto el tamaño como otros aspectos morfológicos de los ejemplares procedentes de Talara e Inciarte permiten diferenciarlos de otras especies de grandes cánidos sudamericanos y determinarlos como *A. dirus*. La asignación de los restos postcraneanos encontrados en Talara es complicada ya que la mayoría son elementos aislados e incompletos. Sin embargo, el tamaño y algunos rasgos anatómicos permiten asignar algunos de estos a *A. dirus*. El borde lateral de la cavidad glenoidea de la escápula de *T. platensis* (MLP 96-IX-1-1) es recto y no cóncavo. La cabeza del astrágalo de *A. dirus* es algo más corta que en *T. platensis* y la faceta ectal más angosta y alcanza a contactar con la faceta navicular. En *T. platensis* la faceta sustentacular es más circular y no llega a contactar con la faceta distal. Esta última está más comprimida transversalmente en *A. dirus*, mientras que la faceta cuboidal presenta un borde dorsal más convexo. Cabe destacar que algunos ejemplares de América el Norte también tienen facetas sustentaculares subcirculares.

Kraglievich (1928) comparó a *Ca. nehringi* con *T. platensis*, *Ca. lupus* y *A. dirus* y señaló que se asemeja más a esta última especie, tanto en el aspecto general del cráneo, la forma del paladar, la proyección del inion sobre los cóndilos occipitales y la extensión caudal de los nasales. Berta (1989, p. 61) agregó, como caracteres derivados de estas dos especies, que el foramen óptico y la fisura orbitaria abren en la misma depresión y que el "escudo" supraoccipital es angosto, triangular y se extiende sobre los cóndilos occipitales. Por último, el cingulo mesial del M1 rodea lingualmente al protocono. Nowak (1979) mencionó que estas especies

poseen en común varios caracteres, a saber: gran tamaño y proporciones masivas; área frontal ancha; cresta sagital prominente; "placas verticales" de los palatinos que divergen ampliamente en dirección rostral; forámenes palatinos mayores ubicados al nivel del borde distal del P4; P4–m1 relativamente grandes. Kraglievich (1928) distinguió *Ca. nehringi* de *A. dirus* por presentar los siguientes caracteres: frente más abovedada; premolares más simples; P4–m1 proporcionalmente menores; metacono del M1 más pequeño; pared labial del talónido del m1 menos convexa; m1 sin cúspides extra entre el metacónido y el entocónido; borde ventral de la rama horizontal más rectilíneo. *Canis nehringi* es más "primitiva" con respecto a *A. dirus* (Berta, 1989, p. 57, 111) en los siguientes caracteres: m1–m2 más simples; m1 carente de entoconúlido, entocrístida, metastílido y la cresta transversa que va desde el metacónido al hipocónido. Berman (1994, p. 139–140) describió y comparó al MACN-Pv 500 con "*Ca. gezi*" (MACN-Pv 5120). Señaló que en *Ca. nehringi* el cráneo es algo más largo, los senos frontales están más desarrollados y el m1 es, proporcionalmente, más corto con relación al m2. Además, el m1 posee un conspicuo metacónido, los p2–p3 presentan un cingulo mesiolingual más desarrollado y los C1 son menos robustos que en "*Ca. gezi*". Como lo indicaron la mayoría de estos autores, el MACN-Pv 500 es muy similar a la especie *A. dirus* y las diferencias recaen, principalmente, en caracteres dentarios. A esto puede agregarse, como ya lo señaló L. Kraglievich (1928), que la "frente" está más elevada que en *A. dirus*. Sin embargo, el estado de varios de los caracteres distintivos de *Ca. nehringi* mencionados por estos autores (e.g., forma de la pared labial del talónido y del borde ventral de la mandíbula; tamaño del metacono del M1; presencia de CAD en el p3) no difiere de los presentes en *A. dirus*. Se conocen numerosos ejemplares de *A. dirus*, provenientes principalmente de América del Norte, en especial de Rancho La Brea en California. En esta gran serie se han observado la presencia de polimorfismos en varios de estos caracteres dentarios (Merriam, 1912). A pesar de que Berta (1989) señaló como un carácter distintivo de *A. dirus* la presencia de CAD en los P2–p2, Merriam (1912) observó que estas cúspides pueden faltar en algunos ejemplares. Berta (1989) incluyó en la diagnosis de *Ca. nehringi* la ausencia en el m1 de "cúspides adicionales" y de una cresta que une al

metacónido con el hipocónido. Con relación a las “cúspides adicionales” del m1, Berta (1989) mencionó como carácter diagnóstico del m1 de *A. dirus* la presencia de entoconúlido, entocrístida y metastílido, estructuras que no estarían presentes en el MACN-Pv 500. El desgaste dentario impide observar el desarrollo de dichas cúspides. Sin embargo, la cara lingual del talónido de este ejemplar es muy parecida a la de *A. dirus* y en esta pueden observarse (en vistas oclusal y lingual), dos pequeños lóbulos separados por un suave surco. El lóbulo distal correspondería al entocónido y el lóbulo mesial, al entoconúlido. También se observan restos de un metastílido mientras que la ausencia de entocrístida podría ser un caso de variación intraespecífica, como señaló Merriam (1912), o deberse al desgaste dentario. Este autor señaló que entre el entocónido y el metacónido del m1 de *A. dirus* hay, normalmente, tres cúspides, pero a veces aparecen más o menos de tres. En el ejemplar de *A. dirus* MNHN TAR 751 sólo hay un entoconúlido y un pequeño metastílido. Merriam (1912) también observó que el desarrollo de las cúspides del m2 es variable, especialmente la presencia de un paracónido y el tamaño del metacónido. Según puede verse en las figuras 8–10 de Merriam (1912), la presencia del entocónido, entoconúlido y la entocrístida tampoco es constante en el m2. En el m2 del MNHN TAR 751 hay un entocónido, pero en lugar de un entoconúlido o entocrístida existe un cingulo lingual crenulado que cierra a la cuenca del talónido y se extiende caudalmente hasta la mitad del entocónido. El CD del P3 desarrolla normalmente una pequeña CCD (Merriam, 1912), pero la presencia de esta estructura es variable. Adicionalmente, Berta (1989, p. 113) indicó que *A. dirus* es más grande y robusto que *Ca. nehringi*, lo cual es congruente con nuestros datos que indican que *ca.* de un 50% de las medidas craneodentarias escapan al rango de distribución de *A. dirus*. Sin embargo, las diferencias son poco marcadas aun cuando el tamaño de la muestra es muy limitado (Información Suplementaria online 2). Los valores del CV se elevan al incluir al MACN-Pv 500, pero no de manera significativa y siguen siendo comparables a lo observado en especies vivientes (véase más arriba). La comparación de los CV de *A. dirus* con las muestras actuales de *Lycalopex culpaeus* y *Lycalopex gymnocercus* no son significativas ( $p > 0,05$ ), excepto para el AM1 con respecto a la población de *Lycalopex gymnocercus* ( $p < 0,03$ ; Información

Suplementaria online 2). Esta diferencia se pierde cuando las muestras se estandarizan para eliminar las diferencias de tamaños entre las especies. Nuevamente, hay que remarcar que el tamaño de la muestra es, en general, pequeño y en algunas variables se limita a uno, dos o tres especímenes (Información Suplementaria online 2), lo que hace trivial el uso del CV en esos casos.

Por lo tanto, teniendo en cuenta las limitadas diferencias que existen entre *Ca. nehringi* y *A. dirus* (i.e., menor tamaño en algunas variables y frontal más inflado), se considera que estas especies corresponden a la misma entidad biológica. Las diferencias previamente enumeradas podrían ser atribuidas a variaciones geográficas y/o intrapoblacionales, por lo que serían el producto de un limitado número de especímenes conocidos, especialmente para América del Sur. Los resultados filogenéticos obtenidos (Prevosti, 2010; Información Suplementaria online 1, Figs. S7–S8) son congruentes con esta propuesta, ya que resuelven a *Ca. nehringi* y *A. dirus* como hermanos.

Recientemente, Ruiz-Ramoni *et al.* (2022) expanden la distribución de *A. dirus* a la zona oriental de Venezuela. La sinonimia entre *A. dirus* y *Ca. nehringi* permite extender el rango geográfico, a su vez, más de 1.000 km hacia el S hasta la región pampeana (Argentina; Fig. 2).

CANINAE indet.

Información Suplementaria online 2

## Materiales estudiados

AMNH 11102 (holotipo de *Macrocyon robustus* Ameghino, 1881): fragmento de hemimandíbula derecha con i3–c1 (dentro del alvéolo) y dp3–4; fragmento del hemimaxilar izquierdo con el alvéolo del P1 y el DP2; fragmento del temporal izquierdo con la bulla timpánica casi completa, parte del proceso cigomático y el petroso; fragmentos del occipital, basiesfenoides y de la arcada cigomática; jugal derecho; fragmentos del frontal; fragmento proximal de la escápula derecha; húmero derecho; porción de isquion. Grado de desgaste 0. Procedencia geográfica: Arroyo Frías (aproximadamente 34° 39' S; 59° 26' O; Mercedes, Buenos Aires, Argentina; Fig. 2). Procedencia estratigráfica: Lujanense? Berta (1989) sugirió que la edad de este ejemplar es más moderna que el Lujanense, dado que está poco mineralizado

y contiene abundante colágeno. Comentarios: Berta (1989) indicó que la afinidad específica de este material no es clara, pero que pertenecería a un gran cánido del género *Canis*, de la talla de *A. dirus*. Basándose en la gran cantidad de colágeno que conserva el material, sugirió que podría pertenecer a un ejemplar actual de *Ca. familiaris*. El Dp3 es casi idéntico a un ejemplar figurado por Merriam (1912: fig. 14) de *A. dirus*, tanto en tamaño y desarrollo de cúspides como en su implantación (se hallan inclinados en dirección distal). El Dp4 presenta un hipocónulido mucho más desarrollado que en *A. dirus* (véase Merriam, 1912). El i3 es más grande que el homólogo de *T. platensis* pero su CAM es, proporcionalmente, más pequeña y baja, mientras que las crístidas y el cíngulo lingual están más desarrollados que en esta última. La cara dorsal del petroso muestra algunas semejanzas con *Ca. latrans* y *Ca. familiaris*, como ser la forma del puente óseo dorsal al meato auditivo interno y la amplia superficie posterodorsal a la fosa subarcuata. Estos caracteres lo separan de *Protocyon* y *Theriodictis*, en los cuales el área posterodorsal a la fosa subarcuata es más pequeña y el puente es más grueso en su extremo rostral. Adicionalmente, el foramen para el nervio facial no está desplazado en sentido craneal como en *Protocyon* y *Theriodictis*.

MACN-Pv 11611 (holotipo de *Amphicyon argentinus* Ameghino, 1904): M1 derecho. Presenta las cúspides y bordes redondeados debido a retransporte. Procedencia geográfica: Playa del Barco, Pehuen-Có (39° 00' S; 61° 31' O; Buenos Aires, Argentina; Fig. 2). Procedencia estratigráfica: originalmente se le asignó una antigüedad "Hermosense" (Plioceno; Ameghino, 1904), pero Berta (1989) señaló que podría ser más joven, ya que no tiene información estratigráfica precisa y en la zona hay depósitos cuaternarios. El ejemplar está bastante desgastado, lo que evidencia que fue retrabajado y transportado. Esto hace plausible que el MACN-Pv 11611 corresponda a un material rodado y coleccionado fuera de contexto estratigráfico, en la línea de playa que caracteriza al yacimiento, tal como señaló Berman (1994). Comentarios: teniendo en cuenta el tamaño, desarrollo del hipocono y la reducción del cíngulo lingual podría pertenecer a *Theriodictis* o a "*Ca.*" *gezi*. El MACN-Pv 11611 fue originalmente descrito como un creodonte (Ameghino, 1904) del género *Amphicyon* y, posteriormente, ubicado en *Canis* por L. Kraglievich (1928). Por presentar un hipocono

reducido y una cuenca del talón corta este ejemplar fue determinado como *Theriodictis* sp. por Berta (1989). Berman (1994) consideró que los caracteres presentes en el MACN-Pv 11611 no son suficientes para asignarlo plenamente a *Theriodictis* y, por lo tanto, lo determinó como Canidae aff. *Theriodictis*.

MNHN TAR 662: fragmento de hemimaxilar y yugal izquierdo con el M1; MNPA V 294F: fragmento de hemimaxilar derecho con el M2. Procedencia geográfica: Tarija (21° 31' S; 64° 44' O; Tarija, Bolivia; Fig. 2). Procedencia estratigráfica: Pleistoceno Medio-Tardío? (Ensenadense?). Los datos estratigráficos son poco precisos y no hay datos bioestratigráficos que permitan corroborar la Edad Ensenadense de estos restos (Prevosti *et al.*, 2009b). Véase más abajo los comentarios realizados sobre la procedencia del MACN-Pv 1452. Comentarios: El hipocono del MNHN TAR 662 está más desarrollado que en los ejemplares de *Protocyon* y alcanza una altura mayor en su extremo distal, pero a su vez es menor que en "*Ca.*" *gezi*. Su tamaño se encuentra en la zona de intergradación de ambos géneros. El tamaño del M1 se ubica dentro del rango de *Protocyon* y *Theriodictis*, pero por debajo del de *A. dirus*, lo que permite excluir a esta última. El MNPA V 294F presenta una reducción del cíngulo labial y del hipocono tal que permite descartar su asignación a los géneros *Aenocyon*, *Canis* y *Chrysocyon*. En *T. platensis* el M2 posee tres raíces, pero en *Protocyon* este número varía entre dos y tres. El tamaño del MNPA V 294F tampoco ayuda a diferenciarlos. Solo la presencia de un metacono no relictual es congruente con *Theriodictis*, ya que esta cúspide falta o está muy reducida en los M2 conocidos de *Protocyon* (Cartelle y Langguth, 1999, p. 380; Prevosti, 2006). Este ejemplar fue determinado como "*Protocyon tarijensis*" por Takai *et al.* (1984, p. 4), pero sin justificación explícita. Estos ejemplares podrían ser asignables a *Theriodictis* y, en consecuencia, los primeros registros fuera de la región pampeana de Argentina (véase también Prevosti *et al.*, 2004b, 2009b). Sin embargo, por tratarse de piezas muy incompletas y el carácter fragmentario de los fósiles de *P. tarijensis*, queda abierta la posibilidad de que pertenezcan a este último taxón.

MCN-PV 3639: M1 derecho. Procedencia geográfica: Balneario Hermenegildo (33° 40' S; 53° 15' O; Santa Vitória do Palmar, Rio Grande do Sul, Brasil; Fig. 2). Procedencia es-

tratigráfica: encontrado fuera de contexto en la línea de marea, por lo que no hay certeza sobre su contexto estratigráfico original (Hadler *et al.*, 2004). Comentarios: El MCN-PV 3639 fue determinado como Caninae cf. *Theriodictis* por Hadler *et al.* (2004) pero, debido al mayor desarrollo del hipocno y el metacónulido, en realidad resulta más afín a "*Ca.*" *gezi* y constituiría el único registro fuera de la región pampeana de Argentina. Sin embargo, por lo fragmentario del resto y la variabilidad observada es preferible determinarlo como Caninae indet.

CTES PZ 1606: fragmento de hemimandíbula derecha con el p2 y las raíces de los p3–m1. Procedencia geográfica: Arroyo Toropí (28° 36' S; 59° 02' O; Corrientes, Argentina; Fig. 2). Procedencia estratigráfica: Lujanense (Pleistoceno Tardío). Fue encontrado en la sección inferior de la Formación Yupoí. Álvarez (1974) le asignó una Edad Ensenadense a los sedimentos portadores. Sin embargo, el reanálisis de la fauna asociada indicó que se depositó durante el Pleistoceno Tardío (Lujanense; véase Scillato Yané *et al.*, 1998). Los datos de OSL (luminiscencia estimulada ópticamente) sugieren una antigüedad de hasta 127–98 ka AP (Zurita *et al.*, 2014; Francia *et al.*, 2015), por lo cual el yacimiento en conjunto (Toropí + Yupoí) involucraría el lapso Lujanense (Tonni *et al.*, 2005). Comentarios: algunos rasgos del p2 resultan semejantes a *P. troglodytes*. La C1° del p2 está claramente diferenciada de la base del diente, especialmente en su borde labial, lo que difiere de *Theriodictis*, *Protocyon* y *A. dirus*, en los que la cara lateral de la C1° es continua con el cíngulo labial. En este último aspecto es similar a algunos ejemplares de *P. troglodytes*. Las crístidas mesiolingual y distal están más desarrolladas en *Theriodictis*, *Protocyon* y *A. dirus*. De todas formas, la C1° es más grácil que en estos taxones. La mitad mesial del p2 es, proporcionalmente, más ancha que en *Theriodictis*, "*Ca.*" *gezi* y *A. dirus*, rasgo que lo asemeja a ciertos ejemplares de *Protocyon*. Álvarez (1974) determinó este ejemplar como *Theriodictis* pero sin justificar esta asignación taxonómica. Los caracteres presentes en este material no permiten asignarlo con certeza a ninguno de estos géneros y especies.

MLP 49-VI-6-46: hemimandíbula izquierda incompleta con el dp3, con los i1–3/p1 dentro de los alvéolos. Procedencia geográfica: Necochea (34° 30' S; 58° 29' O; Buenos Aires, Argentina; Fig. 2). Procedencia estratigráfica: Ense-

nadense? No hay información estratigráfica que permita confirmar la edad de este ejemplar. Comentarios: el MLP 49-VI-6-46 pertenece a un ejemplar juvenil de un gran cánido, pero la ausencia de caracteres diagnósticos impide asignarlo a alguno de los géneros conocidos para la región pampeana. En comparación con el holotipo de *Canis robustus* y con *A. dirus* (véase Merriam, 1912), el dp3 es, proporcionalmente, más largo, la C1° es más baja, la CAD2° es más grande y los CD y CM están menos marcados. Este premo-lar no está tan inclinado en sentido distal como en estos taxones.

BM 18911: c1 izquierdo sin raíz. Procedencia geográfica: Lagoa Santa (aproximadamente 19° 39' S, 43° 53' O; Minas Gerais, Brasil; Fig. 2). Procedencia estratigráfica: Pleistoceno medio?–Holoceno Temprano (Bonaerense?–Lujanense; véase más arriba la situación cronológica de los sitios de Lagoa Santa). Comentarios: el tamaño y la morfología permiten asignarlo a un gran cánido (*i.e.*, *Aenocyon*, *Canis*, *Theriodictis*, *Protocyon*), aunque es demasiado robusto como para pertenecer a *Ch. brachyurus*. Teniendo en cuenta los taxones hallados en las cuevas de Lagoa Santa, podría corresponder a *P. troglodytes*. Bajo el número BM 18911 también se encuentran depositados otros materiales (fragmentos craneanos y mandibulares, dientes aislados) asignables a *Speothos*. El escaso espesor de las paredes de la corona y de la raíz, sumado a la ausencia de desgaste dentario, indicaría que perteneció a un ejemplar subadulto.

MNPA V 283: fragmento de hemimandíbula izquierda con las raíces de los p4–p1; MNHN TAR 577: ulna derecha; MNHN TAR 751: fragmento distal de húmero izquierdo; MNHN TAR 755: húmero derecho; MNHN TAR 661: calcáneo izquierdo; MNHN TAR 759: segundo metacarpiano izquierdo; MNPA V 290: tibia derecha; MNPA V 292: radio izquierdo; MNPA V 288: fragmento proximal de radio derecho. Procedencia geográfica: Tarija (21° 31' S, 64° 44' O; Tarija, Bolivia; Fig. 2). Procedencia estratigráfica: Pleistoceno Medio–Tardío? (Ensenadense?). La ausencia de datos de procedencia estratigráfica impide acotar la edad de estos ejemplares (véase más arriba). Comentarios: la morfología de la tibia MNPA V 290 es parecida a la de *Canis*, *Aenocyon*, *Protocyon* y *Theriodictis*. La superficie de inserción del músculo flexor digital medial es angosta como en *T. platensis* y a diferencia de *Protocyon* y *Chrysocyon*. Las dimensiones de



esta tibia son mayores que el ejemplar de *Protocyon* MLP 89-XI-20-1 y similares a las de *T. platensis* y *Aenocyon*. De acuerdo a estos caracteres este ejemplar se acerca, morfológicamente, a *Theriodictis*. El MNPA V 283 fue determinado como *Protocyon tarijensis* por Takai *et al.* (1984); sin embargo, no se pueden descartar otras especies de grandes cánidos debido a lo fragmentario y poco diagnóstico del material.

MUSM Pv 182: decimotercera? vértebra torácica; IPUP 260: vértebra lumbar; IPUP 261: vértebra torácica sin epífisis; IPUP 249: vértebra lumbar; IPUP 248: vértebra lumbar incompleta; IPUP 258: cuerpo de vértebra cervical; IPUP 259: séptima? vértebra cervical; IPUP 1: vértebra caudal; IPUP 330: vértebra caudal; IPUP 326: vértebra caudal; IPUP 251: vértebra caudal; IPUP 257: vértebra caudal; IPUP 256: vértebra caudal; IPUP 255: vértebra caudal; IPUP 253: vértebra caudal; IPUP 252: vértebra caudal; IPUP 268: fragmento proximal de costilla; IPUP 269: fragmento proximal de costilla; IPUP 270: fragmento proximal de costilla; IPUP 235b: fragmento distal de radio izquierdo; MUSM Pv 137: fragmento distal de radio izquierdo; MUSM Pv 159: fragmento proximal de radio izquierdo; IPUP 234b: fragmento distal de radio izquierdo; IPUP 246: pisciforme derecho; IPUP 281: cuneiforme izquierdo; IPUP 245: cuneiforme derecho; IPUP 316: primer metacarpiano izquierdo; IPUP 319: primer metacarpiano izquierdo; IPUP 266: segundo metacarpiano izquierdo sin epífisis; MUSM Pv S/N° e: fragmento proximal de tercer metacarpiano derecho; IPUP 329: fragmento de ilium derecho; IPUP 229: fragmento distal de tibia derecha; IPUP 227: fragmento distal de tibia derecha; IPUP 226: fragmento distal de tibia izquierda; IPUP 225: fragmento distal de tibia izquierda; IPUP 230: epífisis proximal de tibia derecha; IPUP 327: navicular izquierdo; MUSM Pv 142: quinto metatarsiano derecho; MUSM Pv 138: quinto metatarsiano derecho; MUSM Pv 141: tercer metatarsiano izquierdo; IPUP 325: fragmento proximal de quinto metatarsiano izquierdo; IPUP 276: tercer metatarsiano izquierdo; IPUP 279: fragmento distal de metapodio; IPUP 267: fragmento distal de metapodio; IPUP 271: fragmento distal de metapodio; IPUP 264: fragmento distal de metapodio; IPUP 263: fragmento distal de metapodio; IPUP 272: fragmento distal de metapodio; IPUP 273: fragmento distal de metapodio; IPUP 270: fragmento proximal de cuarto metacar-

piano izquierdo; IPUP 277: fragmento distal de metapodio; MUSM Pv 175: falange proximal del dedo segundo o quinto; MUSM Pv 177: falange proximal del dedo tercero o cuarto; MUSM Pv S/N° a: falange proximal del dedo tercero o cuarto; MUSM Pv S/N° b: falange proximal del dedo tercero o cuarto; MUSM Pv S/N° d: falange media del dedo tercero o cuarto; IPUP 321: falange media del dedo tercero o cuarto; IPUP 314: falange media del dedo tercero o cuarto; IPUP 315: falange media del dedo tercero o cuarto; IPUP 318: falange media del dedo tercero o cuarto; IPUP 324: falange media del dedo segundo o quinto; IPUP 312: falange media del dedo segundo o quinto; IPUP 323: falange media del dedo segundo o quinto; IPUP 320: falange media del dedo segundo o quinto; IPUP 322: falange media del dedo segundo o quinto; IPUP 283: falange proximal del dedo segundo o quinto; IPUP 308: falange proximal del dedo segundo o quinto; IPUP 22: falange proximal del dedo tercero o cuarto; IPUP 285: falange proximal del dedo segundo o quinto; IPUP 291: falange proximal del dedo segundo o quinto; IPUP 311: falange proximal del dedo segundo o quinto, sin epífisis proximal; IPUP 292: falange proximal del dedo segundo o quinto, incompleta; IPUP 300: falange proximal del dedo segundo o quinto, incompleta; IPUP 310: falange proximal del dedo tercero o cuarto; IPUP 304: falange proximal del dedo tercero o cuarto; IPUP 305: falange proximal del dedo tercero o cuarto; IPUP 306: falange proximal del dedo tercero o cuarto, incompleta; IPUP 301: falange proximal del dedo tercero o cuarto; IPUP 303: falange proximal del dedo tercero o cuarto; IPUP 287: falange proximal del dedo tercero o cuarto; IPUP 295: falange proximal del dedo tercero o cuarto; IPUP 290: falange proximal del dedo tercero o cuarto; IPUP 302: falange proximal del dedo tercero o cuarto; IPUP 286: falange proximal del dedo tercero o cuarto; IPUP 289: falange proximal del dedo tercero o cuarto; IPUP 307: falange proximal del dedo tercero o cuarto; IPUP 297: falange proximal del dedo tercero o cuarto; IPUP 296: falange proximal del dedo tercero o cuarto; IPUP 297: falange proximal del dedo tercero o cuarto; IPUP 298: falange proximal del dedo tercero o cuarto; IPUP 299: falange proximal del dedo tercero o cuarto; IPUP 309: falange proximal del dedo tercero o cuarto; IPUP 284: falange proximal del dedo tercero o cuarto. Procedencia geográfica: La Brea (4° 40' S, 81° 60' O; Talara, Piura, Perú; Fig. 2). Procedencia estratigráfica:

Pleistoceno Tardío (Lujanense). En este sitio fueron recolectados abundantes restos de mamíferos extinguidos y las dataciones radiocarbónicas realizadas arrojaron entre  $13,62 \pm 0,6$  y  $14,42 \pm 0,5$  ka  $^{14}\text{C}$  AP (Churcher, 1959a; Lemon y Churcher, 1961; Marshall *et al.*, 1984; Lindsey y Seymour, 2015). Comentarios: por la morfología y el tamaño que presentan estos ejemplares es muy probable que pertenezcan a *A. dirus*, que es la única especie de gran tamaño recolectada en este yacimiento.

MBLUZ P 2387: fragmento de temporal izquierdo; MBLUZ P 3922: vértebra caudal octava? sin epífisis; MBLUZ P 3700: atlas incompleto; MBLUZ P 3386: atlas incompleto; MBLUZ P 6581: axis; MBLUZ P 3701: tercera? vértebra cervical; MBLUZ P 2065: séptima? vértebra cervical; MBLUZ P 3709: vértebra lumbar incompleta; MBLUZ P 2421: cuerpo de primera? vértebra lumbar; MBLUZ P 2470: cuerpo de la séptima? vértebra lumbar; MBLUZ P 1859: segunda? vértebra lumbar; MBLUZ P 4390: vértebra caudal quinta o sexta?; MBLUZ P 2143: vértebra caudal cuarta o quinta?; MBLUZ P 2203: vértebra caudal décima?; MBLUZ P 2969: vértebra caudal tercera?; MBLUZ P 4348: vértebra caudal cuarta?; MBLUZ P 4051: fragmento proximal de costilla; MBLUZ P 3012: fragmento proximal de costilla; MBLUZ P 2596: fragmento proximal de tibia derecha; MBLUZ P 2108: escafolar derecho; MBLUZ P 3071: metacarpiano 1 izquierdo; MBLUZ P 2072: Mc1 izquierdo; MBLUZ P 2190: fragmento distal de metápodo; MBLUZ P 1990: fragmento distal de metápodo; MBLUZ P 2547: fragmento distal de metápodo; MBLUZ P 2887: falange proximal del dígito tercero o cuarto; MBLUZ P 4502: falange proximal del dígito tercero o cuarto; MBLUZ P 2458: falange proximal del dígito tercero o cuarto; MBLUZ P 3691: falange proximal dedo tercero o cuarto; MBLUZ P 2173: falange proximal del dígito tercero o cuarto; MBLUZ P 2455: falange proximal del dígito segundo o quinto; MBLUZ P 4424: falange proximal sin epífisis proximal; MBLUZ P 4391: falange proximal sin epífisis proximal; MBLUZ P 2869: falange proximal del dígito segundo o quinto; MBLUZ P 1939: falange proximal del dígito segundo o quinto; MBLUZ P 2278: falange proximal del dígito segundo o quinto; MBLUZ P 3985: falange proximal dedo segundo o quinto; MBLUZ P 4104: falange proximal dedo segundo o quinto; MBLUZ P 4494: falange media del dígito segundo o quinto; MBLUZ P 2539: falange media del dígito

segundo o quinto; MBLUZ P 2577: falange media del dígito segundo o quinto; MBLUZ P 2950: falange media del dígito tercero ó cuarto; MBLUZ P 2279: falange media del dígito segundo o quinto; MBLUZ P 2992: falange media del dígito tercero o cuarto; MBLUZ P 4034: falange media del dígito tercero o cuarto; MBLUZ P 2902: falange media del dígito segundo o quinto; MBLUZ P 2951: falange media del dígito tercero o cuarto; MBLUZ P 2106: falange media del dígito tercero o cuarto; MBLUZ P 2602: falange ungueal; MBLUZ P 4243: falange ungueal; MBLUZ P 2144: falange ungueal; MBLUZ P 2100: falange ungueal; MBLUZ P 4455: falange ungueal; MBLUZ P 2967: falange ungueal; MBLUZ P 2929: falange ungueal; MBLUZ P 3689: falange ungueal; MBLUZ P 2438: sesamoideo distal; MBLUZ P 4857: sesamoideo distal; MBLUZ P 3747: sesamoideo distal; MBLUZ P 3746: sesamoideo distal; MBLUZ P 2014: sesamoideo distal; MBLUZ P 3583: sacro; MBLUZ P 4710: fragmento distal de húmero izquierdo; MBLUZ P 2921: calcáneo derecho. Procedencia geográfica: Inciarte ( $10^{\circ} 47' 42,6''$  N;  $72^{\circ} 14' 20,8''$  O; Zulia, Venezuela; Fig. 2). Los MBLUZ P 2387, MBLUZ P 1939 y MBLUZ P 1940 fueron encontrados en el Pozo N° 185 (*Surface Mounds*) mientras que el resto de los materiales proviene del Pozo N° 198. Procedencia estratigráfica: Pleistoceno Tardío (Lujanense). Los niveles del Pozo N° 198 fueron datados entre  $25,50 \pm 0,6$  y  $27,98 \pm 0,37$  ka  $^{14}\text{C}$  AP (Jull *et al.*, 2004) y los del N° 185 serían algo más recientes (Prevosti y Rincón, 2007). Comentarios: es probable que los restos encontrados en el Pozo N° 198 pertenezcan a *P. troglodytes*, mientras que los encontrados en el N° 185 podrían ser asignados a *A. dirus*.

EPN V 2887: falange medial del dígito segundo o quinto; EPN V 2888: falange medial del dígito segundo o quinto; EPN V 2886: falange medial del dígito tercero o cuarto, incompleta; EPN V 2889: quinta? vértebra cervical; EPN V 2890: sexta? vértebra lumbar. Procedencia geográfica: La Carolina ( $2^{\circ} 12' S$ ;  $80^{\circ} 58' O$ ; Santa Elena, Ecuador; Fig. 2). Procedencia estratigráfica: Pleistoceno Tardío (Lujanense, véase más arriba). Comentarios: estos ejemplares fueron originalmente asignados a *P. orcesi* (= *P. troglodytes*) por Hoffstetter (1952), pero carecen de caracteres diagnósticos que permitan distinguirlos de otros cánidos. Sin embargo, es probable que pertenezcan a esta especie, que es la única de estas proporciones y tamaño que fue hallada en este sitio.

MACN-Pv 6200: fragmento distal de húmero izquierdo. Procedencia geográfica: costa del Río de la Plata cerca de Olivos (34° 30' S; 58° 30' O; Buenos Aires, Argentina; Fig. 2) (véase Kraglievich, 1928). Procedencia estratigráfica: Ensenadense. Soibelzon *et al.* (2005) interpretan que los depósitos que constituyen las restingas del Río de la Plata en la Ciudad Autónoma de Buenos Aires y las localidades de Olivos y Anchorena (conocidos como “las toscas del Río de La Plata”) tienen una edad mayor a 0,98 Ma y menor que 1,76 Ma. Comentarios: este ejemplar es muy parecido a *T. platensis*, ya que el cóndilo se encuentra poco diferenciado, el surco laterodorsal y el proceso laterodorsal de la superficie articular distal están poco desarrollados.

MACN-Pv 8709: fragmento distal de húmero derecho. Procedencia geográfica: Punta Piedras (35° 25' S; 57° 07' O; Magdalena, Buenos Aires, Argentina; Fig. 2). Procedencia estratigráfica: el ejemplar fue hallado fuera de contexto y con evidencias claras de rodamiento. La fauna encontrada en esta localidad hasta el momento es representativa del Ensenadense (Pomi, 2002).

MACN-Pv 10900: fragmento proximal de ulna derecha. Procedencia geográfica: Cerca de la Excavación Roth (38° 14' S; 57° 51' O; Miramar, Buenos Aires, Argentina; Fig. 2). Procedencia estratigráfica: Ensenadense? Kraglievich (1928, p. 36) le asigna una antigüedad Ensenadense, pero los datos conservados con el ejemplar no permiten confirmar la procedencia estratigráfica del mismo. En esta localidad afloran sedimentos que comprenden el lapso Chapadmalalense–Marplatense y Lujanense, pero no Ensenadense (E. Tonni, com. pers.).

MACN-Pv 18035: fragmento de diáfisis de la ulna derecha. Procedencia geográfica: Barranca Parodi (38° 14' S; 57° 51' O; Miramar, Buenos Aires, Argentina; Fig. 2). Procedencia estratigráfica: Formación Barranca De Los Lobos. Como fue mencionado más arriba, en esta localidad también afloran sedimentos Lujanenses, por lo que no es posible asegurar la edad del ejemplar con la escasa información de procedencia estratigráfica disponible. Además, Isla *et al.* (2015), cuestionan la existencia de la fauna que se atribuye a esta formación, la cual correspondería a una mezcla de fósiles de edades más antiguas y más recientes.

MACN-Pv 5405: tercera? vértebra cervical; fragmento de escápula izquierda; escafolunar izquierdo; pisciforme iz-

quierdo; primer metacarpiano y falange ungueal del primer dedo derecho; segundo metacarpiano derecho; calcáneo izquierdo; quinto metatarsiano izquierdo, junto a los dos huesos sesamoideo proximales asociados. Procedencia geográfica: Alvear (33° 04' S; 60° 37' O; Santa Fe, Argentina; Fig. 2). Procedencia estratigráfica: “Pampeano Inferior” (= Ensenadense; Kraglievich, 1928). Vezzosi (2015) asigna este fósil a la unidad litoestratigráfica Pueblo Esther con una edad en torno a 178 ka AP. Si esto es correcto, la antigüedad de este ejemplar sería de Edad Bonaerense. Lamentablemente, es muy escasa la información estratigráfica asociada a este ejemplar en los catálogos del MACN (véase también Kraglievich, 1928) como para poder corroborarlo. Comentarios: el tamaño general de estas piezas (y, en especial, del calcáneo; Información Suplementaria online 2), así como la presencia de una faceta sustentacular redondeada son caracteres afines a *T. platensis*. Vezzosi (2015) asignó este resto a *Theriodictis* en base al juicio tentativo de Prevosti (2006), pero dado lo fragmentario de los restos, la escasez de elementos postcraneanos y, por lo tanto, el limitado conocimiento sobre la variación de los rasgos morfológicos mencionados, preferimos mantener la determinación de Caninae indet. Lo mismo aplica a otro ejemplar asignado por Vezzosi (2015) a *Theriodictis* sp., el identificado con el número 1682 del Museo Provincial de Ciencias Naturales “Florentino Ameghino”, Colección Paleontología de Vertebrados (Santa Fe, Provincia de Santa Fe, Argentina).

MACN-Pv 6822: húmero derecho incompleto (diáfisis parcialmente reconstruida, tuberosidad mayor incompleta). Procedencia geográfica: cerca de Esperanza (31° 22' S; 60° 53' O; Santa Fe, Argentina; Fig. 2). Procedencia estratigráfica: Lujanense (Pleistoceno Tardío; véase más arriba y Castellanos, 1944). Vezzosi (2015) asignó el nivel portador a la unidad litoestratigráfica Esperanza, la cual se habría depositado en el Estadio Isotópico 3 ó 5, aunque no hay dataciones que lo corroboren. Comentarios: este ejemplar fue recolectado por de Carles y Castellanos y mencionado en una adenda por L. Kraglievich (1928, p. 45–46). Berta y Marshall (1978, p. 3) asignaron este resto a *Canis* sp. y, más recientemente, Vezzosi (2015) a *Theriodictis* sp. Vezzosi (2015) consideró que este ejemplar corresponde al “*Palaeocyon tarijensis*” citado por Castellanos (1944, p. 66) para su nivel “J” del perfil del Río Salado Norte. Como se discutió más

arriba para el ejemplar MACN-Pv 5405, resulta preferible asignar este resto a Caninae indet.

MACN-Pv 6297: atlas; cuerpo y espina neural de la primera vértebra torácica; cuerpo correspondiente a una vértebra torácica; cuarta o quinta costilla izquierda; fragmento de costilla; fragmento de diáfisis de ulna derecha; fémur y tibia izquierdos. Procedencia geográfica: Baliza Chica, cerca de Miramar (38° 15' S; 57° 51' O; Buenos Aires, Argentina; Fig. 2). Procedencia estratigráfica: Ensenadense? Kraglievich (1928) mencionó que fue encontrado en un limo verdoso que rellenaba una angosta hondonada del terreno "chapadmalense" y que parece corresponder al Pampeano inferior o al Chapadmalense, aunque más probablemente al primero. Comentarios: Kraglievich (1928), basándose en la presencia de esta especie en localidades cercanas, lo asigna con dudas a *T. platensis*. Algunos caracteres (forma de las alas del atlas y de la tibia), son coherentes con dicha hipótesis taxonómica.

MLP 80-VIII-13-75: fragmento distal de metapodio central (tercero o cuarto). Procedencia geográfica: Estancia San Eduardo, aguas abajo de Zanjón Seco, Paso Otero (38° 11' S; 59° 07' O; Lobería, Buenos Aires, Argentina; Fig. 2). Procedencia estratigráfica: Lujanense. Fue encontrado en el Miembro Guerrero de la Formación Luján. En esta localidad, un fechado  $^{14}\text{C}$  del Miembro Guerrero arrojó una antigüedad de  $10.290 \pm 0,130$  ka  $^{14}\text{C}$  AP. Sin embargo, los fechados realizados en otras localidades extienden la edad del miembro hasta casi los 30 ka  $^{14}\text{C}$  AP (Tonni *et al.*, 2003).

MLP 52-IX-22-68: cuarto metacarpiano derecho. Procedencia geográfica: entre la desembocadura del arroyo Las Brusquitas y Punta Vorohué (aproximadamente 38° 14' S; 57° 45' O; Buenos Aires, Argentina; Fig. 2). Procedencia estratigráfica: según Frenguelli (1933, p. 332) fue hallado "bien incrustado en el Chapadmalense de la base de los acantilados costaneros". Como ya lo señaló Berman (1994), los escasos datos de procedencia geográfica/estratigráfica y la presencia de una amplia secuencia temporal (Chapadmalense–Ensenadense) en la localidad de colección impiden precisar la edad del ejemplar.

MCA 1095: fragmentos de vértebras cervicales y torácicas; restos de costillas; ambas escápulas incompletas; fragmentos de húmero, radio y falanges. Procedencia geográfica: río Luján, a 15 m del puente de Material, Mercedes

(34° 39' S; 59° 26' O; Buenos Aires, Argentina; Fig. 2). Procedencia estratigráfica: Lujanense? (Pleistoceno Tardío?). En esta localidad no se han encontrado niveles ensenadenses (*e.g.*, Ameghino, 1881; Bonaparte, 1958) y los fechados realizados en la cuenca sugieren una edad Pleistoceno Tardío como antigüedad máxima para este resto (Toledo, 2005, 2011).

PVL 632 (Ex colección Rusconi N° 208): tercer metacarpiano izquierdo. Procedencia geográfica: Anchorena (34° 30' S; 58° 29' O; Buenos Aires, Argentina; Fig. 2). Procedencia estratigráfica: Ensenadense. Comentarios: este ejemplar fue mencionado por Rusconi (1929), quien lo asigna a *T. platensis*. Dicha determinación fue tomada acriticamente por autores posteriores (*e.g.*, Berta, 1989). Cabe acotar que Rusconi no describió al ejemplar, sino que sólo lo incluyó en un listado faunístico. En tamaño y morfología es afín a *T. platensis*. Sin embargo, el elemento anatómico no es lo suficientemente diagnóstico para descartar a otros géneros como *Canis* y *Protocyon*, aunque es proporcionalmente más corto que en *Ch. brachyurus*. Rusconi (1929) también asignó un c1 izquierdo (N° 28) a "*Canis? Morenoi*" el cual no fue hallado en las colecciones del PVL. La información disponible sobre este diente y el hecho de que solo es un canino hacen que no sea lo suficientemente diagnóstico como para ser asignado a *Theriodictis* (u otros géneros), por lo que aquí se excluye a "*Canis? Morenoi*" de la lista sinonímica de *Theriodictis* y de *T. platensis* (véase también Prevosti *et al.*, 2004b).

MLP 04-V-2-4: P4 izquierdo incompleto. Procedencia geográfica: Centinela del Mar (38° 25' S; 58° 13' O; Buenos Aires, Argentina; Fig. 2). Procedencia estratigráfica: fue encontrado en los niveles más basales que afloran en esta localidad, por debajo del nivel inferior del perfil presentado por Scanferla *et al.* (2005). En los niveles superiores fueron detectados sedimentos marinos asignados al último interglacial y, por debajo, dos niveles de "escorias" fechadas con  $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$  en  $230 \pm 30$  y  $445 \pm 21$  ka AP, aunque la más antigua corresponde a un depósito retrabajado (Isla *et al.*, 2001; Schultz *et al.*, 2004). Los niveles sedimentarios inferiores, que incluyen a los portadores de este resto, presentan polaridad magnética reversa asignada al chron Matuyama (>780 ka AP; véase Soibelzon *et al.*, 2009; Cenizo, 2011) y su edad, probablemente, corresponda al Ensenadense. Comentarios: el P4 posee una fuerte paracrista y un protocono

reducido, pero a pesar de que corresponde a un gran cánido hipercarnívoro no es posible asignarlo a nivel genérico.

PIMUZ A/V 4268: M1 derecho incompleto. Procedencia geográfica: barrancas del río Paraná, Sánchez, Ramallo (33° 24' 24,21" S; 60° 6' 19,26" O; Villa General Savio, Buenos Aires, Argentina; Fig. 2) (D. Voglino, com. pers.). Procedencia estratigráfica: "Pampeano medio" de Roth (1888, 1889, 1921), el cual correspondería las unidades estratigráficas 7 a 2 de Voglino y Pardiñas (2005), por lo que su antigüedad estaría entre los 0,5 Ma y los 30 ka (D. Voglino, com. pers.). Roth (1889) mencionó restos de *Equus* para el "Pampeano medio" de esta localidad, lo que indicaría que la antigüedad de este cánido sería Lujanense, siempre y cuando la determinación del équido fuera correcta y ambos fósiles hubieran sido coleccionados del mismo nivel estratigráfico. Comentarios: el M1 presenta la parte interna rota, pero puede observarse que el cíngulo labial está reducido y que el paracono es, considerablemente, más elevado y grande que el metacono. Los paracónulo y metacónulo están, aparentemente, ausentes. Este ejemplar podría pertenecer a *Protocyon*, *Theriodictis* o "*Ca.*" *gezi*. Este ejemplar lleva el número 144 de Santiago Roth y sería parte de la colección N° 5 de este autor y habría sido colectado entre 1873 y 1888 (Roth, 1889; D. Voglino, com. pers.).

ORS16 1332: hemimandíbula derecha rota con i3–m2 y hemimandíbula izquierda incompleta con i1–m3; falange medial del dígito segundo o quinto; ORS16 6353: fragmento de hemimaxilar con M1–M2; ORS16 262: M1 derecho incompleto; ORS16 791: m1 derecho; ORS16 1336: fragmento de hemimandíbula izquierda con m2 y alvéolo de m3; ORS16 1338: m1 izquierdo; ORS16 1337: m1 derecho; ORS16 242: M1 derecho; ORS16 713: fragmento de hemimaxilar derecho con P2; ORS16 789: p2? izquierdo; ORS16 261: metacarpiano 5 izquierdo; ORS16 766: falange ungueal. Procedencia geográfica: sitio Orocuál S16 (9° 50' 48,3" N; 63° 19' 46,0" O; Monagas, Venezuela; Fig. 2) (Rincón *et al.*, 2009; Ruiz-Ramoni *et al.*, 2022). Procedencia estratigráfica: Pleistoceno? En trabajos previos (*e.g.*, Prevosti y Soibelzon, 2012; Prevosti y Forasiepi, 2018), siguiendo una hipótesis conservadora respecto a lo que se sabe del registro fósil de América del Sur, se consideró que el sitio Orocuál S16 tendría una antigüedad comparable con el Ensenadense. Sin embargo, al no existir dataciones claramente

vinculadas al yacimiento en cuestión y por tratarse de una región poco conocida en términos paleontológicos, lo cual limita el uso de enfoques bioestratigráficos/biocronológicos, no es posible descartar edades mayores (*e.g.*, Marplatense, Plioceno Tardío–Pleistoceno Temprano; véase discusión en Rincón *et al.*, 2009, Ruiz-Ramoni *et al.*, 2022). Comentarios: estos ejemplares habían sido asignados a *cf. Protocyon* por Rincón *et al.* (2009) por presentar una morfología comparable a la de este género, pero con algunos rasgos no observados en ninguno de los especímenes conocidos del mismo. Los rasgos en cuestión son la presencia de un pequeño metacónido en el m1 y un entocónido formado por una cresta (Rincón *et al.*, 2009). Estos autores señalan que esta combinación de caracteres podría indicar la existencia de una nueva especie, pero dado que existe variabilidad intraespecífica en el desarrollo del metacónido y del entocónido del m1 prefirieron no describir un nuevo taxón. Ruiz-Ramoni *et al.* (2022) agregaron en la diagnosis de esta nueva especie, como rasgo distintivo con respecto a las demás especies de *Protocyon*, la presencia de una rama horizontal más grácil y consideraron que la presencia de cuatro m1 con metacónido en el mismo sitio indicaría que este rasgo no se trataría de una variación intraespecífica. Con respecto a la supuesta gracilidad de la rama horizontal de la mandíbula hay que tener en cuenta que el ejemplar ORS16 1332 está fragmentado y ligeramente deformado, pero las medidas tomadas (*e.g.*, ARHm1 vs. Lm1) no muestran que se trate de una rama más grácil y las dimensiones del ORS16 1332 en general se encuentran dentro del rango de dispersión de *Protocyon* o cerca de este (Información Suplementaria online 2 y 3). Como ya fue señalado previamente (Prevosti, 2006; Rincón *et al.*, 2009; véase más arriba) el metacónido es variable en especies actuales y fósiles (*e.g.*, *Cuon alpinus*, *Theriodictis platensis*) y según Winge (1895) (véase también Kraglievich, 1928) estaría presente en un m1 de *Protocyon troglodytes*. El desarrollo del entocónido del m1 del cánido de Orocuál S16 es comparable al de algunos especímenes de *P. tarijensis* (véase más arriba), especie que cuenta con pocos materiales asignados por lo que es difícil evaluar la existencia de variabilidad en la presencia del metacónido en este molar. Es más, los especímenes del sitio Orocuál S16 muestran cierta variación en el desarrollo del entocónido del m1. Por ejemplo, en el ORS16 1332 es una cresta que se dirige a la



cresta transversal del hipocónido; en el ORS16 1338 es una cresta crenulada (dividida en varias cúspulas) que también se dirige a la cresta transversal del hipocónido y presenta un pequeño hipocónido por detrás; en el ORS16 791 se observa una pequeña cúspide ubicada lingualmente a la cresta transversal del hipocónido y también es posible identificar un hipocónido en el extremo distal del diente. Como se mencionó más arriba, esta combinación de rasgos es similar a la presente en *T.? floridanus* (al menos en el UF 133922) y los *Xenocyon* de América del Norte, aspecto reflejado en los análisis filogenéticos donde el ORS16 1332 es el grupo hermano de *T.? floridanus* y no de especies de *Protocyon* (Figs. S7–S8 de la Información Suplementaria online 1). Por último, aun cuando la presencia de metacónido en el m1 de la muestra de cánidos de Orocuál S16 no sea variable, esto no implica que otras poblaciones de la misma especie si presenten variabilidad en este rasgo (*i.e.*, el rasgo podría ser variable, de todos modos, a nivel intraespecífico). Por lo tanto, considerando que se trata de restos fragmentarios e incompletos, que los rasgos dentarios clave son variables en distintos taxones y que la muestra de varias de estas especies es muy limitada, consideramos que esta supuesta especie no está válidamente sustentada y dejamos abierta la asignación genérica de estos cánidos. Cuando el ejemplar ORS16 791 fue estudiado en el año 2008, carecía de número de colección y la referencia a este número que aquí se hace sigue a D. Ruiz-Ramoni (com. pers.).

ORS20 266: fragmento de hemimandíbula con m1, proceso coronoideo, angular y cóndilo; M1 derecho; P4 izquierdo; c1 izquierdo. Procedencia geográfica: Sitio Orocuál S20 (9° 50' 41,08" N; 63° 19' 35,66" O; Monagas, Venezuela; Fig. 2) (Solórzano *et al.*, 2015; Ruiz-Ramoni *et al.*, 2022). Procedencia estratigráfica: Lujanense? (Pleistoceno Tardío?). Solórzano *et al.* (2015) y Ruiz-Ramoni *et al.* (2022) sugieren, sobre base del componente faunístico, una edad Pleistoceno Tardío para este sitio. Como se discute para *A. dirus*, esta evidencia no es del todo conclusiva, por lo que la edad podría ser más antigua. También sería importante evaluar la potencial existencia de una considerable promediación temporal en estas faunas (Orocuál S16 y S20). Comentarios: los restos encontrados en el sitio Orocuál S20 y un ejemplar del S16 son referidos a *Theriodictis* indet. por Ruiz-Ramoni *et al.* (2022). Estos ejemplares tienen una condición poco común

en la morfología del m1 para los grandes cánidos de América del Sur, presentando metacónido pero con un entocónido muy reducidos (el ORS20 266 posee un pequeño entocónido, mientras que en el ORS16 1337 el entocónido está reducido a una crístida). La morfología del m1 del ORS20 266 podría corresponder a *Theriodictis* por presentar un entocónido reducido, si se considera que el metacónido es variable en este género. Además, el tamaño de este molar es apenas más pequeño que la muestra disponible de *Theriodictis*, por lo que la diferencia no es significativa. Por otro lado, el tamaño del m1 y el desarrollo de su entocónido es congruente con el holotipo de *P. tarijensis* (véase más arriba), pero ninguno de los pocos ejemplares asignados a esta especie posee metacónido en este molar. Por tratarse de un rasgo variable en algunas especies actuales y fósiles, así como por el escaso número de m1 conocidos para *P. tarijensis*, es difícil descartar que esta cúspide hubiera tenido un desarrollo variable en la misma. Los análisis cladísticos muestran una relación ambigua con respecto al ORS20 266, siendo resuelto cerca de *Theriodictis*, aunque como grupo hermano de "*Ca.*" *gezi* y otros cánidos con m1 con metacónido, pero con entocónido reducido a una pequeña cúspide o a una crístida (*i.e.*, ORS16 1332, *Xenocyon* y *T.? floridanus*; Información Suplementaria online 1 Fig. S7–S8). Por tal motivo, hasta no contar con restos más completos es preferible dejar abierta la asignación genérica de este resto. El ejemplar ORS16 1337 presenta una morfología del talónido del m1 más similar a otros especímenes del sitio ORS16, con un entocónido en forma de cresta, los cuales fueron utilizados para crear una nueva especie de *Protocyon* (Ruiz-Ramoni *et al.*, 2022; véase más arriba).

## DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

En esta contribución se presenta una revisión de los grandes cánidos fósiles de América del Sur que intentó ser lo más exhaustiva posible en términos de especímenes estudiados en forma directa (en algunos pocos casos algunos fueron analizados mediante fotografías y/o réplicas; véase más arriba), teniendo en consideración la evidencia existente sobre la variación intraespecífica de algunas especies. Lamentablemente, no fue posible estudiar todos los ejemplares conocidos, siendo una carencia significativa la muestra de *A. dirus* de Talara (Perú) depositada en el Royal

Ontario Museum de Canadá (Churcher, 1959a; Berta, 1989). Sin embargo, la información publicada de estos cánidos es congruente con lo investigado en otros especímenes. Esta contribución expandió considerablemente el conocimiento que se posee del grupo, agregando numerosos restos nuevos, ampliando la distribución geográfica de varias especies y ajustando sus rangos cronológicos. Como se mencionó en la introducción, algunos de estos resultados ya fueron comunicados en trabajos previos (e.g., Prevosti y Rincón, 2007).

Sobre aspectos taxonómicos, el hallazgo de varios especímenes con buen estado de preservación aumentó considerablemente el conocimiento de la anatomía y la variación de *T. platensis*, incluyendo aspectos craneanos y postcraneanos. Esta sería la única especie del género de acuerdo a los resultados filogenéticos (Prevosti, 2010; este trabajo). También, el reconocimiento de nuevos especímenes de *P. troglodytes*, *A. dirus* de América del Sur y, en menor medida, de *P. tarijensis* y *Ch. brachyurus*, constituyen elementos significativos. En el caso de *A. dirus*, esto permitió considerarla un sinónimo senior de *Ca. nehringi*, en congruencia con apreciaciones de investigadores previos (e.g., Berta, 1989). En cuanto a *P. tarijensis*, esto permitió conocer la existencia de cierta variación morfológica en algunos caracteres (e.g., entocónido del m1), pero lo fragmentario de los restos y el bajo número de ejemplares no permiten establecer con cierto grado de confianza el patrón de variación de la misma, lo cual afecta conspira sobre su estatus taxonómico. Lamentablemente, no se hallaron nuevos especímenes de *P. scagliarum* y "*Ca.*" *gezi*, por lo que solo se ampliaron las descripciones y comparaciones de los especímenes ya conocidos. Como se explicó más arriba y teniendo en cuenta las limitaciones del registro y la considerable variación intraespecífica de los cánidos, se trató de minimizar los re-arreglos sistemáticos (e.g., creación y/o sinonimización de taxones), aun cuando se incluyeron métodos cuantitativos (y el estudio de rasgos cualitativos) para evaluar la variación morfológica. En este contexto, los valores de variación medidos con el CV y el test de Cope y Lacy (1992; Plavcan y Cope, 2001) son coherentes con las hipótesis taxonómicas propuestas, aunque no dejan de ser métodos conservadores que podrían ocultar la existencia de más especies (e.g., Donnelly y Kramer, 1999; Plavcan y Cope, 2001). Esto ya había sido observado para el

test de Cope y Lacy por Donnelly y Kramer (1999) y pudo ser observado con las muestras actuales de *Lycalopex culpaeus* y *Lycalopex gymnocercus*. El uso del test de Fligner Killeen (Donnelly y Kramer, 1999; Plavcan y Cope, 2001) arrojó resultados similares, lo que muestra la necesidad de generar nuevos métodos que posean mayor poder estadístico. Por este motivo, se considera que la creación de nuevos taxones de grandes cánidos con restos aislado y fragmentarios y caracteres variables debería evitarse, aun cuando algunos especímenes presenten una combinación única de rasgos y/o pequeñas diferencias de tamaño (véase más arriba).

Con respecto a la distribución geográfica del grupo estudiado, esta revisión limitó la distribución de *Theriodictis* (y, por lo tanto, de *T. platensis*) a la Provincia de Buenos Aires (Argentina; Fig. 2), mientras que para otros taxones no se hallaron novedades (i.e., "*Ca.*" *gezi* y *P. scagliarum* restringidos a la Provincia de Buenos Aires y *P. tarijensis*, a la cuenca de Tarija, Bolivia; L. Kraglievich, 1928; J. L. Kraglievich, 1952a; Berta, 1981; Fig. 2; Fig. S14). De acuerdo a la revisión realizada, la presencia de *Theriodictis* (Hadler *et al.*, 2004; Prevosti, 2006; Tedford *et al.*, 2009; Ruiz-Ramoni *et al.*, 2022) y "*Ca.*" *gezi* (Prevosti, 2006) no está confirmada para otras regiones de Argentina o países del continente (véase también Prevosti, 2010). Por otro lado, se amplió la distribución de *P. troglodytes* y *A. dirus* de manera considerable. *P. troglodytes* fue primero registrado en Venezuela, inclusive muy cerca del istmo de Panamá, lo que planteaba la posibilidad de una migración hacia América Central (Prevosti, 2006; Prevosti y Rincón, 2007; véase también Ruiz-Ramoni *et al.*, 2022; Fig. 2). Esto se documentó recientemente con el hallazgo de fósiles en México (Schubert *et al.*, 2019). Se expandió su rango geográfico en Brasil y Argentina, confirmando su presencia en la Provincia de Buenos Aires. En cuanto a *A. dirus*, la inclusión de *Ca. nehringi* dentro de esta especie expande considerablemente su distribución hacia el sur hasta la región pampeana (Fig. 2). Por último, aún quedan dudas sobre la asignación genérica del cánido fósil de América del Norte "*Chrysocyon*" *nearcticus* (Prevosti, 2010), duda que permea sobre la ocurrencia del género *Chrysocyon* en ese continente. También se adicionó un nuevo registro de la especie viviente *Ch. brachyurus*, probablemente para el Holoceno, de la Provincia de Entre Ríos (Argentina).

De acuerdo a la información recopilada, *T. platensis* está limitado al Ensenadense, siendo registrados varios especímenes en sedimentos de polaridad normal del cron Brunhes (>0,78 Ma; Fig. 22) del Ensenadense tardío, mientras que el tipo de *C. morenoi* podría provenir de sedimentos de polaridad normal del cron Matuyama, con una edad probable entre 1 y 0,78 Ma (véase también Prevosti *et al.*, 2009b). Poco es lo que puede discutirse sobre la antigüedad de "*Ca.*" *gezi*, por lo que se acepta, tentativamente, su asignación al Ensenadense *lato sensu*. *P. scagliarum* fue encontrado en niveles de polaridad normal del cron Bruhnes y su antigüedad correspondería al Ensenadense tardío (0,8–0,5 Ma; véase también Prevosti *et al.*, 2009b; Fig. 22). La edad de los restos asignados a *P. tarijensis* está muy pobremente sustentada, pudiendo corresponder al Pleistoceno Medio y/o Tardío (entre 1 y 0,01 Ma; Fig. 22). La mayoría de los ejemplares de *P. troglodytes* parecen ser del Pleistoceno Tardío (Brasil, Venezuela, Ecuador, Bolivia, Uruguay, provincias de Formosa y Buenos Aires en Argentina; Fig. 2), aunque varios especímenes de las cuevas de Brasil podrían ser algo más antiguos (hasta 0,350 Ma, Pleistoceno Medio; véase más arriba y Prevosti *et al.*, 2009b). Sin embargo, la presencia de esta especie en depósitos del Holoceno no ha sido fehacientemente corroborada, aunque a la fecha solo se cuenta con un fechado taxón que arrojó una edad de 17,338 ka <sup>14</sup>C AP (Prevosti y Schubert, 2013). También se debe corroborar la presencia de *P. troglodytes* en el Ensenadense (véase más arriba y Prevosti *et al.*, 2009b). Los especímenes conocidos de *A. dirus* para América del Sur, que cuentan con información cronológica asociada, parecen indicar que esta especie estuvo presente durante el Pleistoceno más tardío (<30 ka; véase más arriba, Prevosti y Rincón, 2007; Prevosti *et al.*, 2009b). Es importante obtener dataciones y, preferentemente, fechados taxón para evaluar esta hipótesis. Los ejemplares fósiles de *Ch. brachyurus* con cierta información estratigráfica/cronológica indican que estaba presente en el Holoceno de Argentina y el Pleistoceno Medio?–Tardío de Brasil. Un sitio importante que debería ser anclado cronológicamente, con métodos alternativos a la bioestratigrafía/biocronología, es Orocuál S16. De ser más antiguo que el Ensenadense (>1,8 Ma), los cánidos encontrados allí podrían estar entre los más antiguos que se conocen para América del Sur e indicarían que los grandes

cánidos hipercarnívoros ingresaron con anterioridad a lo aceptado (*e.g.*, Prevosti, 2010; Prevosti y Forasiepi, 2018; Fig. 22).

Los nuevos análisis filogenéticos realizados en este trabajo brindan novedades, que tienen implicancias más allá de las relaciones entre los cánidos (Figs. S7, S8 y 22). Con respecto a los aspectos cladísticos, un primer resultado que contrasta con trabajos anteriores (*e.g.*, Prevosti, 2006, 2010) es la no monofilia de los cánidos sudamericanos, quedando los zorros (*Lycalopex*, *Atelocynus microtis* y *Cerdocyon thous*) por fuera de un clado conformado por el resto de los Canini. En la topología de la Fig. S7 *Ch. brachyurus* y *Dusicyon* conforman un clado que es hermano de los zorros sudamericanos mencionados, pero en la otra topología (Fig. S8) son los sucesivos grupos hermanos de un clado que contiene a los cánidos hipercarnívoros de América del Sur y a otros de América del Norte. En la primera topología, *Lycaon* es el grupo hermano de este clado de cánidos hipercarnívoros, mientras que en la segunda se ubica en la posición "tradicional" (*e.g.*, Perri *et al.*, 2021), como grupo hermano de *Cuon alpinus* y *Canis stricto sensu*. Sin embargo, estas variaciones topológicas podrían estar condicionadas, al menos en parte, por la ausencia de datos genómicos para la gran mayoría de los cánidos sudamericanos.

Con respecto a los cánidos objeto de este trabajo, los resultados son en gran medida congruentes con los trabajos previos (*e.g.*, Prevosti, 2006, 2010), con las salvedades ya mencionadas y la inclusión de los *Xenocyon* de América del Norte y "*T.*" *floridanus* en el mismo clado (Figs. S7, S8, 22). El árbol de las Figs. S8 y 22.1 son, en este aspecto, los más congruentes, pero "*Ca.*" *gezi* forma un subclado con los taxones de los dos sitios de Orocuál, un clado conformado por las dos especies de *Xenocyon* presentes en América del Norte y "*T.*" *floridanus* (como grupo hermano del taxón del sitio S16 de Orocuál). En el otro árbol (Figs. S7 y 22.2), este clado de cánidos hipercarnívoros forma una estructura pectinada donde *Lycaon*, *Speothos*, *Protocyon* spp. y *T. platensis* son los sucesivos hermanos de los taxones de los sitios de Orocuál y los taxones de América del Norte. La posición de *X. texanus* en un clado junto a *Protocyon* recuerda la hipótesis de J. L. Kraglievich (1952a) quien ubicó a esta especie en este último género. Como fue discutido previamente (Prevosti, 2006, 2010), hay que considerar el hecho de que

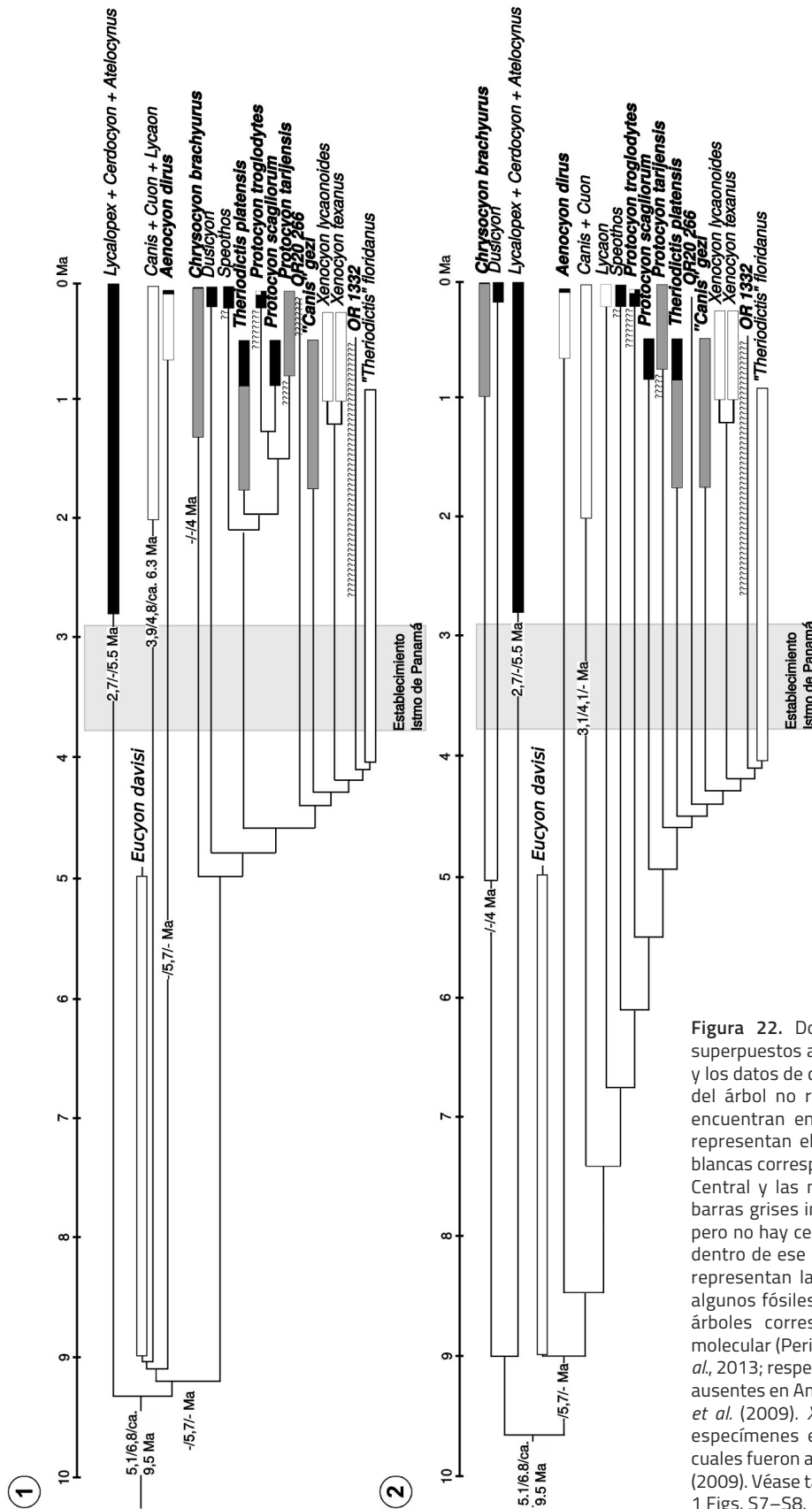


Figura 22. Dos árboles filogenéticos simplificados, superpuestos al registro fósil de los cánidos estudiados y los datos de divergencia molecular. Las ramificaciones del árbol no representan tiempo. Las barras que se encuentran en las ramas de los taxones terminales representan el registro fósil de cada uno. Las barras blancas corresponden al registro de América del Norte y Central y las negras y grises, a América del Sur. Las barras grises indican que hay fósiles para ese período, pero no hay certeza de la edad concreta de los mismos dentro de ese rango temporal. Los signos de pregunta representan la incertidumbre sobre la antigüedad de algunos fósiles. Los números en algunas ramas de los árboles corresponden a las fechas de divergencia molecular (Perini *et al.*, 2010; Perri *et al.*, 2021; Austin *et al.*, 2013; respectivamente). Los biocrones de los taxones ausentes en América del Sur fueron tomados de Tedford *et al.* (2009). *Xenocyon lycaonoides* corresponde a los especímenes encontrados en América del Norte, los cuales fueron asignados a esta especie por Tedford *et al.* (2009). Véase también Información Suplementaria online 1 Figs. S7–S8.

varios de estos taxones (*i.e.*, taxones de Orocual, *Xenocyon* de América del Norte y "*T.*" *floridanus*) solo se conocen por restos muy incompletos. Más aún, principalmente presentan como caracteres observables estructuras que son relativamente variables y están estrechamente asociadas con la dieta (*e.g.*, Van Valkenburgh, 1991; Prevosti, 2006). Esto podría explicar por qué estos taxones—y *Lycaon* en una de las topologías—son incluidos dentro del clado de *Speothos*, "*Ca.*" *gezi*, *Theriodictis* y *Protocyon*. Es necesario el hallazgo y estudio de ejemplares más completos, así como la inclusión de otros taxones del Viejo Mundo, para evaluar los resultados obtenidos y los problemas planteados.

Las nuevas topologías tienen importancia en la reconstrucción de la biogeografía del grupo y su ingreso a América del Sur. Estos resultados son congruentes con las hipótesis previas de varios ingresos independientes de cánidos al continente (Prevosti, 2010; Prevosti y Soibelzon, 2012; Prevosti y Forasiepi, 2018), aunque indicarían que el escenario es más complejo que lo previamente inferido. Una optimización, mediante el algoritmo de Fitch (1971), de la presencia de los cánidos en América del Sur sobre las topologías obtenidas con el programa TNT (véase más arriba), muestra que se requiere de al menos un ingreso independiente para *U. cinereoargenteus*, *A. dirus*, los zorros sudamericanos (junto o no a *Chrysocyon* + *Dusicyon*), más uno o más eventos en el clado de los cánidos hipercarnívoros (Información Suplementario online 1 Figs. S15 y S16; la reconstrucción de América del Sur para la base de Canini de la Fig. S16 no es más que la consecuencia de la ausencia de taxones no incluidos en la filogenia). Una topología (Fig. S15) requiere entre uno y cuatro (*Speothos*, *P. troglodytes*, ancestro del resto de los taxones, taxón de Orocual S16) ingresos independientes a América del Sur. Esta reconstrucción también implica tres (ancestro de *Xenocyon* de América del Norte, "*T.*" *floridanus* y taxón del sitio Orocual S16, más *P. troglodytes* y *Speothos*) o cuatro (ancestro de *Xenocyon* de América del Norte, "*T.*" *floridanus*, *P. troglodytes* y *Speothos*) "re-invasiones" de América Central/Norte, respectivamente. La otra topología (Fig. S16), indica un solo ingreso a América del Sur y entre tres y cuatro eventos hacia América Central y del Norte. Si se contempla el registro fósil y se fuerza la raíz del clado de los cánidos hipercarnívoros con el estado del taxón más antiguo ("*T.*" *floridanus*, América del Norte; Fig.

22), la topología de la Fig. S16 implicaría numerosos ingresos independientes a América del Sur (algo similar ocurriría si se acepta la inclusión de "*Ch.*" *nearcticus* en *Chrysocyon*, pero véase Prevosti, 2010), mientras que en la de la Fig. S15 estos se reducirían considerablemente. Esta segunda topología es claramente más congruente con respecto al registro fósil del grupo (Fig. 22.1). Como se discutió más arriba, es necesario encontrar especímenes más completos de estos cánidos fragmentarios de América del Norte y de Venezuela para contrastar estas hipótesis y resolver las problemáticas filogenéticas y biogeográficas que persisten. En este contexto, el ingreso de *Canis s.s.* ocurrió durante el Holoceno, mediante la introducción de *Ca. familiaris* Linnaeus, 1758 por acción antrópica (Prates *et al.*, 2010).

Los grandes cánidos aquí estudiados cumplieron un importante papel en los ecosistemas del Cuaternario de América del Sur, siendo parte del gremio de los depredadores hipercarnívoros y teniendo, muy probablemente, estrategias de grupo para cazar mamíferos medianos y grandes (y juveniles de megamamíferos; véase Van Valkenburgh, 1991; Prevosti y Palmqvist, 2001; Prevosti, 2006; Prevosti y Vizcaíno, 2006; Prevosti y Forasiepi, 2018). Los grandes cánidos hipercarnívoros fueron diversos durante el Pleistoceno en este continente, probablemente por la limitada presencia de otros grandes carnívoros (Van Valkenburgh, 1991). Sus últimos representantes desaparecen a finales del Pleistoceno como parte de la extinción de mamíferos finipleistocena (Prevosti y Forasiepi, 2018). Lamentablemente, el registro fósil solo permite análisis de grano grueso sobre las relaciones paleosinecológicas de estos cánidos y su potencial competencia intragremio. Es claro que convivieron con tigres dientes de sable (*Smilodon* Lund, 1842, *Homotherium* Fabrini, 1890), otros grandes felinos—*Puma* Jardine, 1834, *Panthera onca* (Linnaeus, 1758)—y osos de rostro corto (*Arctotherium* Burmeister, 1879; Prevosti, 2006; Prevosti y Vizcaíno, 2006; Prevosti y Forasiepi, 2018), contexto en el cual la conformación de jauría habría sido positiva para competir con estos depredadores de mayor tamaño. En cuanto a la competencia entre los mismos cánidos, es lógico pensar que las especies más grandes (*A. dirus*, *T. platensis*, "*Ca.*" *gezi*) desplazaban a las de menor tamaño (*e.g.*, *P. troglodytes*), aunque la diferencia de porte permitiría minimizar la misma y facilitar la estructuración del gremio (*cf.* Prevosti, 2006;



Prevosti y Vizcaíno, 2006; Prevosti y Forasiepi, 2018). Sin embargo, son muy pocos los sitios que contienen más de una de estas especies. Para la región pampeana se encuentran en un mismo sitio *T. platenis* y *P. scagliarum* y, en el sitio S20 de Orocuál, *A. dirus* y otra forma de cánido hipercarnívoro de gran tamaño (véase más arriba; Ruiz-Ramoni *et al.*, 2022). Su amplia distribución geográfica y los datos cronológicos existentes también sugieren que *A. dirus* y *P. troglodytes* podrían haber coexistido (Prevosti y Rincón, 2007). Sin embargo, la ausencia de datos indicadores de antigüedad precisos y estudios tafonómicos que permitan explorar la promediación temporal de los yacimientos impiden corroborar la coexistencia en simpatria de estas especies.

## AGRADECIMIENTOS

Este trabajo formó parte de mi tesis doctoral defendida en el año 2006, pero fue enriquecido y modificado desde ese entonces y, en este proceso, recibí la ayuda de numerosos colegas. En particular quiero agradecer y dedicar esta contribución a Eduardo Tonni, quien no solo fue uno de mis directores de tesis, sino que también me orientó en los primeros años de formación académica. En especial enriqueció mi formación con su conocimiento en lo que hace al Cuaternario de América del Sur y distintos aspectos sobre bioestratigrafía, biocronología y cronoestratigrafía. También deseo hacer extensivo el agradecimiento a las siguientes personas: Sergio Vizcaíno, quien fue co-director de mi tesis doctoral, Pablo Goloboff, Adriana “Gordi” Candela y Richard Fariña, quienes actuaron como jurado de la misma. Goloboff brindó una importante ayuda con los análisis cladísticos y, más recientemente, con la corrida de datos genómicos en TNT. Gracias a Bárbara Cariglino (“Bari”) y Analía Forasiepi pude conseguir una gran cantidad de citas bibliográficas, no disponibles en Argentina. Damián Voglino recolectó e ingreso desinteresadamente al MLP interesantes ejemplares de *T. platenis*. Además, facilitó datos estratigráficos y contextuales de estos ejemplares y valiosos comentarios sobre los ejemplares recolectados por S. Roth. Este trabajo también se vio enriquecido por las discusiones y comentarios de otros colegas (George Lyras, Richard Tedford, Dima Ivanoff, Álvaro Mones, Mariano Bond, Fabiana Martín, Lucas Pomi, Juan Carlos Bidegain, Augusto Auler, Alex Hubbe, Saverio Bartolini-Lucenti, Ascanio Rincón, Damián Ruiz-Ramoni, Paul Palmqvist, Shai Meiri, Elwira Szuma, David Polly). Laura Lamas y Ricardo Bonini ayudaron a medir y “escorrear” la muestra de zorros actuales de *Lycalopex gymnocercus*. Los dibujos fueron realizados por Jorge González, Noelia Volpe y Mariela Theiler. Kieren Mitchell amablemente facilitó la información genómica incluida en las filogenias. Christian Meister, Kim Aaris, Lionel Calvin, Kasper L. Hansen, Fernando Sedor, Rafael Costa da Silva, Damián Ruiz-Ramoni Sergio Tarquini, José Luis Aguilar, Rodolfo Salas Gismondi, Lilian Cazes, Guillaume Billet y Ascanio Rincón facilitaron réplicas y fotografías de algunos materiales depositados en colecciones a su disposición. George Lyras envió varios moldes encefálicos. A Néstor Cazzaniga por importantes observaciones sobre nomenclatura y latinización de nombres científicos. A los siguientes curadores y personas que me ayudaron durante la visita a colecciones: Alejandro Kramarz, José Bonaparte, Marcelo Reguero, Susana Bargo, Alejandro Dondas, Olga Vaccaro, Jaime Powell, David Flores, Mariano Merino, Agustín Martinelli, Sergio Lucero, Diego Verzi, Carolina Vieytes, Itatí

Olivares, Cecilia Morgan, Amador Rodríguez, Daniel Ibáñez, Ismael Ferrusquía Villafranca, José Luis Aguilar, Christian De Muizon, Christine Argot, Andy Currant, Richard Tedford, John Flynn, Bruce MacFadden, Richard Hulbert, Bill Simpson, Ross MacPhee, Bruce Patterson, Ascanio Rincón, Mario de Vivo, D. Dias Henriques, Alejandro Salles, Víctor Pacheco, Rodolfo Salas Gismondi, José Luis Carrion, Luis Albuja, Francisco Bisbal, Paul Velazco, Morela Mikaty del Castillo, Jean Noël Martínez, Francisco Bisbal, Damián Romero, Elio Massoia, Judy Gadkin, Min-Tho Schulenberg, Matthew Carrano, L. K. Gordon y William Stanley. A la Willi Hennig Society por poner a disposición de forma gratuita el programa TNT. Las siguientes instituciones brindaron los recursos monetarios necesarios para completar este trabajo: Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica (ANPCyT), Comisión de Investigaciones Científicas de la Provincia de Buenos Aires (CIC); los AMNH, FMNH, FLNH y CONICET facilitaron subsidios que permitieron viajar para estudiar colecciones de estos museos y otras colecciones de EE.UU. A Saverio Bartolini-Lucenti y un revisor anónimo por las relevantes sugerencias y comentarios realizados. También a los editores de la Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina (Ariana Paulina-Carabajal; Michelle Arnal y Cecilia Apaldetti) y a los editores invitados del volumen especial “Cuaternario sin límites: contribuciones en honor a Eduardo P. Tonni” (Ulises Pardiñas y Claudia Tambussi). Especialmente a Ulises Pardiñas por la detallada edición de este manuscrito. Finalmente, a Amelia y mi familia ¡por el constante aguiante!

## REFERENCIAS

- Allen, J. A. (1876). Description of some remains of an extinct species of wolf, and extinct species of deer from the lead region of the upper Mississippi. *American Journal of Science, ser. 3, 11*, 47–51.
- Altobello, G. (1921). *Mammiferi. IV. I Carnivori (Carnivora). Fauna dell'Abruzzo e del Molise*. Colitti.
- Álvarez, B. B. (1974). Los mamíferos fósiles del Cuaternario de Arroyo Toropí, Corrientes (Argentina). *Ameghiniana, 11*(3), 295–311.
- Ameghino, C. (1917). Sobre el perro fósil del género *Palaeocyon*. *Physis, 3*(4), 268.
- Ameghino, F. (1881). *La Antigüedad del Hombre en el Plata. Tomo 2. G. Masson – Igon Hnos.*
- Ameghino, F. (1882). Catálogo de las colecciones de antropología prehistórica y de paleontología de Florentino Ameghino, Partido de Mercedes. *Catálogo de la Sección de la Provincia de Buenos Aires (República Argentina), en la Exposición Continental Sudamericana, Anexo, A*, 35–42.
- Ameghino, F. (1889). Contribución al conocimiento de los mamíferos fósiles de la República Argentina. *Actas de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba, 6*, 1–1027.
- Ameghino, F. (1898). Sinopsis geológico-paleontológica. *Segundo Censo de la República Argentina, 1*, 111–255.
- Ameghino, F. (1902). Notas sobre algunos mamíferos fósiles nuevos o poco conocidos del valle de Tarija. *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires, 3*(1), 225–261.
- Ameghino, F. (1904). Nuevas especies de mamíferos cretáceos y terciarios de la República Argentina. *Anales de la Sociedad Científica Argentina, 57*, 225–291.
- Ameghino, F. (1906). La perforación astragaliana en *Prionodotes*, *Canis (Chrysocyon)* y *Tyotherium*. *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires, Serie 3º, 4*, 1–19.
- Anderson, Ž. y Ozoliņš, J. (2000). Craniometrical characteristics and dental anomalies in wolves *Canis lupus* from Latvia. *Acta*

- Theriologica*, 45(4), 549–558.
- Ansorge, H. (1994). Intrapopular skull variability in the red fox, *Vulpes vulpes* (Mammalia: Carnivora: Canidae). *Abhandlungen aus dem Staatlichen Museum für Tierkunde in Dresden*, 48, 103–123.
- Asahara, M. (2013a). Shape variation in the skull and lower carnassial in a wild population of raccoon dog (*Nyctereutes procyonoides*). *Zoological Science*, 30(3), 205–210.
- Asahara, M. (2013b). Unique inhibitory cascade pattern of molars in canids contributing to their potential to evolutionary plasticity of diet. *Ecology and Evolution*, 3(2), 278–285.
- Asahara, M. (2014a). Evolution of relative lower molar sizes among local populations of the raccoon dog (*Nyctereutes procyonoides*) in Japan. *Mammal Study*, 39, 181–184.
- Asahara, M. (2014b). Shape variation in the skull within and between wild populations of the raccoon dog (*Nyctereutes procyonoides*) in Japan. *Mammal Study*, 39(2), 105–113.
- Asahara, M. (2016). The origin of the lower fourth molar in canids, inferred by individual variation. *PeerJ*, 4, e2689.
- Audubon, J. J. y Bachman, J. (1851). *The quadrupeds of North America*. J. J. Audubon.
- Auler, A. S., Piló, L. B., Smart, P. L., Wang, X., Hoffmann, D., Richards, D. A., Edwards, R. L., Neves, W. A. y Cheng, H. (2006). U-series dating and taphonomy of Quaternary vertebrates from Brazilian caves. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 240, 508–522.
- Austin, J. J., Soubrier, J., Prevosti, F. J., Prates, L., Trejo, V., Mena, F. y Cooper, A. (2013). The origins of the enigmatic Falkland Islands wolf. *Nature Communications*, 4, 1552.
- Bardeleben, C., Moore, R. L. y Wayne, R. K. (2005). A molecular phylogeny of the Canidae based in six nuclear loci. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 37, 815–831.
- Barone, R. (1987). *Anatomía comparada de los mamíferos domésticos. Tomo 1 – Osteología, parte II – Atlas, fascículo I*. Editorial Hemisferio Sur S.A.
- Barone, R. (1990). *Anatomía comparada de los mamíferos domésticos. Tomo 1 – Osteología, parte II – Atlas, fascículo II*. Editorial Hemisferio Sur S.A.
- Bartolini Lucenti, S. y Madurell-Malapeira, J. (2020). Unraveling the fossil record of foxes: An updated review on the Plio-Pleistocene *Vulpes* spp. from Europe. *Quaternary Science Reviews*, 236, 106296.
- Baryshnikov, G. (1996). The dhole, *Cuon alpinus* (Carnivora, Canidae), from the Upper Pleistocene of the Caucasus. *Acta Zoologica Cracoviensis*, 39(1), 67–73.
- Bechstein, J. M. (1797). *Franz Le Vaillants Naturgeschichte der Afrikanischen*. Vagel.
- Bergqvist, L. P. (1993). Jazimentos pleistocênicos do estado da Paraíba e seus fósseis. *Revista Nordestina de Biología*, 8(2), 143–158.
- Berman, W. D. (1989). Cánidos cuaternarios de la provincia de Buenos Aires. El registro de *Procyon* y su distribución temporal. *Actas de las 6° Jornadas Argentinas de Paleontología Vertebrados* (pp. 77–79). San Juan.
- Berman, W. D. (1994). *Los carnívoros continentales (Mammalia, Carnivora) del Cenozoico en la provincia de Buenos Aires*. [Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, La Plata, Argentina].
- Berta, A. (1981). Evolution of large canids in South America. *Anais do 2° Congresso Latino-Americano de Paleontología* (pp. 835–845). Porto Alegre.
- Berta, A. (1987). Origin, diversification, and zoogeography of the South American Canidae. *Fieldiana Zoology (n.s.)*, 39, 455–471.
- Berta, A. (1989). Quaternary evolution and biogeography of the large South American Canidae (Mammalia: Carnivora). *University of California Publication Geological Sciences*, 132, 1–149.
- Berta, A. y Marshall, L. G. (1978). South American Carnivora. En F. Westphal (Ed.), *Fossilium catalogus, I: Animalia* (pp. 1–48). The Hague (Dr. W. Junk).
- Bidegain, J. C., Martínez, G. A., Osterrieth, M. L. y Van Velzen, A. J. (1998). Magnetoestratigrafía de la secuencia cenozoica tardía de Camet (norte de Mar del Plata), Provincia de Buenos Aires. *Actas del 5° Jornadas Geológicas y Geofísicas Bonaerenses* (235–238). Mar del Plata.
- Bidegain, J. C., Osterrieth, M. L., Van Velzen, A. J. y Rico, Y. (2005). Geología y registros magnéticos entre arroyo La Tapera y Santa Clara del Mar, Mar del Plata. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 60(3), 599–604.
- Bidegain, J. C. y Rico, Y. (2012). Magnetostratigraphy and magnetic parameters of a sedimentary sequence in Punta San Andrés, Buenos Aires, Argentina. *Quaternary International*, 253, 91–103.
- Bigazzi, G., Bonadonna, F. P., Leone, G. y Zanchetta, G. (1995). Primeros datos geoquímicos y geocronológicos a partir de algunas cineritas del área bonaerense. En M. T. Alberdi, Leone, G. y Tonni, E. P. (Eds.), *Evolución biológica durante los últimos cinco millones de años. Un ensayo de correlación con el Mediterráneo occidental*. Museo Nacional de Ciencias Naturales. CSIC, Monografías, 14, 105–125.
- Binder, W. J., Thompson, E. N. y Van Valkenburgh, B. (2002). Temporal variation in tooth fracture among Rancho La Brea dire wolves. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 22(2), 423–428.
- Blainville, H. M. D. (1841). *Ostéographie ou description iconographique comparée du squelette et du système dentaire des mammifères récents et fossiles pour servir de base à la zoologie et à la géologie. Des petit-ours, G. Subursus*. Lib. 9. J. B. Bailliere et fils.
- Bocquentin, J. (1979). *Mammifères fossiles du Pléistocène supérieur de Muaco, État de Falcón, Vénézuéla*. [Tesis Doctoral, L'Université Pierre et Marie Curie, Paris, Francia].
- Bonaparte, J. F. (1958). Origen y estado actual del Río Luján, Pcia. De Buenos Aires. *Museo Popular de Ciencias Naturales Carlos Ameghino, Mercedes, Geología*, 1, 1–15.
- Born, P. A. y Sedor, F. A. (2001). Ocorrência de *Procyon troglodytes* (Canidae, Carnívora) e de *Cervidae* (Artiodactyla) no Pleistoceno do estado do Paraná. *Resumos do 15° Congresso Brasileiro de Paleontologia*, (pp. 1:178). Sao Pedro.
- Boule, M. y Thevenin, M. (1920). *Mammifères fossiles de Tarija*. Imprimerie National.
- Bowdich, T. E. (1821). *An Analysis of the Natural Classifications of Mammalia for the Use of Students and Travelers*. J. Smith.
- Bremer, K. (1994). Branch Support and Tree Stability. *Cladistics*, 10(3), 295–304.
- Buchalczyk, T., Dynowski, J. y Sztejn, S. (1981). Variations in number and asymmetry of the skull in the wolf. *Acta Theriologica*, 26, 23–30.
- Burmeister, G. (1854). *Systematische Übersicht der Thiere Brasiliens: welche während einer Reise durch die Provinzen von Rio de Janeiro und Minas geraës gesammelt oder beobachtet wurden*. G. Reimer.
- Burmeister, G. (1866). Lista de los mamíferos fósiles del terreno Diluviano. *Anales del Museo Museo Nacional de Buenos Aires*, 1(3), 121–232.
- Burmeister, G. (1876–1879). *Description physique de la République Argentine d'après des observations personnelles étrangères*. P. E. Coni.
- Burmeister, G. (1885). Über *Canis jubatus*. *Sitzungs-Bericht der Gesellschaft naturforschender Freunde Zu Berlin*, 1885(4), 97–104.
- Cabrera, A. (1958). Catálogo de los Mamíferos de América del Sur.

- Parte I. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"*, *Zoología*, 4(1), 1–307.
- Cartelle, C. (1999). Pleistocene Mammals of the Cerrado and Caatinga of Brazil. En J. F. Eisenberg y K. H. Redford (Eds.), *Mammals of the Neotropics. The Central Neotropics. Volumen 3* (pp. 27–46). The University of Chicago Press.
- Cartelle, C. (2020). Cave Paleontology in the Lagoa Santa Karst. En A. S. Auler, y P. Pessoa (Eds.), *Lagoa Santa Karst: Brazil's Iconic Karst Region, Cave and Karst* (pp. 209–225). Springer.
- Cartelle, C. y Langguth, A. (1999). *Protopcyon troglodytes* (Lund): Um Canídeo Intertropical Extinto. *Anais de Academia Brasileira de Ciências*, 71(3–1), 371–384.
- Castellanos, A. (1940). Breve reseña sobre estratigrafía pampeana de Santa Fe. En A. J. Torcelli y C. A. Marelli (Eds.), *Obras de Geología y Paleontología de Lucas Kraglievich* (pp. 894–903). Ministerio de Obras Públicas de la Provincia de Buenos Aires.
- Castellanos, A. (1944). *El Preenenadense ¿es un horizonte geológico o una facies?*. Imprenta de la Universidad Nacional del Litoral.
- Cavallini, P. (1995). Variation in body size of the red fox. *Annales Zoologici Fennici*, 32, 421–427.
- Cenizo, M. M. (2011). Las sucesiones sedimentarias continentales expuestas en Centinela del Mar, provincia de Buenos Aires, Argentina (Pleistoceno Inferior–Holoceno). *Estudios Geológicos*, 67(1), 21–39.
- Chemisquy, M. A., Prevosti, F. J., Martínez, P., Raimondi, V., Stom, J. E. C., Acosta-Jamett, G. y Montoya-Burgos, J. I. (2019). How many species of grey foxes (Canidae, Carnivora) are there in southern south america? *Mastozoología Neotropical*, 26(1), 81–97.
- Churcher, C. S. (1959a). Fossil *Canis* from the tar pits of La Brea, Peru. *Science*, 130, 564–565.
- Churcher, C. S. (1959b). The specific status of the new world red fox. *Journal of Mammalogy*, 40(4), 513–520.
- Churcher, C. S. (1960). Cranial variation in the North American red fox. *Journal of Mammalogy*, 41(3), 349–360.
- Churcher, C. S. (1966). The insect fauna from the Talara tar-seeps, Peru. *Canadian Journal of Zoology*, 44(6), 985–993.
- Cione, A. L., Gasparini, G. M., Soibelzon, E., Soibelzon, L. y Tonni, E. P. (2015). *The Great American Biotic Interchange A South American Perspective*. Springer.
- Cione, A. L. y Tonni, E. P. (1995a). Chronostratigraphy and "land-mammal ages" in the Cenozoic of southern South America: principle, practices, and the "Uquian" problem. *Journal of Paleontology*, 69, 135–159.
- Cione, A. L. y Tonni, E. P. (1995b). Bioestratigrafía y cronología del Cenozoico superior de la región pampeana. En M. T. Alberdi, G. Leone y E. P. Tonni (Eds.), *Evolución biológica durante los últimos cinco millones de años. Un ensayo de correlación con el Mediterráneo occidental* (pp. 47–74). Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC, Monografías, 14.
- Cione, A. L. y Tonni, E. P. (1999). Bioestratigraphy and chronological scale of upper–most Cenozoic in the Pampean Area, Argentina. *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula*, 12, 23–51.
- Cione, A. L. y Tonni, E. P. (2001). Correlation of Pliocene to Holocene southern South America and European vertebrate-bearing units. *Bolletino della Società Paleontologica Italiana*, 40, 167–173.
- Cione, A. L. y Tonni, E. P. (2005). Bioestratigrafía basada en mamíferos del Cenozoico superior de la provincia de Buenos Aires, Argentina. En R. E. de Barrio, R. O. Etcheverry, M. F. Caballé y E. Llambias (Eds.), *Geología y Recursos Minerales de la Provincia de Buenos Aires. Relatorio del 16° Congreso Geológico Argentino* (pp. 183–200). La Plata.
- Cione, A. L., Tonni, E. P. y San Cristóbal, J. (2002). A Middle–Pleistocene marine transgression in central–eastern Argentina. *Current Research in the Pleistocene*, 19, 16–18.
- Coltorti, M., Abbazzi, L., Ferretti, M. P., Iacumin, P., Ríos, F. P., Pellegrini, M., Pieruccini, P., Rustioni, M., Tito, G. y Rook, L. (2007). Last Glacial mammals in South America: A new scenario from the Tarija Basin (Bolivia). *Naturwissenschaften*, 94(4), 288–299.
- Cope, D. A. y Lacy, M. G. (1992). Falsification of a single species hypothesis using the coefficient of variation: A simulation approach. *American Journal of Physical Anthropology*, 89(3), 359–378.
- Cope, E. D. y Wortman, J. L. (1884). Post Pliocene vertebrates of Indiana. *Annual Reports of the Geological Survey of Indiana*, 14, 1–62.
- Cotte, M., Prevosti, F. J., Straccia, P., Scian, D., Soibelzon, L. y Bocherens, H. (2018). First AMS radiocarbon direct dates on bones from extinct megafauna in Camet Norte (Santa Clara del Mar, Buenos Aires Province, Argentina). *Ameghiniana*, 55, 126–133.
- Crespo, J. A. (1971). Ecología del zorro gris *Dusicyon gymnocercus antiquus* (Ameghino) en la provincia de La Pampa. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia" e Instituto Nacional de Investigación de las Ciencias Naturales, Ecología*, 1(5), 147–205.
- Crespo, J. A. y de Carlo, J. M. (1963). Estudio ecológico de una población de zorros colorados *Dusicyon culpaeus culpaeus* (Molina) en el oeste de la provincia de Neuquén. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia" e Instituto Nacional de Investigación de las Ciencias Naturales, Ecología*, 1(1), 1–55.
- Cuozzo, F. P. (2008). Using extant patterns of dental variation to identify species in the primate fossil record: a case study of middle Eocene *Omomys* from the Bridger Basin, southwestern Wyoming. *Primates*, 49, 101–115.
- Daitch, D. J. y Guralnick, R. P. (2007). Geographic variation in tooth morphology of the arctic fox, *Vulpes (Alopex) lagopus*. *Journal of Mammalogy*, 88(2), 384–393.
- Davis, S. (1977). Size variation of the fox, *Vulpes vulpes* in the palearctic region today, and in Israel during the late Quaternary. *Journal of Zoology*, 182, 343–351.
- Davis, S. (1981). The effect of temperature change and domestication on the body size of Late Pleistocene to Holocene mammals in Israel. *Paleobiology*, 7(1), 101–114.
- Dayan, T., Simberloff, D., Tchernov, E. y Yom Tov, Y. (1991). Calibrating the paleothermometer: climate communities, and the evolution of size. *Paleobiology*, 17(2), 189–199.
- Dayan, T., Simberloff, D., Tchernov, E. y Yom Tov, Y. (1992). Canine carnassials: character displacement in the wolves, jackals and foxes of Israel. *Biological Journal of the Linnean Society*, 45, 315–331.
- Dayan, T., Wool, D. y Simberloff, D. (2002). Variation and covariation of skulls and teeth: modern carnivores and the interpretation of fossil mammals. *Paleobiology*, 28, 508–526.
- de Carles, E. (1904). Relación acerca de los yacimientos fosilíferos de Arroyo Frías y sedimentos de las barrancas del río Paraná al norte y sur de Santa Fe. *Revista del Museo de La Plata*, 11, 245–255.
- Desmarest, A. G. (1820–1822). *Mammalogie ou description des espèces de mammifères*. Agasse.
- Dietz, J. M. (1985). *Chrysocyon brachyurus*. *Mammalian Species*, 234, 1–4.
- Donnelly, S. M. y Kramer, A. (1999). Testing for multiple species in fossil samples: An evaluation and comparison of tests for equal



- relative variation. *American Journal of Physical Anthropology*, 108(4), 507–529.
- 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.
- Elliot, D. G. (1903). A list of mammals collected by Edmund Heller, in the san Pedro Martir and Hanson Laguna Mountains and the accompanying coast regions of lower California with descriptions of apparently new species. *Field Columbian Museum Publication*, 79(Vol. 3,12), 199–232.
- Eltink, E., Castro, M., Montefeltro, F. C., Dantas, M. A. T., Scherer, C. S., de Oliveira, P. V. y Langer, M. C. (2020). Mammalian fossils from Gruta do Ioiô cave and past of the Chapada Diamantina, northeastern Brazil, using taphonomy, radiocarbon dating and paleoecology. *Journal of South American Earth Sciences*, 98, 102379
- Englund, J. (2006). Cranial and skeletal size in red foxes, *Vulpes vulpes* (Carnivora, Canidae) in areas with large variation in food abundance. *Russian Journal of Theriology*, 5(1), 25–34.
- Eschscholtz, F. (1829). *Zoologischer Atlas enthaltend Abbildungen und Beschreibungen neuer Thierarten während des Flottcapitains von Kotzebue zweiter Reise um die Welt auf der Russisch-Kaiserlichen Kriegesschlupf Predpriaetië in den Jahren 1823-1826*. G. Reimer.
- Evans, H. E. (1993). *Miller's Anatomy of the Dog, (third edition)*. W. B. Saunders Company.
- Evans, H. E. y deLahunta, A. (1997). *Miller. Diseción del perro, (cuarta edición)*. McGraw-Hill Interamericana.
- Fabrini, E. (1890). I Machairodus (Megantereon) del Valdarno superiore, II. *Bolletino Comitato Geologico D'Italia*, 21, 121–177.
- Farris, J. S. y Goloboff, P. A. (2008). Is REP a measure of "objective support"? *Cladistics*, 24(6), 1065–1069.
- Fasano, J., Isla, F. y Schnack, E. (1984). Significado paleoambiental de los depósitos del Pleistoceno tardío de Camet Norte (partido de Mar Chiquita, provincia de Buenos Aires). *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 39, 244–250.
- Faure, M. y Guérin, C. (2014). *Smilodon populator* and *Protocyon troglodytes*, two superpredators of the upper pleistocene from the Serra da Capivara (Piau), Northeastern Brazil. *Annales de Paleontologie*, 100(4), 283–295.
- Fischer von Waldheim, G. (1814). *Zoognosia tabulis illustrata*. Nicolai Sergeidis Vsevolozsky.
- Fischer von Waldheim, G. (1817). *Adversaria Zoologica. Mémoire Société Impériale Naturelle*, 5, 368–428.
- Fitch, W. (1971). Toward defining the course of evolution: minimal change for a specific tree topology. *Systematic Zoology*, 20, 406–416.
- Flynn, J. J. (1991). Review of "Quaternary evolution and biogeography of the large South American Canidae (Mammalia: Carnivora)". *Cladistics*, 7, 206–212.
- Francia, A., Zurita, A. y Carlini, A. (2015). How marine isotope stage 3 (MIS3) is reflected in northern Mesopotamia faunal assemblage of Argentina. *Quaternary International*, 377, 126–139.
- Frenguelli, J. (1928). Sobre un resto de cánido del Chapadmalense de Miramar. *Anales de la Facultad de Ciencias de la Educación, Universidad Nacional del Litoral*, 3, 195–207.
- Frenguelli, J. (1929). *Canis (Macrocyon) chapadmalensis* n. sp. *Anales de la Sociedad Científica Argentina*, 107(1), 58–65.
- Frenguelli, J. (1932). Perfiles geológicos de las márgenes del Río Salado (Santa Fe). *Publicaciones del Museo Antropológico y Etnográfico de la Facultad de Filosofía y Letras, Serie A*, 2, 83–99.
- Frenguelli, J. (1933). Sobre la presencia de Canidae en el Chapadmalense de Miramar. *Anales de la Sociedad Científica Argentina*, 115, 331–335.
- Frisch, J. L. (1774[1775]). *Das Natursystem der vierfüssigen Thiere in Tabellen, zum Nutzen der erwachsenen Schuljugend*. Glogau. I.
- Fuentes, E. R. y Jaksic, F. M. (1979). Latitudinal size variation of Chilean foxes: test of alternative hypotheses. *Ecology*, 60, 43–47.
- García Esponda, C., Acosta, A., Loponte, D. y De Santis, L. (2001). Registro de *Chrysocyon brachyurus* (Carnívora: Canidae) en contextos arqueológicos en el Noreste de la Provincia de Buenos Aires. *Mastozoología Neotropical*, 8(2), 159–163.
- Gardner, A. L. y Hayssen, V. (2004). A guide to constructing and understanding synonymies for Mammalian Species. *Mammalian Species*, 739, 1–17.
- Giebel, C. G. (1855). *Die Saugethiere in Zoologischer, Anatomischer, und Palantologoscher Beziehung Umfassend Dargetellt*. Abel.
- Giles, E. (1960). Multivariate analysis of Pleistocene and Recent coyotes (*Canis latrans*) from California. *University of California Publications in Geological Sciences*, 36(8), 369–390.
- Gimranov, D. O. (2017). Species diagnostics of the corsac (*Vulpes corsac*), fox (*Vulpes vulpes*) and arctic fox (*Vulpes lagopus*, Carnívora, Canidae) using the upper teeth. *Zoologicheskyy Zhurnal*, 96(6), 684–697. [en ruso]
- Gimranov, D. O., Kosintsev, P. A. y Gasilin, V. V. (2015). Species diagnostics of corsac (*Vulpes corsac*), fox (*Vulpes vulpes*), and arctic fox (*Vulpes lagopus*) according to ontological characteristics of mandible teeth. *Zoologicheskyy Zhurnal*, 94(11), 1338–1338. [en ruso]
- Gingerich, P. D. y Winkler, D. A. (1979). Pattern of variation and correlation in the dentition of the red fox, *Vulpes vulpes*. *Journal of Mammalogy*, 60, 691–704.
- Girman, D. J., Kat, P. W., Mills, M. G. L., Ginsberg, J. R., Borner, M., Wilson, V., Fanshawe, J. H., Fitzgibbon, C., Lau, L. M. y Wayne, R. K. (1993). Molecular genetic and morphological analysis of African wild dog (*Lycaon pictus*). *Journal of Heredity*, 84, 450–459.
- Gittleman, J. L. y Van Valkenburgh, B. (1997). Sexual dimorphism in the canines and skulls of carnivores: effect of size, phylogeny, and behavioral ecology. *Journal of Zoology*, London, 242, 97–117.
- Goldfuss, G. A. (1823). Osteologische Beiträge zur Kenntniss verschiedener Säugethiere der Vorwelt. VI. Über die Hölen-Hyäne (*Hyaena spelaea*). *Nova Acta Physico-Medica Academiae Caesarae Leopoldino-Carolinae Naturae Curiosorum*, 3(2), 456–490.
- Goloboff, P. A. (1993). Estimating character weights during tree search. *Cladistics*, 9, 83–91.
- Goloboff, P. A. (2014). Oblong, a program to analyse phylogenomic data sets with millions of characters, requiring negligible amounts of RAM. *Cladistics*, 30, 273–281.
- Goloboff, P. A. y Catalano, S. A. (2016). TNT version 1.5, including a full implementation of phylogenetic morphometrics. *Cladistics*, 32(3), 221–238.
- Goloboff, P. A. y Farris, J. S. (2001). Methods for quick consensus estimation. *Cladistics*, 17, 526–534.
- Goloboff, P. A., Farris, J. S. y Nixon, K. C. (2008). TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics*, 24(5), 774–786.
- Gomide, S. M. M. (1989). *Mamíferos pleistocênicos de Itaipocá, Ceará, Brasil, depositados no Museu Nacional*. [Tesis de Maestría, Museu Nacional, Universidad Federal de Rio de Janeiro, Brasil].
- Gray, J. E. (1834). *Illustrations of Indian zoology; chiefly selected from the collection of Major General Hardwicke. Vol. 2*. Treuttel, Wurtz, Treuttel, Jun and Richter.

- Gray, J. E. (1837). Description of some new or little known Mammalia, principally in the British Museum Collection. *The Magazine of Natural History, Journal Zoology, Botany, Mineralogy, Geology, and Meteorology*, 1, 577–587.
- Gray, J. E. (1863). Notice of the chanco or golden wolf (*Canis chanco*) from Chinese Tartary. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 31, 94.
- Guérin, C., Huguéney, M., Mourer Chauviré, C. y Faure, M. (1993). Paléoenvironnement Pléistocène dans l'aire archéologique de São Raimundo Nonato (Piauí, Brésil): apport des mammifères et des oiseaux. *Documents des Laboratoires de Géologie de la Faculté des Sciences de Lyon*, 125, 187–202.
- Gürbüz, D. Y., Dayan, M. O. y Aslan, K. (2019). Morphometric and macroanatomic examination of auditory ossicles in male wolves (*Canis lupus*). *Folia Morphologica*, 78(3), 600–605.
- Hadler, P., Prevosti, F. J., Ferigolo, J. y Ribeiro, A. M. (2004). Novos materiais de Carnívora para o Pleistoceno do Estado do Rio Grande do Sul, Brasil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 7(1), 77–86.
- Hamilton Smith, C. (1839). Dogs. Canidae or genus *Canis* of authors. Vol. 1. *Jardine's Naturalist Library*, 9, 1–267.
- Hartová-Nentvichová, M., Anděra, M. y Hart, V. (2010). Sexual dimorphism of cranial measurements in the red fox *Vulpes vulpes* (Canidae, Carnívora) from the Czech Republic. *Folia Zoologica*, 59(4), 285–294.
- Hassanin, A., Veron, G., Ropiquet, A., van Vuuren, B. J., Lécú, A., Goodman, S. M., Haider, J. y Nguyen, T. T. (2021). Evolutionary history of Carnívora (Mammalia, Laurasiatheria) inferred from mitochondrial genomes. *Plos One*, 16(2), e0240770.
- Hildebrand, M. (1954). Comparative morphology of the body skeleton in recent Canidae. *University of California Publication in Zoology*, 52, 399–496.
- Hodgson, B. H. (1833). Description of the wild dog of the Himalaya (*Canis primaevus*). *Asiatick Researches*, 18, 221–237.
- Hoffstetter, R. (1949). Sobre los Megatheriidae del Pleistoceno del Ecuador: *Schaubia* gen. nov. *Boletín de Informaciones Científicas Nacionales Quito*, 3(25), 1–47.
- Hoffstetter, R. (1952). Les mammifères pléistocènes de la République de l'Équateur. *Soc. Géol. de France, Mém. (n.s.)*, 31(66), 1–391.
- Hoffstetter, R. (1963). La faune Pleistocène de Tarija (Bolivia), note préliminaire. *Bulletin Muséum National d' Histoire Naturelle*, 35(2), 194–203.
- Hoffstetter, R. (1968). Ñuapua, un gisement de vertébrés pléistocène dans le Chaco Bolivien. *Bulletin du Muséum National d' Histoire Naturelle, 2<sup>e</sup> ser.*, 40(4), 823–836.
- Hoffstetter, R. (1986). High Andean mammalian faunas during the Plio–Pleistocene. En F. Vuilleumier y M. Monasterds (Eds.), *High Altitude Sub Tropical Biogeography* (pp. 218–245). Oxford University Press.
- Huxley, T. H. (1880). On the cranial and dental characters of the Canidae. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 12, 238–288.
- ICZN. (1985). *International Code of Zoological Nomenclature. 3th edition*. The International Trust for Zoological Nomenclature.
- ICZN. (1999). *International Code of Zoological Nomenclature. 4th edition*. The International Trust for Zoological Nomenclature.
- Illiger, K. (1815). Überblick der Säugethiere nach ihrer Verteilung über die Welttheile. *Abhandlungen der physikalische Klasse der Königlich-Preussischen Akademie der Wissenschaften, 1804–1811*, 39–159.
- Isla, F., Rutter, N., Schnack, E. y Zárate, M. (2001). La transgresión belgranense en Buenos Aires. Una revisión a cien años de su definición. *Revista Cuaternario y Ciencias Ambientales, Publicación Especial*, 4, 3–4.
- Isla, F., Taglioretti, M. y Dondas, A. (2015). Revisión y nuevos aportes sobre la estratigrafía y sedimentología de los acantilados entre Mar de Cobo y Miramar, provincia de Buenos Aires. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 72(2), 235–250.
- Jardine, W. (1834). *The naturalist's library. Vol. 16. Mammalia. Part. 2. Felinæ*. W. H. Lazars.
- Jiménez, J. E., Yáñez, J. L., Tabilo, E. L. y Jaksic, F. M. (1995). Body size of Chilean foxes: a new pattern in light of new data. *Acta Theriologica*, 40(2), 321–326.
- Jolicoeur, P. (1959). Multivariate geographical variation in the wolf, *Canis lupus* L. *Evolution*, 13, 283–299.
- Jolicoeur, P. (1975). Sexual dimorphism and geographical distance as factors of skull variation in the wolf *Canis lupus* L. En M. N. Fox (Ed.), *The wild canids, their systematics, behavioral ecology and evolution* (pp. 54–61). Van Nostrand Reinhold.
- Jull, A. T. L., Iturralde-Vinent, M., O'Malley, J. M., Macphee, R. D. E., McDonald, H. G., Martin, P. S., Moody, J. y Rincón, A. (2004). Radiocarbon dating of extinct fauna in the Americas recovered from tar pits. *Nuclear Instruments and Methods in Physics Research B*, 223–224, 668–671.
- Katoh, K., Rozewicki, J. y Yamada, Y. (2019). MAFFT online service: multiple sequence alignment, interactive sequence choice and visualization. *Briefings in Bioinformatics*, 20(4), 1160–1166.
- Kerr, R. (1792). *The animal kingdom, or zoological system, of the celebrated Sir Charles Linnæus. Class I Mammalia*. J. Murray y R. Faulder.
- Kim, S., Oshida, T., Lee, H., Min, M. y Kimura, J. (2015). Evolutionary and biogeographical implications of variation in skull morphology of raccoon dogs (*Nyctereutes procyonoides*, Mammalia: Carnívora). *Biological Journal of the Linnean Society*, 116(4), 856–872.
- Kisko, L. M. (1967). *A consideration of the dire wolves from the New World Pleistocene, with a statistical study of their metapodials*. [Tesis de Maestría, University of Toronto, Canadá].
- Kolenosky, G. B. y Standfield, R. O. (1975). Morphological and ecological variation among gray wolves (*Canis lupus*) of Ontario, Canada. En M. N. Fox (Ed.), *The wild canids, their systematics, behavioral ecology and evolution* (pp. 62–72). Van Nostrand Reinhold.
- Korablev, N. P., Korablev, M. P., Korablev, A. P., Korablev, P. N., Zinoviev, A. V., Zhagarayte, V. A. y Tumanov, I. L. (2019). Factors of Polymorphism of Craniometric Characters in the Red Fox (*Vulpes vulpes*, Carnívora, Canidae) from the Center of European Russia. *Biology Bulletin*, 46(8), 946–959.
- Kraglievich, J. L. (1952a). Un cánido del Eocuatario de Mar del Plata y sus relaciones con otras formas brasileras y norteamericanas. *Revista del Museo de Ciencias Naturales y Tradicional de Mar del Plata*, 1, 53–70.
- Kraglievich, J. L. (1952b). El perfil geológico de Chapadmalal y Miramar. Provincia de Buenos Aires. *Revista del Museo de Ciencias Naturales y Tradicional de Mar del Plata*, 1, 8–37.
- Kraglievich, L. (1917). Notas paleontológicas: Examen crítico de un trabajo del Señor Alcides Mercerat. *Anales de la Sociedad Científica Argentina*, 83, 262–279.
- Kraglievich, L. (1928). Contribución al conocimiento de los grandes cánidos extinguidos de Sud América. *Anales de la Sociedad Científica Argentina*, 106, 25–66.
- Kraglievich, L. (1929). Sobre la ausencia natural de metacónido en el m1 de *Canis moreni* Lydek. y otras cuestiones. Réplica al doctor Joaquín Frenguelli. *Anales de la Sociedad Científica*



- Argentina, 107, 243–254.
- Kraglievich, L. (1930). Craneometría y clasificación de los cánidos sudamericanos, especialmente los argentinos actuales y fósiles. *Physis*, 10, 35–73.
- Kretzoi, M. (1938). Die Raubtiere von Gombaszög nebst einer übersicht der Gesamtfauna. *Annales Historico-Naturales Musei Nationalis Hungarici Pars Mineralis Geologie et Palaeontology*, 31, 88–157.
- Kröhling, D. M. (1999). Upper Quaternary geology of the lower Carcaraña Basin, North Pampa, Argentina. *Quaternary International*, 57/58, 135–148.
- Kruck, W., Helms, F., Geyh, M. A., Suriano, J. M., Marengo, H. G. y Pereyra, F. (2011). Late Pleistocene–Holocene History of Chaco-Pampa Sediments in Argentina and Paraguay. *Quaternary Science Journal*, 60(1), 188–202.
- Kuraku, S., Zmasek, C. M., Nishimura, O. y Katoh, K. (2013). Leaves facilitates on demand exploration of metazoan gene family trees on MAFFT sequence alignment server with enhanced interactivity. *Nucleic Acids Research*, 41, W22–W28.
- Kurtén, B. (1967). Some quantitative approaches to dental microevolution. *Journal of Dental Research*, 46, 817–828.
- Kurtén, B. (1984). Geographic differentiation in the Rancholabrean Dire Wolf (*Canis dirus* Leidy) in North America. *Special Publication of the Carnegie Museum of Natural History*, 8, 218–227.
- Lande, R. (1977). On comparing coefficients of variation. *Systematic Zoology*, 26, 214–217.
- Langguth, A. (1969). Die sudamerikanischen Canidae unter besonderer Berücksichtigung des Mahnenwolfes *Chrysocyon brachyurus* Illiger. *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie*, 179, 1–88.
- Langguth, A. (1975). Ecology and evolution in the South American canids. En M. N. Fox (Ed.), *The wild canids, their systematics, behavioral ecology and evolution* (pp. 192–206). Van Nostrand Reinhold.
- Langguth, A. (1980). El origen del género *Speothos* y la evolución hacia *Speotos venaticus*. *Reunión Iberoamericana de Zoología de Vertebrados*, 1, 587–600.
- Lapoint, S., Keicher, L., Wikelski, M., Zub, K. y Dechmann, D. K. N. (2017). Growth overshoot and seasonal size changes in the skulls of two weasel species. *Royal Society Open Science*, 4, 160947.
- Larrañaga, D. A. (1923). Escritos. *Instituto histórico y geográfico del Uruguay*.
- Lartet, M. E. (1836). Nomenclature des mammifères et des coquilles qu'il a trouvés dans un terrain d'eau douce près de Simorre et de Sansan (Gers). *Bulletin Société Géologique de France*, 7, 219.
- Leidy, J. (1854). Notice of some fossil bones discovered by Mr. Francis A. Lincke, in the banks of the Ohio River, Indiana. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 7(7), 199–201.
- Leidy, J. (1856). Description of some remains of extinct mammalia. *Journal of the Academy National of Science, Philadelphia, ser. 2, 3*, 166–171.
- Leidy, J. (1858). Notice of remains of extinct Vertebrata, from the Valley of the Niobrara River, collected during the exploring expedition of 1857, in Nebraska, under the command of Lieut. G. K. Warren, U. S. Top. Eng., by Dr. F. V. Hayden, geologist of the Expedition. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences, 1858*, 20–29.
- Leidy, J. (1869). The extinct mammalian fauna of Dakota and Nebraska including an account of some allied forms from other localities, together with a synopsis of the mammalian remains of North America. *Journal of the Academy National of Science, Philadelphia, ser. 2, 7*, 1–472.
- Lemon, R. R. H. y Churcher, C. S. (1961). Pleistocene geology and paleontology of the Talara region, Northwest Peru. *American Journal of Science*, 259, 410–429.
- Lindblad-Toh, K., Wade, C. M., Mikkelsen, T. S., Karlsson, E. K., Jaffe, D. B., Kamal, M., Clamp, M., Chang, J. L., Kulbokas III, E. J., Zody, M. C., Mauceli, E., Xie, X., Breen, M., Wayne, R. K., Ostrander, E. A., Ponting, C. P., Galibert, F., Smith, D. R., de Jong, P. J., Kirkness, E., Álvarez, P., Biagi, T., Brockman, W., Butler, J., Chin, C. W., Cook, A., Cuff, J., Daly, M. J., DeCaprio, D., Gnerre1, S., Grabherr1, M., Kellis, M. M., Kleber, M., Bardeleben, C., Goodstadt, L., Heger, A., Hitte, C., Kim, L., Koepfli, K.-P., Parker, H. G., Pollinger, J. P., Searle, S. M. J., Sutter, N. B., Thomas, R., Webber, C., Broad Institute Genome Sequencing Platform y Lander, E. S. (2005). Genome sequence, comparative analysis and haplotype structure of the domestic dog. *Nature*, 438, 803–819.
- Lindsey, E. L. y Seymour, K. L. (2015). "Tar Pits " of the Western Neotropics: paleoecology, taphonomy, and mammalian biogeography. *Natural History Museum of Los Angeles County, Science Series*, 42, 111–123.
- Linnaeus, C. (1758). *Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species cum characteribus, differentiis, synonymis, locis*. L. Salvii.
- Linnaeus, C. (1766). *Systema naturae, per regna tria naturae: secundum classes, ordines, genera, species cum characteribus, differentiis, synonymis, locis*. L. Salvii.
- Linnaeus, C. (1768). *Systema naturae, per regna tria naturae: secundum classes, ordines, genera, species cum characteribus, differentiis, synonymis, locis*. L. Salvii.
- Lund, P. W. (1837). Om huler i kallsteen i det indre Brasilien drer tildeels indeholde fossile knokler. Anden Afhandling. Lappa da Cerca Grande. *Det Kongelige Danske Videnskabernes Selskabs naturvidenskabelige og matematiske, Afhandlinger*, 6, 307–332.
- Lund, P. W. (1838). Blik paa Brasiliens Dyreverden för Sidste Jordomvaeltning. Förste Afhandling: Indledning. *Det kongelige Danske Videnskabernes Selskabs naturvidenskabelige og matematiske, Afhandlinger*, 8, 27–60.
- Lund, P. W. (1839a). Cuop d'oeil sur les espèces éteintes de mammifères du Brésil; extrait de quelques mémoires présentés à l'Académie royal des Sciences de Copenhague. *Anales des Sciences Naturelles, Zoologie*, 11(2), 214–234.
- Lund, P. W. (1839b). Extrait d'une lettre de M. Lund, écrite de Lagoa-Santa (brésil), le 5 novembre 1838, et donnat un aperçu des espèces de mammifères fossiles qu'il a découvertes au Brésil. *Comtes Rendus de l'Académie des Sciences*, 8(15), 570–577.
- Lund, P. W. (1839c). Blik paa Brasiliens Dyreverden för Sidste Jordomvaeltning. Anden Afhandling: Pattedyrene. *Det kongelige Danske Videnskabernes Selskabs naturvidenskabelige og matematiske, Afhandlinger*, 8, 61–144.
- Lund, P. W. (1840). Blik paa Brasiliens Dyreverden för Sidste Jordomvaeltning. Treide Afhandling: Pattedyrene. *Det kongelige Danske Videnskabernes Selskabs naturvidenskabelige og matematiske, Afhandlinger*, 8, 217–272.
- Lund, P. W. (1842). Blik paa Brasiliens Dyreverden för sidste Jordomvaeltning. Tredie Afhandling: Fortsaettelse af Pattedyrene. *Konigelige Danske Videnskabernes Selskabs Afhandlinger*, 9, 137–208.
- Lund, P. W. (1843). Blik paa Brasiliens Dyreverden för Sidste Jordomvaeltning. 5. Afhandling: Fortsaettelse af Pattedyrene. On de nulevende og udøde arter af rovdynenes familia. *Det kongelige Danske Videnskabernes Selskabs naturvidenskabelige og matematiske, Afhandlinger*, 10, 1–82.

- Lund, P. W. (1950). *Memórias sobre a paleontologia brasileira. Revistas e comentadas por Carlos de Paula Couto*. Ministerio da Educação e Saúde, Instituto Nacional do Livro.
- Lydekker, R. (1894). On two Argentine extinct carnivores. *Anales del Museo de La Plata*, 3, 1–4.
- Lynch, J. M. (1996). Sexual dimorphism in cranial size and shape among red foxes *Vulpes vulpes* from north–east Ireland. *Biology and Environmental. Proceedings of the Royal Irish Academy*, 96B(1), 21–26.
- Lyras, G. A. y Van der Geer, A. A. E. (2003). External brain anatomy in relation to the phylogeny of the Caninae (Carnivora: Canidae). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 138, 505–522.
- MacDonald, D. W. y Sillero Zubiri, C. (2004). *Biology and conservation of wild canids*. Oxford University Press.
- MacFadden, B. J. (2000). Middle Pleistocene climate change recorded in fossil mammal teeth from Tarija, Bolivia, and upper limit of the Ensenadan Land–Mammal Age. *Quaternary Research*, 54, 121–131.
- MacFadden, B. J. y Wolff, R. G. (1981). Geological investigations of Late Cenozoic vertebrate–bearing deposits in southern Bolivia. *Anais do 2º Congresso Latino–Americano de Paleontología*, 2 (pp. 765–778). Porto Alegre.
- Machado, F. D. A. y Hingst-Zaher, E. (2009). Investigating South American biogeographic history using patterns of skull shape variation on *Cerdocyon thous* (Mammalia: Canidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 98(1), 77–84.
- Manzueti, A., Perea, D., Rinderknecht, A. y Ubilla, M. (2018). New Canid Remains from Dolores Formation, late Pleistocene–early Holocene, Uruguay. *Journal of Mammalian Evolution*, 25(3), 391–396.
- Márquez, A. y Fariña, R. A. (2003). Dental morphology and diet in canids and procyonids from Uruguay. *Mammalia*, 67(4), 567–573.
- Marshall, L. G., Berta, A., Hoffstetter, R., Pascual, R., Reig, O. A., Bombin, M. y Mones, A. (1984). Mammals and Stratigraphy: Geochronology of the Continental Mammal Bearing Quaternary of South America. *Paleovertebrata, Montpellier, Mém. Extr.*, 1984, 1–76.
- Martin, F. (2013). *Tafonomía de la Transición Pleistoceno–Holoceno en Fuego–Patagonia. Interacción entre humanos y carnívoros y su importancia como agentes en la formación del registro fósil*. Ediciones de la Universidad de Magallanes.
- Martínez, P. A., Marti, D., Molina, W. F. y Bidau, C. J. (2013). Bergmann's rule across the equator: a case study in *Cerdocyon thous* (Canidae). *The Journal of Animal Ecology*, 82(5), 997–1008.
- Martínez, P. A., Pia, M. V., Bahechar, I. A., Molina, W. F., Bidau, C. J. y Montoya-Burgos, J. I. (2018). The contribution of neutral evolution and adaptive processes in driving phenotypic divergence in a model mammalian species, the Andean fox *Lycalopex culpaeus*. *Journal of Biogeography*, 45(5), 1114–1125.
- McNab, B. K. (1971). On the ecological significance of Bergmann's rule. *Ecology*, 52(5), 845–854.
- Mech, L. D. (1970). *The wolf. The ecology and behavior of an endangered species*. University of Minnesota Press.
- Mercerat, A. (1891). Caracteres diagnósticos de algunas especies de Creodonta conservadas en el Museo de La Plata. *Revista del Museo de La Plata*, 2, 51–52.
- Mercerat, A. (1917). *Notas sobre algunos carnívoros fósiles y actuales de la América del Sud*. R. Herrando.
- Merriam, C. H. (1897). Revision of the coyotes or prairie wolves, with descriptions of new forms. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 11, 19–31.
- 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. (1918). Note of the systematic position of wolves of the *Canis dirus* group. University of California Publications, *Bulletin, Department of Geology*, 10(27), 531–533.
- Miller, G. S. (1912). *Catalogue of the mammals of Western Europe in the collection of the British Museum*. British Museum of Natural History.
- Mivart, St. G. (1890). *Dogs, jackals, wolves and foxes. A monograph of the Canidae*. R. H. Porter.
- Molina, G. I. (1782). *Saggio sulla storia naturale del Chili*. Stamperia di S. Tommaso d'Aquino.
- Mones, A. (1986). Paleovertebrata Sudamericana. Catálogo sistemático de los vertebrados fósiles de América del Sur. Parte 1. Lista preliminar y bibliografía. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, 82, 1–625.
- Nabel, P. E. (1993). The Brunhes–Matuyama boundary in Pleistocene sediments of Buenos Aires province, Argentina. *Quaternary international*, 17, 79–83.
- Nabel, P. E., Cione, A. L. y Tonni, E. P. (2000). Environmental changes in the Pampean area of Argentina at the Matuyama–Brunhes (C1r–C1n) Chrons boundary. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 162, 403–412.
- Nabel, P. E. y Valencio, D. A. (1981). La magnetoestratigrafía del Ensenadense de la ciudad de Buenos Aires: su significado geológico. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 36(1), 7–18.
- Nehring, A. (1885). Die Schädelform und das Gebiss des *Canis jubatus* Desmarest (*C. campestris* Pr. Wied). *Sitzungsberichte der Gesellschaft Naturforschender Freunde zu Berlin*, 1885, 109–122.
- Nentvichová, M. y Anděra, M. (2008). Dental anomalies and dental variations in the red fox *Vulpes vulpes* in the Czech Republic. *Acta Theriologica*, 53(3), 217–228.
- Nowak, R. M. (1979). North American Quaternary *Canis*. *University of Kansas Museum of Natural History, Monograph*, 6, 1–154.
- Nowak, R. M. (2002). The original status of wolves in eastern North America. *Southern Naturalist*, 1, 95–130.
- Nowak, R. M. y Federoff, N. E. (2002). The systematic status of the Italian wolf *Canis lupus*. *Acta Theriologica*, 47(3), 333–338.
- Oken, L. (1816). *Lehrbuch der Naturgeschichte. Theil 3. Zoologie*. A. Schmid.
- Oliveira, E. V. (1999). Quaternary vertebrates and climates of southern Brazil. *Quaternary of South America and Peninsula Antarctica*, 12, 61–73.
- Oliveira, E. V., Prevosti, F. J. y Pereira, J. C. (2005). *Protocyon troglodytes* (Lund) (Mammalia, Carnivora) in the late Pleistocene of Rio Grande Do Sul, and their palaeoecological significance. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 8(3), 215–220.
- Osgood, W. H. (1919). Names of some South American mammals. *Journal of Mammalogy*, 1, 33–36.
- Osgood, W. H. (1934). The genera and subgenera of South American canids. *Journal of Mammalogy*, 15, 45–50.
- Osterrieth, M. L., Cabria, F. y Bernava Laborde, V. (2005). Edades absolutas y relativas de niveles pedosedimentarios del área costera del partido de Mar Chiquita, Buenos Aires. *Actas del 16º Congreso Geológico Argentino* (pp. 171–178). La Plata.
- Pallas, P. S. (1811). *Zoographia Rosso-Asiatica, sistens omnium Animalium in extenso Imperio Rossico et adjacentibus maribus observatorum recensionem, domicillia, mores et descriptiones, anatomen atque icones plurimorum. Vol. 1*. In Officina Caes. Academiae Scientiarum Impress.

- Pardiñas, U. F. J. (2004). Roedores sigmodontinos (Mammalia: Rodentia: Cricetidae) y otros micromamíferos como indicadores de ambientes hacia el Ensenadense cuspidal en el sudeste de la provincia de Buenos Aires (Argentina). *Ameghiniana*, 41(3), 437–450.
- Pardiñas, U. F. J., Tonni, E. P. y Figini, A. (1998). Camet Norte: diversidad faunística próxima al último máximo glacial en el sudeste de la provincia de Buenos Aires, Argentina. *Actas del 10° Congreso Latinoamericano de Geología y 6° Congreso Nacional de Geología Económica* (pp. 257–262). Buenos Aires.
- Paula Couto, P. (1979). *Tratado de paleomastozoología*. Academia Brasileira de Ciências.
- Pavlinov, I. Y. (1975). Tooth anomalies in some Canidae. *Acta Theriologica*, 20(33), 507–519.
- Pengilly, D. (1984). Developmental versus functional explanations for patterns of variability and correlation in the dentitions of foxes. *Journal of Mammalogy*, 65, 34–43.
- Perini, F. A., Guedes, P. G., Moraes Neto, C. R., Fracasso, M. P., Cardoso, K. B., Duha, D. y Salles, L. O. (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.
- Perini, F. A., Russo, C. M. y Schrago, C. G. (2010). The evolution of South American endemic canids: A history of rapid diversification and morphological parallelism. *Journal of Evolutionary Biology*, 23(2), 311–322.
- Perri, A. R., Mitchell, K., Mouton, A., Álvarez-Carretero, A., Hulme-Beaman, A., Haile, J., Jamieson, A., Meachen, J., Lin, A., Schubert, B., Ameen, C., Antipina, E., Bover, P., Brace, S., Carmagnini, A., Carøe, C., Castruita, J., Chatters, J., Dobney, K. ... Frantz, L. (2021). Dire wolves were the last of an ancient New World canid lineage. *Nature*, 591(7848), 1–5.
- Piló, L., Auler, A., Neves, W., Wang, X., Cheng, H. y Edwards, R. L. (2004). Revisitando a Lapa do Sumidouro: marco paleoantropológico do Quaternário americano. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 7(3), 337–348.
- Plavcan, J. M. y Cope, D. A. (2001). Metric variation and species recognition in the fossil record. *Evolutionary Anthropology*, 10(6), 204–222.
- Pocock, R. I. (1934). LXVI. Preliminary diagnoses of some new races of South Arabian mammals. *Journal of Natural History, Series 10*, 14(84), 635.
- Pocock, R. I. (1935). The races of *Canis lupus*. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 42, 617–636.
- Polly, P. D. (1998). Variability in mammalian dentitions: size-related bias in the coefficient of variation. *Biological Journal of the Linnean Society*, 64, 83–99.
- Pomi, L. (2002). Una nueva localidad para el Ensenadense (Pleistoceno temprano-medio) de la provincia de Buenos Aires, Argentina. *Resúmenes del 8° Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía* (pp. 51). Corrientes.
- Porpino, K. O., Dos Santos, M. y Bergqvist, L. (2004). Registro de mamíferos fósseis no Lajedo de Soledade, Apodi, Rio Grande do Norte, Brasil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 7(3), 349–358.
- Prates, L., Prevosti, F. J. y Berón, M. (2010). First records of prehispanic dogs in southern South America (Pampa-Patagonia, Argentina). *Current Anthropology*, 51(2), 273–280.
- Prevosti, F. J. (2001). The fossil record of *Canis* (Carnivora: Canidae) in South America. Comments on the systematic status of *Canis gezi*. *Canid Biology and Conservation Conference* (pp. 94). Oxford.
- Prevosti, F. J. (2006). *Grandes Cánidos (Carnivora, Canidae) del Cuaternario de la República Argentina: Sistemática, Filogenia, Bioestratigrafía y Paleoecología*. [Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, La Plata, Argentina].
- Prevosti, F. J. (2007). Resúmenes de tesis. Grandes cánidos (Carnivora, Canidae) del Cuaternario de la República Argentina: sistemática, filogenia, bioestratigrafía y paleoecología. *Mastozoología Neotropical*, 14(1), 122–123.
- Prevosti, F. J. (2010). Phylogeny of the large extinct South American canids (Mammalia, Carnivora, Canidae) using a “total evidence” approach. *Cladistics*, 26, 456–481.
- Prevosti, F. J., Bonomo, M. y Tonni, E. P. (2004b). La distribución de *Chrysocyon brachyurus* (Illiger, 1811) (Mammalia: Carnivora: Canidae) durante el Holoceno en la Argentina: implicancias paleoambientales. *Mastozoología Neotropical*, 11(1), 27–43.
- Prevosti, F. J., Dondas, A. e Isla, F. I. (2004a). Revisión del registro fósil 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. J. y Forasiepi, A. M. (2018). *Evolution of South American Mammalian Predators During the Cenozoic: Paleobiogeographic and Paleoenvironmental Contingencies*. Springer.
- Prevosti, F. J. y Lamas, L. (2006). Variation of cranial and dental measurements and dental correlations in the pampean fox *Dusicyon gymnocercus*. *Journal of Zoology*, 270, 636–649.
- Prevosti, F. J. y Palmqvist, P. (2001). Análisis ecomorfológico del cánido hipercarnívoro *Theriodictis platensis* (Mammalia, Carnivora) basado en un nuevo ejemplar del Pleistoceno de Sudamérica. *Ameghiniana*, 38(4), 375–384.
- Prevosti, F. J., Ramírez, M. A., Martin, F., Sauthier, D. E. U., Carrera, M., Sillero Zubiri, C. y Pardiñas, U. F. J. (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.
- Prevosti, F. J. y Reguero, M. A. (2000). Catálogo de tipos de vertebrados fósiles del Museo de La Plata. I. Carnivora. *Revista del Museo de La Plata, Serie Técnica y Didáctica*, 28, 1–12.
- Prevosti, F. J. y 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. J. y Schubert, B. (2013). First taxon date and stable isotopes ( $\delta^{13}C$ ,  $\delta^{15}N$ ) for the large hypercarnivorous South American canid *Protocyon troglodytes* (Canidae, Carnivora). *Quaternary International*, 305, 67–73.
- Prevosti, F. J., Segura, V., Cassini, G. y Martin, G. M. (2013). Revision of the systematic status of patagonian and pampean gray foxes (Canidae: *Lycalopex griseus* and *L. gymnocercus*) using 3d geometric morphometrics. *Mastozoología Neotropical*, 20(2), 289–300.
- Prevosti, F. J. y Soibelzon, L. H. (2012). The evolution of South American carnivore fauna: a paleontological perspective. En B. Patterson y L. Costa (Eds.), *Bones, Clones and Biomes: The History and Geography of Recent Neotropical Mammals* (pp. 102–122). University Chicago Press.
- Prevosti, F. J., Tonni, E. P. y Bidegain, J. C. (2009b) Stratigraphic range of the large canids (Carnivora, Canidae) in South America, and its relevance to Quaternary biostratigraphy. *Quaternary International*, 210, 76–81.
- Prevosti, F. J., Ubilla, M. y Perea, D. (2009a). Large extinct canids



- from the Pleistocene of Uruguay: systematic, biogeographic and paleoecological remarks. *Historical Biology*, 21, 79–89.
- Prevosti, F. J. y Vizcaíno, S. (2006). The carnivore guild of the late Pleistocene of Argentina: Paleoeology and carnivore richness. *Acta Paleontologica Polonica*, 51(3), 407–422.
- Prevosti, F. J., Zurita, A. E. y Carlini, A. A. (2005). Biostratigraphy, systematics and palaeoecology of the species of *Protopcyon* Giebel, 1855 (Carnivora, Canidae) in South America. *Journal of South American Earth Science*, 20, 5–12.
- Prôa, M. y Nanova, O. (2020). Severe population bottleneck and cranial morphology change in the Mednyi Island subspecies of Arctic fox *Vulpes lagopus* (Carnivora: Canidae). *Mammalia*, 84(2), 162–170.
- R Core Team (2020). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>.
- Revilliod, P. (1926). Etude critique sur les genres des canidés quaternaires sudaméricaines et description d'un crâne de *Palaeocyon*. *Mémoires de la Société Paléontologique Suisse*, 46, 1–46.
- Rincón, A. D., Parra, G. E., Prevosti, F. J., Alberdi, T. y Bell, C. J. (2009). A preliminary assessment of the mammalian fauna from the Pliocene–Pleistocene El Breal de Orocuál Locality, Monagas state, Venezuela. *Bulletin of the Museum of Northern Arizona*, 65, 593–620.
- Rosenzweig, M. L. (1968). The strategy of body size in mammalian carnivores. *The American Midland Naturalist*, 80(2), 299–315.
- Royo y Gómez, J. (1960). El yacimiento de vertebrados pleistocenos de Muaco, Estado Falcón, con industria lítica humana. *Abstracts of the 21<sup>st</sup> International Geological Congress* (pp. 154–157). Copenhagen.
- Rohlf, F. J. (2021a). tpsUtil. Utility program. Version 1.81. Ecology and Evolution, SUNY at Stony Brook. <https://sbmorphometrics.org/>
- Rohlf, F. J. (2021b). tpsDig 2. Version 2.32. Ecology and Evolution, SUNY at Stony Brook. <https://sbmorphometrics.org/>
- Roth, S. (1888). *Beobachtungen über Entstehung und Alter der Pampasformation in Argentinien. Mit Tafel XXII u. XXIII*. Jahrgang.
- Roth, S. (1889). *Fossiles de la Pampa. Catalogue No. 5*. Imprimerie Jean Meyer.
- Roth, S. (1921). Investigaciones geológicas en la llanura argentina. *Revista del Museo de La Plata*, 25, 135–342.
- RStudio Team (2020). *RStudio: Integrated Development Environment for R*. RStudio, PBC, Boston, MA URL <http://www.rstudio.com>
- Ruiz-Ramoni, D. y 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.
- Ruiz-Ramoni, D., Prevosti, F. J., Lucenti, S. B., Montellano-Ballesteros, M. y Carreño, A. L. (2020). The Pliocene canid *Cerdocyon avius* was not the type of fox that we thought. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 40(2), 1–9.
- Ruiz-Ramoni, D., Wang, X. y Rincón, A. D. (2022). Canids (Caninae) from the past of Venezuela. *Ameghiniana*, 59(1), 97–116.
- Rusconi, C. (1929). *Enumeración sistemática de las especies de mamíferos procedentes del piso Ensenadense hallados por el autor*. M. L. Rano.
- Rusconi, C. (1932). Lista de los vertebrados fósiles del plioceno superior de Buenos Aires, piso ensenadense. *La Semana Médica*, 53, 5–19.
- Say, T. (1823). En E. James (Comp.), *Account of an expedition from Pittsburgh to the Rocky Mountains, performed in the years 1819 and '20, by order of the hon. J. C. Calhoun, Sec'y of War: under the command of Major Stephen H. Long. From the notes of Major Long, Mr. T. Say, and other gentlemen of the exploring party* (pp. 168). H. C. Carey y I. Lea.
- Scanferla, A. C., de los Reyes, L. M. y Cenizo, M. M. (2005). Sobre el primer registro fósil del género *Lystrophys* Cope, 1885 (Serpentes–Colubridae–Xenodontinae). *Studia Geologica Salmanticensia*, 41, 93–101.
- Scillato Yané, G. J., Tonni, E. P., Carlini, A. A. y Noriega, J. I. (1998). Nuevos hallazgos de mamíferos del Cuaternario en el Arroyo Toropí, Corrientes, Argentina. Aspectos bioestratigráficos, paleoambientales y paleozoogeográficos. *Actas del 10<sup>o</sup> Congreso Latinoamericano de Geología y 6<sup>o</sup> Congreso Nacional de Geología Económica* (pp. 263–268). Buenos Aires.
- Schiaffini, M., Segura, V. y 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.
- Schnack, E., Fasano, J. e Isla, F. (1982). The evolution of Mar Chiquita lagoon coast, Buenos Aires province, Argentina. En D. J. Colquhoun (Ed.), *Holocene sea level fluctuations, magnitude and causes, IGCP 61* (pp. 143–155). University of South Carolina.
- Schubert, B. W., Chatters, J. C., Arroyo-Cabrales, J., Samuels, J. X., Soibelzon, L. H., Prevosti, F. J., Widga, C., Nava, A. y Rissolo, D. (2019). Yucatán carnivores shed light on the Great American Biotic Interchange. *Biology Letters*, 15, 20190148.
- Schultz, P. H., Zárate, M., Hames, B., Koeberl, C., Bunch, T., Storzer, D., Renne, P. y Wittke, J. (2004). The Quaternary impact record from the Pampas, Argentina. *Earth and Planetary Science Letters*, 219, 221–238.
- Schreber, J. C. D. (1775). *Die Säugethiere in Abbildungen nach der Natur mit Beschreibungen*. 1776–1778. W. Erlangen.
- Sclater, P. L. (1883). Reports on the additions to the Society's menagerie in June, July, August, September, and October. *Proceedings Zoological Society, London*, 1882, 631.
- Sellards, E. H. (1916). Human remains and associated fossils from the Pleistocene of Florida. *Annual Report of the Florida Geological Survey*, 8, 123–160.
- Sillero Zubiri, C., Hoffmann, M. y MacDonald, D. W. (2004). *Canids: Foxes, Wolves, Jackals and Dogs. Status Survey and Conservation Action Plan*. IUCN Species Programme.
- Silva, R. C. da, Berbert-Born, M., Bustamante, D. E. F., Santoro, T. N., Sedor, F. y Avilla, L. dos S. (2019). Diversity and preservation of Pleistocene tetrapods from caves of southwestern Bahia, Brazil. *Journal of South American Earth Sciences*, 90, 233–254.
- Simpson, G. G. (1929). Pleistocene mammalian fauna of the Seminole Field, Pinellas County, Florida. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 56, 561–599.
- Simpson, G. G. y Roe, A. (1939). *Quantitative Zoology: Numerical Concepts and Methods in the Study of Recent and Fossil Animals*. McGraw–Hill.
- Slater, G. J., Thalmann, O., Leonard, J., Schweizer, R. M., Koenig, K.-P., Pollinger, J. P., Rawlence, N. J., Austin, J. J., Cooper, A. y Wayne, R. K. (2009). Evolutionary history of the Falklands wolf. *Current Biology*, 19(20), R937–8.
- Smith, J. B. y Dodson, P. (2003). A proposal for a standard terminology of anatomical notation and orientation in fossil vertebrate dentitions. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 23, 1–12.
- Soibelzon, E., Prevosti, F. J., Bidegain, J. C., Rico, Y., Verzi, D. H. y Tonni, E. P. (2009). Correlation of late Cenozoic sequences of southeastern Buenos Aires province: biostratigraphy and magnetostratigraphy. *Quaternary International*, 210(1–2), 51–56.
- Soibelzon, E., Tonni, E. P. y Bidegain, J. C. (2008). Cronología,

- magnetoestratigrafía y caracterización bioestratigráfica del ensenadense (Pleistoceno Inferior–Medio) en la ciudad de Buenos Aires. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 63(3), 421–429.
- Solórzano, A., Rincón, A. D. y McDonald, H. G. (2015). A New Mammal Assemblage from the Late Pleistocene El Breal de Orocuál, Northeast of Venezuela. *Science Series*, 42, 125–150.
- Spillmann, F. (1941). Ueber einen neuen hydrochoeren Riesennager aus dem Pleistozän von Ekuador. *Transactions of the Paleontological Society of Japan*, 121, 196–201.
- Spillmann, F. (1942). Contribución al conocimiento de fósiles nuevos de la avifauna ecuatoriana en el Pleistoceno de Santa Elena. *Proceeding of the 8° American Scientific Congress*, 4, 375–389.
- Spillmann, F. (1948). Beiträge zur Kenntnis eines neuen grauiden Riesenstieppentieres (*Eremotherium carolinense* gen. et sp. nov.), seines Lebensraumes und seiner Lebensweise. *Paleobiol.*, 1(8), 231–279.
- Steenkamp, G. y Borrel, C. G. (1999). Oral and dental conditions in adult African wild dog skull: a preliminary report. *Journal of Veterinary Dentistry*, 16, 65–68.
- Stock, C., Lance, J. F. y Nigra, J. O. (1946). A newly mounted skeleton of the extinct dire wolf from the Pleistocene of Rancho La Brea. *Bulletin of South California Academy of Sciences*, 45(2), 108–110.
- Strauss, A., Rodrigues, I., Baeta, A., Villagran, X., Alves, M., Pugliese Jr., F., Bissaro Jr., M., de Oliveira, R., Neves de Souza, G., Bueno, L., Moreno de Sousa, J., Morrow, J., Reinhard, K., Hermenegildo, T., Perez, G., Nunes Chim, E., de Oliveira dos Santos, R., de Paiva, M., Kipnis, R. y Neves, W. (2020). The Archaeological Record of Lagoa Santa (East-Central Brazil): From the Late Pleistocene to Historical Times. En A. S. Auler y P. Pessoa (Eds.), *Lagoa Santa Karst: Brazil's Iconic Karst Region* (pp. 227–282). Springer.
- Sykes, W. H. (1831). Catalogue of the Mammalia of Dukun (Deccan); with observations on the habits, etc., and characters of new species. *Proceedings of the Committee of Science and Correspondence of the Zoological Society of London, 1830–1831*, I, 101.
- Szuma, E. (1999). Dental abnormalities in the Polish population of the red fox. *Acta Theriologica*, 44, 393–412.
- Szuma, E. (2000). Variation and correlation patterns in the dentition of the red fox from Poland. *Annales de Zoologia Fennici*, 37, 113–127.
- Szuma, E. (2002). Dental polymorphism in a population of the red fox (*Vulpes vulpes*) from Poland. *Journal of Zoology London*, 256, 243–253.
- Szuma, E. (2003). Microevolutionary trends in the dentition of Red fox (*Vulpes vulpes*). *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 41, 47–56.
- Szuma, E. (2004). Evolutionary implications of morphological variation in the lower carnassial of red fox *Vulpes vulpes*. *Acta Theriologica*, 49(4), 433–447.
- Szuma, E. (2007). Geography of sexual dimorphism in the tooth size of the red fox *Vulpes vulpes* (Mammalia, Carnivora). *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 46(1), 73–81.
- Szuma, E. (2008a). Evolutionary and climatic factors affecting tooth size in the red fox *Vulpes vulpes* in the Holarctic. *Acta Theriologica*, 53(4), 289–332.
- Szuma, E. (2008b). Geographic variation of tooth and skull sizes in the arctic fox *Vulpes (Alopex) lagopus*. *Annales Zoologici Fennici*, 45, 185–199.
- Szuma, E. (2011). Ecological and evolutionary determinants of dental polymorphism in the arctic fox *Vulpes (Alopex) lagopus*. *Annales Zoologici Fennici*, 48, 191–213.
- Takai, F. (1982). Fossil mammals from the Tarija basin, Bolivia. *Research Institute of Evolutionary Biology*, 3, 1–72.
- Takai, F., Arózueta, B., Mizumo, T., Yoshida, A. y Kondo, H. (1984). On fossil mammals from the Tarija department, southern Bolivia. *Research Institute of Evolutionary Biology*, 4, 1–63.
- Tedford, R., Taylor, B. E. y Wang, X. (1995). Phylogeny of the Caninae (Carnivora: Canidae): the living taxa. *American Museum Novitates*, 3146, 1–37.
- Tedford, R., Taylor, B. E. y Wang, X. (2009). The fossil Caninae of North America. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 325, 1–218.
- Temminck, M. C. J. (1820). Sur le genre Hyène, et description d'une espèce nouvelle, découverte en Afrique. *Ann. Gen. Sci. Phys.*, 3, 54–57.
- Temminck, M. C. J. (1839). *Verhandelingen over de natuurlijke geschiedenis der Nederlandsche Overzeesche bezittingen door de Leden der Natuurkundige Commissie in Indie en andere schrijvers. 1 Vols.* S. & J. Luchtmans y C.C. van der Hoek.
- Thurber, J. M. y Peterson, R. O. (1991). Changes in body size associated with range expansion in the coyote (*Canis latrans*). *Journal of Mammalogy*, 72(4), 750–755.
- Toledo, M. J. (2005). Secuencias pleistocenas “lujanenses” den su sección tipo: Primeras dataciones C14 e implicancias estratigráficas, arqueológicas e históricas, Luján–Jáuregui, provincia de Buenos Aires. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 60(2), 417–424.
- Toledo, M. J. (2011). El legado lujanense de Ameghino: Revisión estratigráfica de los depósitos pleistocenos–holocenos del valle del río Luján en su sección tipo. registro paleoclimático en la Pampa de los estadios OIS 4 al OIS 1. *Revista de La Asociación Geológica Argentina*, 68(1), 121–167.
- Tonni, E. P., Carlini, A. A., Zurita, A. E., Frechen, M., Gasparini, G. M., Budziad, D. y Kruck, W. (2005). Cronología y bioestratigrafía de las faunas del Pleistoceno aflorantes en el Arroyo Toropí, provincia de Corrientes, Argentina. *2° Congreso Latino-Americano Paleontología de Vertebrados* (pp. 21). Rio de Janeiro.
- Tonni, E. P., Cione, A. L. y Figini, A. J. (2001). Chronology of Holocene pedogenetic events in the Pampean Area of Argentina. *Current Research in the Pleistocene*, 18, 124–127.
- Tonni, E. P., Huarte, R. A., Carbonari, J. E. y Figini, A. (2003). New radiocarbon chronology for the Guerrero Member of the Luján Formation (Buenos Aires, Argentina): paleoclimatic significance. *Quaternary International*, 109–110, 45–48.
- Tonni, E. P., Nabel, P. E., Cione, A. L., Etchichurry, M. C., Tofalo, R., Scillato–Yané, J. G., San Cristóbal, J., Carlini, A. A. y Vargas, A. (1999). The Ensenada and Buenos Aires Formations (Pleistocene) in a Quarry near La Plata Argentina. *Journal of South American Earth Science*, 12, 273–291.
- Tonni, E. P., Verzi, D. H., Bargo, M. S., Scillato Yané, J. G. y Pardiñas, U. F. J. (1996). Bioestratigrafía del Cenozoico superior continental en las barrancas costeras de Necochea y Miramar, provincia de Buenos Aires, República Argentina. *Actas de las 4° Jornadas Geológicas y Geofísicas Bonaerenses* (pp. 63–71). Junín.
- Torres, A., Goloboff, P. A. y Catalano, S. A. (2022). Parsimony analysis of phylogenomic datasets (I): scripts and guidelines for using TNT (Tree Analysis using New Technology). *Cladistics*, 38, 103–125.
- Troxell, E. L. (1915). The vertebrate fossils of Rock Creek, Texas. *American Journal of Science*, 39, 632–634.
- Ubilla, M. y Martínez, S. (2016). *Geology and Paleontology of the Quaternary of Uruguay*. Springer Briefs in Earth System Sciences.
- Van Valen, L. (1964). Nature of the supernumerary molars of



- Otocyon*. *Journal of Mammalogy*, 45(2), 284–286.
- Van Valkenburgh, B. (1991). Iterative evolution of hypercarnivory in canids (Mammalia: Carnivore): evolutionary interactions among sympatric predators. *Paleobiology*, 17(4), 340–362.
- Van Valkenburgh, B. y Hertel, F. (1993). Tough times at La Brea: tooth breakage in large carnivores of the late Pleistocene. *Science*, 261, 456–459.
- Van Valkenburgh, B. y Sacco, T. (2002). Sexual dimorphism, social behavior, and intrasexual competition in large Pleistocene carnivores. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 22(1), 164–169.
- Van Valkenburgh, B. y Wayne, R. K. (1994). Shape divergence associated with size convergence in sympatric East African jackals. *Ecology*, 75(6), 1567–1581.
- Vasconcelos, A. G., Kraemer, B. M. y Meyer, K. E. B. (2018). Tafonomía em cavernas brasileiras: histórico e método de coleta de fósseis preservados em solo carbonatado. *Terrae Didactica*, 14(1), 49–68.
- Vezzosi, R. (2015). *Diversidad de los mamíferos del Pleistoceno de la Provincia de Santa Fe, Argentina: aspectos taxonómicos, bioestratigráficos y paleobiogeográficos relacionados*. [Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, La Plata, Argentina].
- Vicensotto Bernardo, D., Neves, W. y Kipnis, R. (2017). The Origins Project and the First Americans' Controversy. En P. Da-Gloria, W. A. Neves & M. Hubbe (Eds.), *Archaeological and Paleontological Research in Lagoa Santa* (pp. 137–214). Springer.
- Voglino, D. y Pardiñas, U. F. J. (2005). Roedores sigmodontinos (Mammalia: Rodentia: Cricetidae) y otros micromamíferos peistocénicos del norte de la provincia de Buenos Aires (Argentina): reconstrucción paleoambiental para el Ensenadense cuspidal. *Ameghiniana*, 40(1), 143–158.
- Vucetich, M. G., Verzi, D. H. y Tonni, E. P. (1997). Paleoclimatic implications of the presence of *Clyomys* (Rodentia, Echimyidae) in the Pleistocene of Central Argentina. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 128, 207–214.
- Wang, X. (1993). Transformation from plantigrady todigitigrady: functional morphology of locomotion in *Hesperocyon* (Canidae: Carnivora). *American Museum Novitates*, 3069, 1–23.
- Wang, X. (1994). Phylogenetics Systematics of the Hesperocyonidae (Carnivora: Canidae). *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 221, 1–207.
- Wang, X. y Tedford, R. H. (1994). Basicranial anatomy and Phylogeny of primitive canids and closely related miacids (Carnivora: Mammalia). *American Museum Novitates*, 3092, 1–34.
- Wang, X., Tedford, R. H. y Taylor, B. (1999). Phylogenetic systematics of the Borophaginae (Carnivora: Canidae). *American Museum Novitates, Bulletin of the American Museum of Natural History*, 243, 1–391.
- Werdelin, L. (1991). Pleistocene vertebrates from Tarija, Bolivia in the collections of the Swedish Museum of Natural History. En R. Suarez-Soruco (Ed.), *Fósiles y Fascies de Bolivia, 1– Vertebrados*. *Revista Técnica de YPF*, 12(3–4), 273–284.
- Werhahn, G., Liu, Y., Meng, Y., Cheng, C., Lu, Z., Atzeni, L., Deng, Z., Kun, S., Shao, X., Lu, Q., Joshi, J., Man Sherchan, A., Karmacharya, D., Kumari Chaudhary, H., Kusi, N., Weckworth, B., Kachel, S., Rosen, T., Kubanychbekov, Z. y Senn, H. (2020). Himalayan wolf distribution and admixture based on multiple genetic markers. *Journal of Biogeography*, 47(6), 1272–1285.
- Wied-Neuwied, M. P. von (1826). *Beiträge zur Naturgeschichte von Brasilien. Vol. 2 (Säugethiere)*. Weimar.
- Wilson, D. E. y Mittermeier, R. A. (2009). *Handbook of the mammals of the world, vol 1: Carnivores*. Lynx Editions.
- Winge, H. (1895). Jordfunde og nulevende Rovdyr (Carnivora) fra Lagoa Santa, Minas Geraes, Brasilien. *E Museo Lundii*, 2(4), 1–103.
- Woodburne, M. O. (2010). The Great American Biotic Interchange: Dispersals, Tectonics, Climate, Sea Level and Holding Pens. *Journal of Mammalian Evolution*, 17, 245–264.
- Woodburne, M. O., Cione, A. L. y Tonni, E. P. (2006). Central American provincialism and the Great American Biotic Interchange. En Ó. Carranza-Castañeda y E. H. Lindsay (Eds.), *Advances in late Tertiary vertebrate paleontology in Mexico and the Great American Biotic Interchange: Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología and Centro de Geociencias, Publicación Especial*, 4, 73–101.
- Yom Tov, Y., Yom Tov, S. y Baagoe, H. (2003). Increase of skull size in the red fox (*Vulpes vulpes*) and Eurasian badger (*Meles meles*) in Denmark during the twentieth century: the effect of improved diet? *Evolutionary Ecology Research*, 5, 1037–1048.
- Young, S. P. y Goldman, E. A. (1944). *The wolves of North America. Part II*. Dover Publications Inc.
- Zapata, S. C., Funes, M. C. y Novaro, A. J. (1997). Estimación de la edad en el zorro colorado patagónico (*Pseudalopex culpaeus*). *Mastozoología Neotropical*, 4(2), 145–153.
- Zrzavý, J. y Řičánková, V. (2004). Phylogeny of recent Canidae (Mammalia, Carnivora): relative reliability and the utility of morphological and molecular datasets. *Zoologica Scripta*, 33, 311–333.
- Zrzavý, J., Duda, P., Robovský, J., Okřinová, I. y Řičánková, V. (2018). Phylogeny of the Caninae (Carnivora): Combining morphology, behaviour, genes and fossils. *Zoologica Scripta*, 47(4), 373–389.
- Zunino, G., Vaccaro, O., Canevari, M. y Gardner, A. (1995). Taxonomy of the genus *Lycalopex* (Carnivora: Canidae) in Argentina. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 108, 729–747.
- Zurita, A., Miño Boilini, Á., Francia, A., Erra, G. y Alcaraz, M. (2014). Paleontología y cronología del Cuaternario de las provincias de Corrientes y Formosa, Argentina. *Acta Geológica Lilloana*, 26(1), 75–86.

Editorial Note: Both this work and the nomenclatural acts it contains have been registered in the ZooBank. The work is permanently archived in the Internet Archive.

LSID urn:lsid:zoobank.org:pub:BB5B93B2-6971-47B5-BF2B-7FDA95D7DBD6

doi: 10.5710/PEAPA.28.10.2022.417

Recibido: 4 de marzo 2022

Aceptado: 28 de octubre 2022

Publicado: 15 de mayo 2023

