

Los carnívoros (Carnivora, Mammalia) terrestres del Cuaternario de América del Sur

Leopoldo SOIBELZON y Francisco J. PREVOSTI

SHNB



SOCIETAT D'HISTÒRIA
NATURAL DE LES BALEARS

Soibelzon, L. y Prevosti, F.J. Los carnívoros (Carnivora, Mammalia) terrestres del Cuaternario de América del Sur. *In*: Pons, G.X. i Vicens, D. (Edit.). Geomorfologia Litoral i Quaternari. Homenatge a Joan Cuerda Barceló. Mon. Soc. Hist. Nat. Balears, 14: 49-68. ISBN 84-96376-13-3. Palma de Mallorca.

El registro fósil de los carnívoros placentarios continentales de América del Sur abarca el Mioceno tardío-reciente y se inicia con el ingreso de las familias Felidae, Canidae, Ursidae, Mustelidae y Procyonidae desde América del Norte. Este evento, conocido como "Gran Intercambio Biótico Americano", se encuentra estrechamente asociado al levantamiento del istmo de Panamá. En este capítulo se recopilan los últimos avances en la Sistemática, Filogenia, Bioestratigrafía, Biogeografía y Paleoecología de los carnívoros continentales de América del Sur. Los primeros registros corresponden a los prociyonidos del "grupo" *Cyonasua* del Mioceno tardío (Huayqueriense). A finales del Plioceno (Vorohuense) ingresan los cánidos (Caninae) y los mustélidos (Mustelinae), pero es recién a comienzos del Ensenadense (Plioceno tardío-Pleistoceno medio) cuando se diversifica el grupo con la aparición en escena de los Ursidae, Felidae, Mephitinae, Lutrinae y los grandes cánidos. La diversidad de Carnívoros fósiles y vivientes en América del Sur puede verse como el resultado de la inmigración independiente de varios linajes dentro de cada subfamilia (o géneros), así como la radiación adaptativa de estos inmigrantes que originaron varias especies y géneros endémicos.

Palabras clave: *Carnivora, América del Sur, Cuaternario, Sistemática, Paleoecología, Bioestratigrafía.*

THE QUATERNARIAN TERRESTRIAL CARNIVOROUS (MAMMALIA, CARNIVORA) OF SOUTH AMERICA. The terrestrial placentary carnivorous (Mammalia, Carnivora) of South America are recorded in the late Miocene (Huayquerian)-recent, with representatives of the families Felidae, Canidae, Ursidae, Mustelidae and Procyonidae. These records are closely associated to the rising of the Isthmus of Panama, well known as biogeographic "Great American Biotic Exchange" event. In this chapter we update the last advances in the systematic, phylogeny, biostratigraphy, Biogeography and Paleoecology of the continental carnivores of America of the South. The first occurrence corresponds to the procyonids of the *Cyonasua* "group", dated as late Miocene (Huayquerian). At the end of the Pliocene (Vorohueian) canids (Caninae) and mustelids (Mustelinae) appear, but it is at the beginning of the Ensenadan (late Pliocene - middle Pleistocene) when the group diversified, represented by the first record of Ursidae, Felidae, Mephitinae, Lutrinae and large canids. The diversity of fossil and recent carnivores could be a consequence of several independent immigrations (also within subfamilies and genera), and the adaptative radiation of these immigrants in South America.

Keywords: *Carnivora, South America, Quaternary, Systematics, Paleoecology, Biostratigraphy.*

ELS CARNÍVORS (CARNIVORA, MAMMALIA) TERRESTRES DEL QUATERNARI D'AMÈRICA DEL SUD. El registre fòssil dels carnívors placentaris continentals d'Amèrica del Sud abarca el Miocè tardà-recent i s'inicia amb l'ingrés de les famílies Felidae, Canidae, Ursidae, Mustelidae i Procyonidae des d'Amèrica del Nord. Aquest event, conegut com "Gran Intercanvi Biòtic Americà", se troba estretament associat a l'aixecament de l'istme de Panamà. A haches article se recopilen els últims avanços en la Sistemàtica, Filogènia, Bioestratigrafia, Biogeografia i Paleoecologia dels carnívors continentals d'Amèrica del Sud. Els primers registres corresponen als prociònids del "grup" *Cyonasua* del Miocè tarda (Huayquerià). A finals del Pliocè (Vorohuà) ingressen els cànids (Caninae) i els mustèlids (Mustelinae), però és just als inicis de l'Ensenada (Pliocè tardà-Pleistocè mitjà) quan se diversifica el grup amb l'aparició a escena dels Ursidae, Felidae, Mephitinae, Lutrinae i els grans cànids. La diversitat de Carnívors fòssils i vivents a Amèrica del Sud es pot veure com el resultat de la immigració independent de distints llinatges dins de cada subfamília (o gèneres), així com la radiació adaptativa d'aquests immigrants que originaren distintes espècies i gèneres endèmics.

Paraules clau: *Carnívora, Amèrica del Sud, Quaternari, Sistemàtica, Paleoecologia, Bioestratigrafia.*

Leopoldo SOIBELZON, Departamento Científico Paleontología de Vertebrados. Museo de La Plata. Paseo del Bosque, (1900) La Plata, Buenos Aires, Argentina. CONICET. E-mail: isoibelzon@museo.fcnym.unlp.edu.ar ; Francisco J. PREVOSTI, Departamento Científico Paleontología de Vertebrados. Museo de La Plata. Paseo del Bosque, (1900) La Plata, Buenos Aires, Argentina. CONICET protocyon@hotmail.com

Introducción

La historia de los carnívoros placentarios (Mammalia, Carnívora) continentales en América del Sur es relativamente reciente (Mioceno tardío) y está estrechamente vinculada al Gran Intercambio Biótico Americano (GABI, *vide infra*). El registro fósil de los carnívoros placentarios marinos comienza algo antes durante el Mioceno medio. Los dos grandes clados del Orden se encuentran representados en este subcontinente, el Suborden Feliformia con la familia Felidae y Caniformia con las familias Canidae, Ursidae, Mustelidae y Procyonidae.

Los principales yacimientos de vertebrados pleistocenos se concentran en la región Pampeana (Argentina; Fig. 1), donde se conoce una secuencia prácticamente continua desde el Plioceno tardío al Holoceno (ver Cione y Tonni, 1999). Otra localidad es Tarija (Bolivia; Fig. 1) donde fue hallada

una rica fauna de mamíferos (Hoffstetter, 1963) "Ensenadenses". La edad de este yacimiento va desde 1 Ma. AP a menos de 0.5 Ma. AP (MacFadden, 2000) y posiblemente alcanza al Pleistoceno tardío (Prevosti *et al.*, 2005). Otros clásicos yacimientos con carnívoros Lujanenses incluyen a las cavernas calcáreas de Lagoa Santa (Brasil, Cartelle, 1999; Fig. 1), Talara (Perú, Lemon y Churcher, 1961), La Carolina (Ecuador, Hoffstetter, 1952), Muaco (Venezuela, Oschenius, 1980), Cueva del Milodón (Chile, Roth, 1904; para otras localidades ver Marshall *et al.* (1984) y Cione *et al.* (2003). (Fig. 1).

En este capítulo se brinda un "update" sintético del estado del conocimiento de los carnívoros fósiles sudamericanos, con un énfasis en el registro pleistoceno del grupo. Debido a cuestiones de formato y espacio varios aspectos sistemáticos / filogenéticos, así como la mención detallada de la distribución de los taxones, fueron dejados de lado.

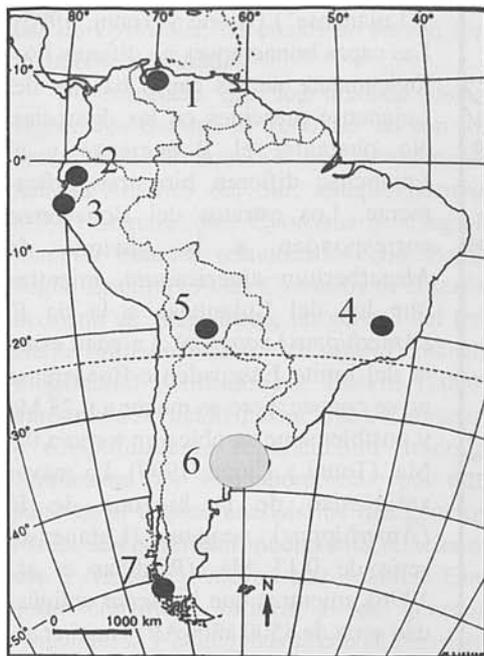


Fig. 1. Mapa de América del Sur con la ubicación de las principales localidades fosilíferas del Plioceno-Cuaternario. 1. Muaco (Venezuela); 2. La Carolina (Ecuador); 3. Talara (Perú); 4. Lagoa Santa (Brasil); 5. Tarija (Bolivia); 6. Región Pampeana (Argentina); 7. Cueva del Milodón (Chile).

Fig. 1. Map of South America with the main Pliocene/Quaternary paleontological sites. 1. Muaco (Venezuela); 2. La Carolina (Ecuador); 3. Talara (Perú); 4. Lagoa Santa (Brasil); 5. Tarija (Bolivia); 6. Región Pampeana (Argentina); 7. Cueva del Milodón (Chile).

La escala cronoestratigráfica, geocronológica y bioestratigráfica del Cuaternario en América del Sur

La actual escala cronoestratigráfica para el Cenozoico superior continental de América del Sur está basada en un conjunto de biozonas definidas para el sector bonaerense de la región pampeana (Fig. 2). La escala comprende las siguientes unidades (ver Cione y Tonni, 2005): Marplatense, subdividido en Barrancalobense (Biozona de *Platygonus scagliai*), Vorohuense (Bio-

zona de *Akodon (A.) lorenzini*), Sanandresense (Biozona de *Ctenomys chapadmalensis*), Ensenadense (Biozona de *Mesotherium cristatum*; Soibelzon et al., 2005), Bonaerense (Biozona de *Megatherium americanum*), Lujanense (Biozona de *E. (Amerhippus) neogeus*) y Platense (Biozona de *Lagostomus maximus*).

En esta escala, el Marplatense representa al Plioceno Superior, la base del Ensenadense probablemente incluya al Plioceno más superior, mientras que el resto del Ensenadense, Bonaerense y Lujanense representan al Pleistoceno; el Platense comienza en el Holoceno inferior (en torno a 8,5 ka).

Tonni et al. (1999) señalan que el límite entre las biozonas de *Mesotherium cristatum* (Ensenadense) y de *Megatherium americanum* (Bonaerense) coincide con el de las Formaciones Ensenada y Buenos Aires, al menos en el norte de la provincia de Buenos Aires. Por otra parte, la fauna de la Biozona de *Mesotherium cristatum* probablemente se extiende hasta la base del Cron Bruhnes, donde a las especies características se le suma un conjunto de taxones indicadores de condiciones ambientales más áridas y frías (por ej.: *Eligmodontia*, *Microcavia*, *Zaedyus*). En consecuencia, a base de la información magnetoestratigráfica, la parte más superior del Ensenadense tendría una antigüedad menor a 0,78 Ma. Recientemente Verzi et al. (2004) propusieron la Biozona de *Ctenomys kraglievichi*, temporalmente muy acotada y hallada en la base de la Biozona de *Megatherium americanum*.

Los trabajos realizados en la región pampeana en los últimos años permiten confirmar la existencia de una clara división bioestratigráfica que sustenta la idea original de Ameghino (1889) sobre la existencia de una división en la parte superior de su "Formación Pampeana" ("Pisos Bonaerense

Ma	Cronos	Épocas	Biozonas América del Sur	Pisos América del Sur
		Holoceno	<i>Lagostomus maximus</i> <i>E. (Amerhippus) neogeus</i> <i>Megatherium americanum</i>	Platense Lujanense Bonaerense
1	C1	Pleistoceno	<i>Mesotherium cristatum</i>	Ensenadense
2	C2		<i>Ctenomys chapadmalensis</i>	Sanandresense
			<i>A. (Akodon) lorenzini</i>	Vorohuense
3	C2A		<i>Platygonus scagliai</i> <i>Paraglyptodon chapadmalensis</i> <i>Neocavia depressidens</i>	MARPLATENSE Barrancolobense Superior Inferior
4		Plioceno	<i>Trigodon gaudryi</i>	Montehermosense
5	C3			
6	C3A			
7	C3B			
8	C4	Mioceno	<i>Macrochorobates scalabrinii</i>	Huayqueriense
9	C4A		<i>Chasicotatus ameghinoi</i> <i>Chasicotherium rothi</i>	Chasiense
10				

y Lujanense") (Cione y Tonni, 1995). Las capas bonaerenses no difieren litológicamente de las capas basales del Lujanense presentes en las divisorias. No obstante, el Bonaerense y el Lujanense difieren bioestratigráficamente. Los estratos del Bonaerense corresponden a la biozona de *Megatherium americanum*, mientras que los del Lujanense a la de *E. (Amerhippus) neogeus*. La edad exacta del límite Ensenadense-Bonaerense no se conoce, pero es menor a 0,78 Ma y posiblemente se ubica en torno a 0,5 Ma. (Tonni y Cione, 1999). La mayor antigüedad de la biozona de *E. (Amerhippus) neogeus* (Lujanense) sería de 0,13 Ma. (Pardiñas *et al.*, 1996), mientras que la menor antigüedad sería de 8500 años AP (Tonni *et al.*, 1999).

PROCYONIDAE

a) Sistemática:

Los procioides se encuentran representados en América del Sur por dos géneros extinguidos (*Cyonasua* y *Chapalmalania*) y cinco géneros vivientes (*Bassaricyon*, *Nasuella*, *Potos*, *Procyon* y *Nasua*). *Cyonasua* agrupa siete especies: *C. brevirostris*, *C. argentina*, *C. pascuali*, *C. groeberi*, *C. lutaria*, *C. clausa* y *C. meranii*, mientras que *Chapalmalania* agrupa dos especies: *Ch. ortognatha* y *Ch. altaefrontis*. Berman (1989; 1994) considera que existen otras 2 especies válidas

Fig. 2. Escala cronoestratigráfica, geocronológica y bioestratigráfica del Mioceno tardío-Reciente en América del Sur.

Fig. 2. Chronostratigraphic, geochronologic and biostratigraphic chart of the late Miocene-Recent in South America.

das de *Cyonasua*, las cuales no fueron formalmente nominadas.

Se considera que los taxones fósiles registrados durante el Terciario no son los precursores de aquellos que actualmente habitan América del Sur; aunque Berman (1994) sugiere que *Cyonasua* y *Chapalmalania* estarían relacionados con *Potos*. Según Baskin (1998a) *Cyonasua* es el taxón hermano de *Arctonasua*, un género del terciario norteamericano. Un nuevo análisis filogenético realizado por Baskin (2004) muestra que el clado que incluye a *Cyonasua* y *Chapalmalania* se encuentra unido a *Arctonasua* por 9 sinapomorfias; por otra parte en el mismo análisis los dos géneros fósiles se encuentran mucho más relacionados a *Nasua* y *Procyon* que a *Potos*. Este autor considera válidos a los géneros *Amphinasua* y *Brachynasua* con *A. brevirrostris*, *A. pascuali*, *A. clasua*, *A. groeberi* por un lado, y *B. meranii* por el otro.

b) Distribución geográfica y estratigráfica:

Los taxones fósiles (*Cyonasua* y *Chapalmalania*) se registran sólo en la Argentina, fundamentalmente durante el Terciario superior (Mioceno superior y Plioceno) (Bond, 1986), aunque escasos existen registros de *Cyonasua* (*Cyonasua meranii*) durante el Cuaternario limitados al Ensenadense de la región Pampeana (Berman, 1994). Sin embargo, recientemente han sido mencionados restos postcraneanos de prociónidos en la Formación Pisco de Perú (Mioceno Superior-Plioceno Inferior; McDonald y de Muizon, 2002) y corresponden al primer registro terciario de la familia en América del Sur fuera de la Argentina.

De los cinco géneros que actualmente habitan en América del Sur sólo *Procyon* y *Nasua* aparecen en el registro fósil. Estos

dos taxones se han registrados en las cuevas de Lagoa Santa y Bahía (Brasil; Cartelle, 1999), aunque su procedencia estratigráfica es incierta. Paula Couto (1970) les asigna una antigüedad Pleistoceno tardío-Holoceno. *Procyon* también está presente en el Pleistoceno de Uruguay y *Nasua* posiblemente en el "Ensenadense" de Tarija (Berta y Marshall, 1978). Los fósiles de estos dos géneros parecen corresponder a las especies sudamericanas vivientes *P. cancrivorus* (Cuvier) y *N. nasua* (Linnaeus) (Berta y Marshall, 1978).

c) Consideraciones paleoecológicas:

Cyonasua y *Chapalmalania* representan distintos tipos ecológicos diferenciados fundamentalmente por los rasgos craneo-dentarios y notables diferencias de tamaño corporal. Su registro en los mismos depósitos pliocénos sugieren una correspondencia a modelos ecológicos diferentes. *Cyonasua* y *Chapalmalania* presentan una dentición con poco desarrollo de crestas cortantes, adaptada a dietas omnívoras. Las especies de *Cyonasua* son de pequeño a mediano tamaños, desde un tamaño aproximado al de *Potos flavus* (Schreber) (3 kg) en *C. pascuali* al de un zorro colorado grande (*Dusicyon culpaeus* (Molina)) (13 kg) en las especies mayores (e.g. *C. brevirrostris*). Por su gran tamaño, dentición bunoida y presentar un rostro corto, varios autores lo han comparado con los osos sudamericanos y le asignaron un nicho ecológico similar (Kraglievich y de Olazabal, 1959; Bond, 1986; Berman, 1994). Berman (1994) sugirió que *Chapalmalania* era carroñero, sin embargo el estudio de la paleoecología de estos géneros, más allá de la interpretación de algunas variables cualitativas, es un tema pendiente. *N. nasua* y *P. cancrivorus* habitan una gran

variedad de ambientes arbolados y poseen una dieta omnívora compuesta por frutas, insectos, peces, crustáceos y pequeños vertebrados (Eisenberg y Redford, 1999).

CANIDAE

a) Sistemática:

Los canidos fósiles y vivientes de América del Sur pertenecen a la Subfamilia Caninae, y con la excepción de la especie viviente *Urocyon cinereoargenteus* a la tribu Canini (Tedford *et al.*, 1995). Los géneros actuales que habitan América del Sur (*Dusicyon*, *Atelocynus*, *Speothos*, *Cerdocyon* y *Chrysocyon*) y la especie paleártica *Nyctereutes procyonoides* constituyen un grupo monofilético (Tedford *et al.*, 1995). Para otros autores (Wayne *et al.*, 1997) las especies sudamericanas se encuentra divididas en dos clados independientes ([*Speothos* + *Chrysocyon*] y [*Cerdocyon* + *Atelocynus* + *Dusicyon*]) dentro de la tribu Canini, siendo *N. procyonoides* una especie basal de la subfamilia. Los géneros extintos *Protocyon* y *Theriodictis* serían un clado filogenéticamente relacionados a *Dusicyon* (Berta, 1987; 1988). Según la misma autora *Canis gezi* estaría emparentado con la especie norteamericana *C. armbrusteri*, mientras que *C. nehringi* y *C. dirus* constituirían un grupo monofilético. Sin embargo, basándose en algunos caracteres craneodontarios, Prevosti (2001) sugirió que *C. gezi* debería ser asignada a *Theriodictis*.

b) Distribución geográfica y estratigráfica:

Los primeros registros provienen del Vorohuense de la región Pampeana y corresponden a una especie de zorro (*Dusicyon*

cultridens) intermedia entre las especies actuales *D. griseus* y *D. gymnocercus*. Durante el Ensenadense se registran por primera vez restos de la especie actual *D. gymnocercus* en la región Pampeana (Argentina) y Tarija (Bolivia). En Minas Gerais (Brasil), Salto (Uruguay) y Entre Ríos (Argentina) se registran tardíamente (durante el Lujanense; Winge, 1895; Kraglievich, 1930; Ubilla y Perea, 1999; Noriega *et al.*, 2003). El registro de *D. culpaeus* es más incompleto y sólo fue hallado en el Pleistoceno tardío ("Lujanense") de La Carolina (Ecuador) y en el Holoceno del Sur de Chile (Hoffstetter, 1952; Berta, 1987; Trejo y Jackson, 1998). Es dudosa la asignación de otros fósiles fragmentarios a esta especie (e.g. Berman, 1994; Politis *et al.*, 1983). *Dusicyon sechurae* se encuentra restringido durante el Lujanense al noroeste de Perú y al sudoeste de Ecuador, coincidiendo con su distribución actual (Berta, 1987). *Dusicyon avus* es un gran zorro del tamaño de *D. culpaeus* (Figs. 3A, 3B) cuyo registro más antiguo es del Ensenadense de la región Pampeana (Prevosti, obs. pers.), pero en el Lujanense y Holoceno se lo encuentra más ampliamente distribuido alcanzando el sur de la Patagonia (Berman y Tonni, 1987; Berman, 1994; Trejo y Jackson, 1998) y el sur de Brasil (Hadler *et al.*, 2004). Con la excepción de *D. australis*, que es exterminada en tiempos históricos, esta especie es la única que se extingue durante el Holoceno. La obtención de dataciones radiocarbónicas directamente sobre ejemplares de *D. avus* ("fechados-taxón"), permitirá precisar el momento de su extinción. Cabe destacar que hace falta una revisión sistemática de las especies fósiles de *Dusicyon* que contemple la variación observada sobre las especies actuales. *Dusicyon vetulus* y *Cerdocyon thous* fueron registradas en yacimientos del Lujanense de Brasil (Minas Gerais, Bahia;

Berta, 1987; Cartelle, 1999). El aguará guazú (*Chrysoscyon brachyurus*) posee un registro fósil extremadamente pobre: un resto en el "Ensenadense" de Tarija (Bolivia) y otros para el Lujanense de Minas Gerais (Brasil) y el Holoceno de la región Pampeana (Argentina) (Hoffstetter, 1963; Berta, 1988; Prevosti *et al.*, 2004a). Notablemente, algunos ejemplares fósiles del Plioceno (Hemphiliano-Blancaniano) de México y los Estados Unidos de América han sido asignados a *Cerdocyon* (Torres y Ferrusquia, 1981). Lo mismo ocurre con algunos restos asignados a *Chrysoscyon* (Tedford, com. pers en Berta, 1987), lo que aporta relevante información biogeográfica e indicarían que estos géneros se originaron en América del Norte. *Speothos* se encuentra representado por dos especies en el Lujanense de Brasil: la especie actual registrada en Minas Gerais (Berta, 1984) y la especie extinta *S. pacivorus* hallada en Minas Gerais y Bahía (Berta, 1984; Cartelle, 1999). *Theriodictis* incluye dos especies: *T. platensis* y *T. tarijensis*, restringidas al Ensenadense de Argentina y Bolivia, respectivamente (Prevosti *et al.*, 2004b). Un molar superior (M1) hallado en el sur de Brasil posiblemente pertenezca a este género (Hadler *et al.*, 2004). *Protocyon* incluye tres especies, *P. scagliarum* en el Ensenadense de Argentina, *P. orcesi* en el Pleistoceno tardío de Ecuador y *P. troglodytes* en el Ensenadense-Lujanense de Bolivia, Perú, Brasil y posiblemente Argentina (Berta, 1988; Cartelle y Langguth, 1999; Prevosti *et al.*, 2005). Adicionalmente, algunos restos encontrados en la provincia de Buenos Aires (Argentina), podrían corresponder a una nueva especie (ver Berman, 1994). El género holártico *Canis* está representado en el Pleistoceno de América del Sur por tres especies: *C. dirus*, *C. nehringi* y *C. gezi*. Las primeras dos constituyen un

grupo monofilético y se las encuentra en el Pleistoceno superior (Lujanense) del noroeste de América del Sur (Bolivia, Perú, Venezuela) y la Región Pampeana (Argentina), respectivamente (Berta, 1988; Berman, 1994; Dundas, 1999). *C. gezi* sólo es conocido por dos restos encontrados en sedimentos del Ensenadense de la región Pampeana (Kraglievich, 1928; Berta, 1988; Berman, 1994). De corroborarse la hipótesis de Prevosti (2001), el ingreso de *Canis* a América del Sur sería un evento del Pleistoceno tardío. Con la excepción de *C. brachyurus*, los grandes cánidos sudamericanos se extinguen al final del Lujanense, dejando vacante el nicho de los grandes cánidos hipercarnívoros.

c) Consideraciones paleoecológicas:

Los representantes fósiles de las especies vivientes no difieren morfológicamente de estas, por lo que es posible inferir que poseían hábitos similares. La mayoría de los zorros (*Dusicyon*), el aguará guazú y *Cerdocyon thous* presentan dietas omnívoras constituidas por frutas, roedores, insectos y carroña (Medel y Jacksic, 1988; Ginsberg y Macdonald, 1990). *D. culpaeus* depreda proporcionalmente más sobre vertebrados medianos (principalmente roedores y lagomorfos) que otros zorros (e.g. *D. griseus*). La especie extinta *S. pacivorus* es muy semejante a la viviente *S. venaticus*. Esta última posee un masa de entre 5 y 7 kg, se alimenta de grandes roedores (e.g. *Dasyprocta* sp., *Agouti paca*) y habita zonas arboladas (Ginsberg y Macdonald, 1990; Eisenberg y Redford, 1999). *D. avus* presenta una talla similar a *D. culpaeus* (alrededor de 11 kg) y caracteres craneodontarios que sugieren que poseía una dieta con mayor proporción de presas vertebradas y

posiblemente de mayor tamaño que aquellas consumidas por *D. culpaeus* (Berman y Tonni, 1987). La anatomía craneodentaria y el tamaño corporal de *Protocyon* y *Theriodictis* indicarían una dieta constituida por mamíferos de tamaño mediano a grande, aunque probablemente no depredaban sobre megamamíferos (aquellos con una masa mayor a una tonelada; Berta, 1988; Van Valkenburgh, 1991; Cartelle y Langguth, 1999; Prevosti y Palmqvist, 2001; Prevosti *et al.*, 2005). La proporción de los miembros locomotores muestra que eran formas cursoriales. Es probable que habitaran ambientes abiertos y que abatieran a sus presas formando jaurías (Cartelle y Langguth, 1999; Prevosti y Palmqvist, 2001). La masa de *Theriodictis* fue estimada en 37 kg, mientras que *Protocyon* se encuentra cerca de los 20 kg (Van Valkenburgh, 1991; Prevosti y Palmqvist, 2001). *C. dirus* y *C. nehringi* son morfológicamente semejantes, aunque la primera presenta un tamaño mayor (50 kg contra 30 kg; Van Vankelburgh, 1991). *C. dirus* presenta una morfología similar a *C. lupus* (Biknevicius y Van Valkenburgh, 1996), por lo que se infiere que al igual que la especie viviente depredaba formando jaurías sobre grandes mamíferos. Su mayor tamaño con respecto a *Canis lupus* le habría posibilitado romper huesos de mayores dimensiones que en la especie viviente (Biknevicius y Van Valkenburgh, 1996).

MUSTELIDAE

a) Sistemática:

Los Mustelidae se encuentran representados en el registro fósil de América del Sur por tres grupos (subfamilias): 1- *Mephitinae*

(Zorrinos) con el género *Conepatus*, cuyos restos han sido asignados a varias especies extintas y a las vivientes (ver Berta y Marshall, 1978; Berman, 1994; Forasiepi, 2003). Al igual que ocurre con las especies de zorros fósiles (*vide infra*), este grupo necesita una revisión sistemática que tenga encuenta la variación intraespecífica de las especies actuales. Cabe destacar que según algunos análisis filogenéticos (Dragoo y Honeucutt, 1997) esta subfamilia es el grupo hermano de un clado formado por el resto de los mustélidos más los prociónidos, por lo que debería ser elevada a la categoría de familia. 2- Mustelinae (Hurones) con varios géneros representados en el Plioceno / cuaternario sudamericano: *Stipanicia* con una única especie *S. pettorutii*; *Galictis* con las especies: *G. sorgentini*, *G. hennigi*, *G. cuja* y *G. vittata* (Berman, 1994; Cartelle, 1999); *Lyncodon* con dos especies: *L. bosei* Pascual y *L. patagonicus* (Prevosti y Pardiñas, 2001). *Eira* sólo es conocida por la especie actual *E. barbara* (Rancy, 1999; Cartelle, 1999) y *Mustela* probablemente representada por *M. frenata* (Prevosti obs. pers.). 3- Lutrinae (Lobitos de río). Esta Subfamilia posee sólo dos géneros *Lontra* y *Pteronura* una especie hallada en estado fósil para cada una: *L. longicaudis* (Berman, 1994; Cartelle, 1999) y *P. brasiliensis* (Cartelle, 1999; Carlini *et al.*, 2002).

Reig (1956) creó la Subfamilia *Galictinae* en la fueron incluidos los géneros sudamericanos *Galictis*, *Lyncodon*, *Eira*, *Stipanicia* (ver Berta y Marshall, 1978). Según el análisis cladístico de Baskin (1998b) sostiene la existencia de un clado de "galictinos", aunque excluyendo a *Eira*, mientras que en el análisis de Bryant *et al.* (1993) este grupo es parafilético.

b) Distribución geográfica y estratigráfica:

En la actualidad los mustelidos están ampliamente diversificados, presentando un número significativo de géneros neotropicales (*Conepatus*, *Galictis*, *Eira*, *Pteronura* y *Lyncodon*). Algunos de ellos, como *Conepatus*, se distribuyen también en América del Norte.

Conepatus es el mustélido más abundante en el registro fósil sudamericano mientras que los *Mustelinae* y *Lutrinae* (en ese orden) son poco frecuentes en los yacimientos plio-pleistocenos. El biocrón de *Conepatus* comienza en el Ensenadense de Argentina y el "Ensenadense" de Bolivia, mientras que para el Lujanense se lo registra prácticamente en todos los países de América del Sur (Marshall *et al.*, 1984). Si bien existen menciones de restos pliocenos de *Conepatus* (e.g., Reig, 1952; Berman,

1994), no se ha comprobado fehacientemente la presencia de este taxón con anterioridad al Ensenadense.

La presencia de *Galictis* (*G. sorgentini*) en el Vorohuense (Plioceno tardío) de la región Pampeana marca el ingreso de los mustélidos a América del Sur. Este género también está presente en el Sanandrense (*Galictis* sp.), Ensenadense (*G. henningi*) y Platense (*G. cuja*) de Argentina (Berman, 1994; Quintana, 2001), "Ensenadense" de Bolivia (*Galictis* sp., Werdelin, 1991) y Lujanense de Brasil (Berta y Marshall, 1978). *Lyncodon* está representado por *L. bosei* en el Ensenadense (Argentina) y por *L. patagonicus* (Figs. 3C, 3D) durante el Lujanense (Chile y Argentina) (Pascual, 1958; Prevosti y Pardiñas, 2001; Prevosti obs. pers.). El género monotípico *Stipanicia* se encuentra restringido al Ensenadense de la región Pampeana, mientras que *Eira*

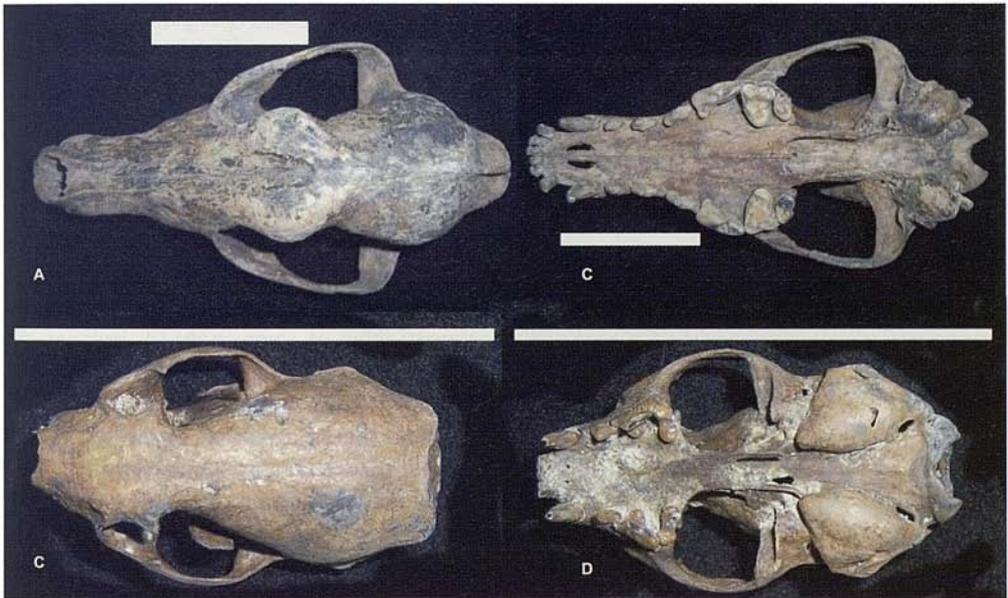


Fig. 3. Cráneo de *Dusicyon avus* (A y B) y *Lyncodon patagonicus* (C y D) en vista ventral (A) y dorsal, respectivamente. Escala gráfica = 6 cm.

Fig. 3. Skull of *Dusicyon avus* (A and B) and *Lyncodon patagonicus* (C and D) in dorsal and ventral views, respectively. Graphic scale = 6 cm.

(*E. barbara*) lo hace al Lujanense de Brasil (Cartelle, 1999; Rancy, 1999), aunque existe una cita de "*Galera*" (= *Eira*) "...une forme distincte de *Galera barbara* [*Eira barbara*]..." (Hoffstetter, 1963) en el "Ensenadense" de Bolivia (Tarija). Por último, sólo se conoce un registro concreto de *Mustela* para el Holoceno medio de Ecuador (Prevosti obs. pers.).

Los Lutrinae poseen el registro más incompleto de la familia y el orden en América del Sur, aunque se reportan por primera vez en el Ensenadense de la región Pampeana. Restos de *Lontra* fueron hallados desde el Ensenadense hasta la actualidad en Argentina y en el Lujanense de Brasil y Uruguay (Berman, 1994; Ubilla y Perea, 1999; Cartelle, 1999). Los registros fósiles de *Pteronura* se restringen al Lujanense de Argentina (Entre Ríos, Carlini *et al.*, 2002) y Brasil (Cartelle, 1999).

c) Consideraciones paleoecológicas:

Los restos fósiles sudamericanos de la Familia Mustelidae pertenecen a las especies o géneros vivientes (excepto *Stipanicicia*), lo que permite extrapolar los hábitos de estos últimos a los primeros. Comprende formas de tamaño relativamente pequeño, muy carnívoras a omnívoras, terrestres a semiacuáticas y de hábitats muy variados (ver Redford y Eisenberg, 1992; Eisenberg y Redford, 1999). Según algunos autores (e.g. Marshall, 1978), la irrupción y diversificación de los Mustelidae en América del Sur parece haber influido en la declinación y extinción de varios grupos de marsupiales que hasta ese momento desempeñaban el rol de pequeños a medianos carnívoros y omnívoros

URSIDAE

a) Sistemática:

Los únicos Ursidae que habitaron y habitan América del Sur pertenecen a la subfamilia Tremarctinae; actualmente se encuentran representados por una sola especie (*Tremarctos ornatus*) pero durante el Cuaternario se registra un género (*Arctotherium*) que agrupa cinco especies: *A. angustidens*; *A. vetustum*; *A. wingei*; *A. bonariense* y *A. tarijense* (Fig. 4) (Soibelson, 2004). Es interesante comentar que, debido al enorme dimorfismo sexual en tamaño, en el pasado se llegaron a reconocer cinco géneros que agrupaban aproximadamente doce especies. Durante los últimos 40 años, la discusión entre los especialistas se centró sobre la pertenencia genérica de las especies sudamericanas, ya que algunos autores consideraban que estas pertenecían al género boreal *Ursus* o *Arctodus* y otros a

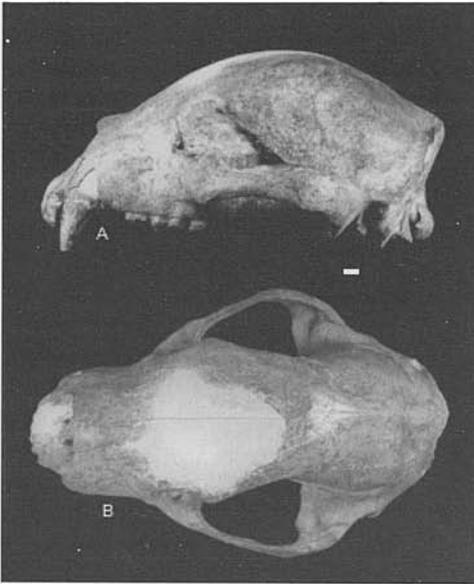


Fig 4. Cráneo de *Arctotherium tarijense*. A vista lateral, B vista dorsal. Escala gráfica= 1 cm.

Fig. 4. Skull of *Arctotherium tarijense*. A lateral view, B dorsal view. Graphic scale= 1 cm.

uno o más géneros creados "ad hoc" para estas especies (e.g. *Arctotherium*, *Arctoidotherium*, *Pararctotherium*, *Proarctotherium*, etc.). El análisis filogenético llevado a cabo por Soibelzon (2002) sobre todos los taxones de Tremarctinae permitió observar que las especies sudamericanas conformaban un grupo natural bien sustentado por numerosas sinapomorfias y separado del grupo formado por las especies norteamericanas de la subfamilia. Por lo tanto Soibelzon (2002; 2004) optó por agrupar todas las especies reconocidas en un solo género (*Arctotherium*).

Algunas especies de *Arctotherium* se caracterizan por su enorme tamaño, la masa de algunos ejemplares superaba los 1200 kg, comparable sólo al tamaño de algunos ejemplares de *Ursus speleaeus* y *U. maritimus*.

b) Distribución geográfica y estratigráfica:

Arctotherium se ha registrado en Venezuela, Bolivia, Brasil, Chile, Uruguay y la Argentina. *A. vetustum* se registra en la Argentina durante el Bonaerense y al menos existiría un registro para Brasil (ver Soibelzon *et al.*, 2005). *A. wingei* se registra en Brasil durante el Lujanense? (ver Soibelzon *et al.*, 2005), en Bolivia en el Pleistoceno y en Venezuela en el Pleistoceno Superior y Holoceno Inferior. *A. angustidens* se registra durante el Ensenadense en la Argentina y en Bolivia. *A. bonariense* se registra durante el Bonaerense y Lujanense en la Argentina. *A. tarijense* se registra en la Argentina durante el Bonaerense y Lujanense, en Chile y Uruguay en el Lujanense superior y en Bolivia durante el Pleistoceno (Soibelzon, 2002).

c) Consideraciones paleoecológicas:

Arctotherium probablemente tenía una dieta omnívora formada por gran diversidad de componentes, pero con un predominio más o menos marcado de ítems de origen animal. La cacería activa, la disputa de presas cobradas por otros carnívoros y el carroñeo formaban parte esencial de su estrategia de obtención de alimentos (Soibelzon, 2002).

Frecuentemente pueden observarse patologías sobre restos fósiles de *Arctotherium*, llamativamente más frecuentes en la especie *A. angustidens* que en las otras del mismo género. Sin dudas las patologías más comunes en *Arctotherium* son las derivadas del tremendo desgaste de la superficie oclusal de las coronas de los molares superiores e inferiores, que en varios casos deja expuesta la cavidad pulpar. Le siguen en frecuencia las derivadas de la masticación de objetos duros (probablemente huesos) que producen la rotura parcial de la corona de alguna/s piezas dentarias. Son también frecuentes las caries producidas probablemente por la ingestión de alimentos ricos en carbohidratos como la miel (Ferigolo y Berman, 1993) o las frutas. Por último, algunos huesos largos de gran tamaño presentan patologías aún no determinadas.

La masa estimada para algunas especies *Arctotherium* se encuentra dentro del rango de valores conocidos para los Ursidae de gran tamaño (e.g. *Ursus maritimus* y *U. speleaeus*). Las ecuaciones alométricas que trabajan a partir de medidas craneanas y dentarias probablemente subestiman la masa de *Arctotherium*, mientras que estimaciones más cercanas a lo que se cree fue la masa de estos osos se obtuvieron a partir de medidas del estilopodio.

FELIDAE

a) Sistemática:

Los félidos sudamericanos se encuentran representados por un género de la subfamilia Machaerodontinae (*Smilodon*; cf. *Xenosmilus*), pero principalmente por una alta diversidad de taxones de la subfamilia Felinae (*Panthera*, *Puma*, *Herpailurus*, *Oncifelis*, *Oreailurus*, *Lynchailurus*, *Leopardus*) (Berta y Marshall, 1978; Bond, 1986; Berman, 1994; Seymour, 1999). *Smilodon* es un Smilodontini derivado que incluye dos especies con distribución sudamericana: *Smilodon populator* (Fig. 5) y *S. fatalis* (Berta, 1985; Kurtén y Werdelin, 1990). Recientemente ha sido descrito un ejemplar de Homotheriini proveniente del Ensenadense? de Uruguay, que podría per-

tener al género *Xenosmilus* (Mones y Rinderknecht, 2004). Los pequeños félidos neotropicales, con la excepción de *H. yagouaroundi*, constituyen un grupo monofilético ("linaje del Ocelote" Pecon Slattery *et al.*, 1994). Una especie extinta, "*Felis*" *vorohuensis* Berta (1983), presenta una posición filogenética incierta dentro del "linaje del Ocelote" (Seymour, 1999). Algunos jaguares fósiles poseen un mayor tamaño que los actuales, alcanzando el tamaño de *Panthera leo*, lo que fue utilizado para erigir subespecies como *P. onca mesembrina* (Cabrera, 1933), pero el estatus de estos taxones debe ser revisado. Los nombres de otras especies fósiles (e.g. *Felis longifrons*, *Felis pumoides*), fueron sinonimizados con aquellos de especies actuales o considerados dudosos (Berman, 1994; Pomi y Prevosti, 2005).

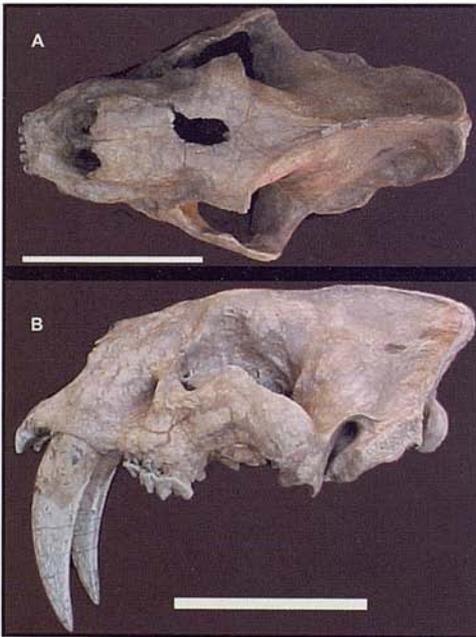


Fig. 5. Cráneo de *Smilodon populator*. A. vista dorsal, B vista lateral. Escala gráfica= 15 cm.

Fig. 5. Skull of *Smilodon populator*. A dorsal view, B lateral view. Graphic scale= 15 cm.

b) Distribución geográfica y estratigráfica:

Smilodon agrupa dos especies. *S. populator*, es endémica de América del Sur, fue hallada en yacimientos del Ensenadense al Lujanense, desde Brasil y Bolivia, pasando por Paraguay, Argentina y Uruguay, hasta el sur de Chile (Berta y Marshall, 1978; Berta, 1985; Kurtén y Werdelin, 1990; Canto, 1991; Barnett *et al.*, 2005). *S. fatalis*, de origen Neártico, sólo fue hallada en sedimentos del Pleistoceno tardío del noroeste de América del Sur (Ecuador y Perú), representando una nueva inmigración de grandes félidos a Sudamérica. (Werdelin y Kurtén, 1990). A su vez la presencia de cf. *Xenosmilus* constituiría una tercera invasión de Machaerodontinos (Mones y Rinderknecht, 2004).

El registro fósil de los pequeños félidos sudamericanos es muy pobre. Los registros

más antiguos (Ensenadense) corresponden a *Lynchailurus colocolo*, "*Felis*" *vorohuensis* y cf. *Herpailurus* (Berta, 1983; Prevosti, obs. pers.). Varias especies de *Leopardus* (*L. pardalis*, *L. wiedii*), *Oncifelis tigrina* y *Herpailurus yagouaroundi*, fueron halladas en yacimientos Lujanenses de Brasil y Perú (*Leopardus* cf. *L. wiedii*; Seymour, 1999). "*Felis lujanensis*" del Lujanense de la Provincia de Buenos Aires (Argentina) podría ser sinónimo de *L. colocolo* (Seymour, 1999). *Oncifelis geoffroyi* se registra tardíamente (a partir del Holoceno; Prevosti, obs. pers.). Las especies *Oncifelis guigna* y *Oreailurus jacobita* no fueron aún registradas en forma fósil.

Los restos más antiguos de *Puma* y *Panthera onca* provienen del Ensenadense de Argentina (provincia de Buenos Aires) y "Ensenadense" de Bolivia (Tarija) (Berman, 1994; Berta y Marshall, 1978). Aunque no se conoce su edad absoluta, varios ejemplares encontrados en la provincia de Buenos Aires (Argentina) fueron encontrados en sedimentos de polaridad reversa del Cron Matuyama que se encuentran por debajo del evento Jaramillo (+/- 1 Ma AP). Durante el Pleistoceno tardío el registro de estas especies es más amplio y abarca Brasil, Ecuador, Perú, Bolivia; Uruguay, Argentina y Chile (Winge, 1895; Hoffstetter, 1952; Berta y Marshall, 1978; Berman, 1994; Ubilla y Perea, 1999; San Roman *et al.*, 2000). *P. onca* también fue mencionada para el Lujanense de Venezuela (Ochsenius, 1980). Grandes formas de jaguares fósiles fueron descritos para el Pleistoceno tardío de Perú, Bolivia y el sur de Chile (Cabrera, 1933; Hoffstetter, 1952; Seymour com. pers. en Werdelin, 1996; Borrero, 1997).

c) Consideraciones paleoecológicas:

Durante el Pleistoceno *Smilodon* ocupó el tope de la pirámide alimenticia en América del Sur, depredando sobre grandes mamíferos como équidos, camélidos y perezosos terrestres, entre otros (Akersten, 1985; Berman, 1994; Biknevicius y Van Valkenburgh, 1996). Los ejemplares fósiles de pequeños félidos y de pumas no difieren significativamente de los actuales, lo que permite inferir que poseían el mismo comportamiento trófico que sus representantes vivientes. Los pequeños félidos vivientes se alimentan mayoritariamente de pequeños roedores y aves (Nowell y Jackson, 1996; Kitchener, 1991), mientras que los pumas cazan mamíferos de mediano a gran tamaño (e.g. *Lama guanicoe*, *Odocoileus virginianus*; Iriarte *et al.*, 1990). El mayor tamaño de los jaguares fósiles, comparado con los actuales, puede haberse dado por una alta disponibilidad de grandes mamíferos-presa durante el Pleistoceno (Seymour, 1993), aunque no pueden descartarse la conjunción de factores climáticos (e.g. la "regla de Bergman").

Los carnívoros sudamericanos en el marco del Gran Intercambio Biótico Americano

América del Sur se mantuvo aislada de los otros continentes durante la mayor parte del Cenozoico. El aislamiento finalizó hace unos 3,1 a 2,8 Ma. con la desaparición de la barrera marina que existía entre el noroeste de Colombia y el sur de Panamá (Coates y Obando, 1996). Luego del establecimiento del Istmo de Panamá, se produjo un evento de intercambio faunístico entre América del Norte y América del Sur conocido como Gran Intercambio Biótico Americano (Marshall *et al.*, 1982). La mayor parte de las

familias del orden Carnivora (Mammalia, Eutheria) arribaron a América del Sur en este evento, con la excepción de los Procyonidae que se registran desde el Huayqueriense (Mioceno tardío). Por tal motivo los Procyonidae han sido considerados los "heraldos" del Gran Intercambio Biótico Americano.

Los registros más antiguos de inmigrantes, procedentes de América del Sur, en el sur de California corresponden a la parte final del Cron Gauss; están representados por roedores y edentados (Webb, 1985). Luego de los prociónidos, el resto de los carnívoros placentarios hacen su aparición en América del Sur a partir del Marplatense (correlacionado con la primera parte del Cron Matuyama, Cione y Tonni, 1995).

Así como ocurre con el resto de los mamíferos neárticos que inmigraron a América del Sur durante el GABI (Cione y Tonni, 1995), el ingreso de los carnívoros se produjo en etapas según se observa en el registro fósil (*vide supra*). Esto puede sintetizarse en dos grandes etapas: 1. el Vorohuense cuando ingresaron los primeros cánidos y mustelinos, con *D. cultridens* y *Galictis sargentinii*, respectivamente y 2. el Ensenadense cuando se observa una notable diversificación de los carnívoros (y del resto de los mamíferos, Cione y Tonni, 1995), entre los que se cuentan a los úrsidos (*Arctotherium angustidens*), félidos (*S. populator*; *P. onca*; *P. concolor*; "*F.*" *vorohuensis*; *L. colocolo*), mefitinos (*Conepatus* spp.), lutrinos (*Lontra longicaudis*), otras especies de zorros (e.g. *D. avus*; *P. gymnocercus*) y los grandes cánidos (*Chrysocyon*, *Theriodictis*, *Protocyon*).

La restricción de ciertas especies vivientes (e.g. *N. nasua*; *P. cancrivorus*; *L. vetulus*; *L. tigrinus*) a yacimientos del Lujanense (especialmente del norte de Sudamérica) así como la escasez o práctica-

mente ausencia de ciertos grupos (e.g. pequeños félidos, ciertos prociónidos como *Potos*) puede ser consecuencia del sesgo tafonómico del registro fósil, ya que las regiones "tropicales" (con ambientes arbolados y climas más cálidos y húmedos) están menos representadas. Otros eventos inmigratorios más tardíos corresponden al ingreso de *S. fatalis* (una especie típicamente norteamericana) y *C. dirus* (o del género *Canis* si la hipótesis de Prevosti, 2001 es correcta) durante el Lujanense. Estas especies, aparentemente, sólo llegaron al noroeste de América del Sur (Bolivia, Perú, Ecuador, Venezuela). Por último el único resto de *Mustela* conocido para América del Sur, fue encontrado en el Holoceno medio de Ecuador, pero aparentemente corresponde a *M. frenata* (una especie con registros más antiguos en América del Norte) y no a las especies endémicas *M. felipei* y *M. africana*. Probablemente el ancestro de estas dos especies ingreso independientemente a este continente.. Quizás el último ingreso de carnívoros ocurrió recientemente con la penetración de *U. cinereoargenteus* y *Nasua narica* (hasta ahora ausentes en el registro fósil de América del Sur y que actualmente se encuentran limitadas a Colombia y Venezuela), si no tenemos en cuenta la introducción del perro (*Canis lupus familiaris*) por los humanos durante el Holoceno temprano/medio.

En síntesis, la diversidad de carnívoros fósiles (Fig. 6) y vivientes sería resultado de varios eventos inmigratorios independientes (incluso dentro de cada Familia) a partir de América Central y del Norte y la radiación adaptativa de los clados inmigrantes, más algunas extinciones entre la que se destaca la ocurrida al final Pleistoceno y comienzos del Holoceno (e.g. Cione *et al.*, 2003).

Por otro lado, el biocrón y los nichos ecológicos ocupados por carnívoros placentarios

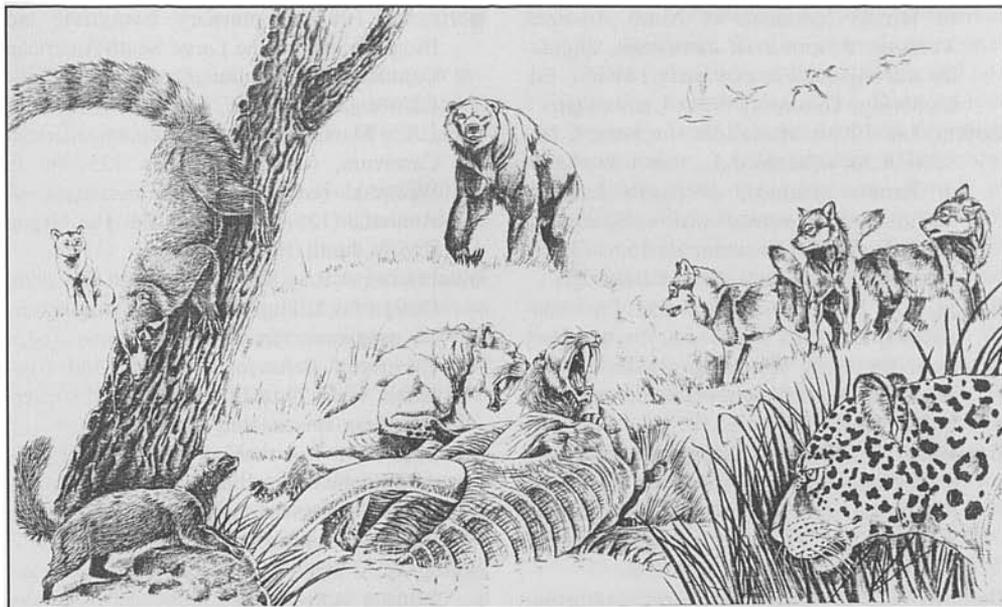


Fig. 6. Reconstrucción paleoambiental del Pleistoceno tardío de América del Sur. En el centro dos tigres diente de sable (*S. populator*) alimentándose de un mastodonte, arribando a la escena un oso de rostro corto (*A. tarijense*) y una jauría de *P. troglodytes*. Observando la escena un jaguar (*P. onca*; en el ángulo inferior derecho), un hurón (*G. vitatta*, ángulo inferior izquierdo) y descendiendo por el tronco de un árbol un coatí (*N. nasua*). Más lejos (sobre el ángulo superior izquierdo) un zorro (*D. gymnocercus*).

Fig. 6. Paleoenvironmental reconstruction of late Pleistocene of South America. In the center two saber tooth cats (*S. populator*), arriving to the scene a short-faced bear (*A. tarijense*) and a group of *P. troglodytes*. Watching the scene a jaguar (*P. onca*; in the lower right angle), a ferret (*G. vitatta*, lower left angle) and descending from a tree a "coati" (*N. nasua*). Far away (on the upper left angle) a fox (*D. gymnocercus*).

tarios sudamericanos no apoyan la hipótesis del desplazamiento de los grandes marsupiales carnívoros del Mioceno/Plioceno (*Sparassodonta*) y son más coherentes con la hipótesis de un reemplazo ecológico (Goin, 1889; Berman, 1994; Goin y Pardiñas, 1996).

Agradecimientos

A CONICET y CIC-PBA por el apoyo económico recibido. A Lucas Pomi por los comentarios y correcciones. Esta es una contribución a los proyectos UNLP N-336, UNLP N-441, and PICT 8395.

Bibliografía

- Akersten W. 1985. Canine function in *Smilodon* (*Mammalia, Felidae, Machairodontinae*). *Los Angeles County Museum Contributions in Science*, 356: 1-22.
- Ameghino, F. 1889. Contribución al conocimiento de los mamíferos fósiles de la República Argentina. *Actas de la Academia Nacional de Ciencias en Córdoba*, 6: 1-1027 y Atlas: 98 pls.
- Barnett, R., Barnes, I., Phillips, M.J., Martin, L.D., Harington, C.R., Leonard, J.A. y Cooper, A. 2005. Evolution of the extinct Sabretooths and the American cheetah-like cat. *Current Biology*, 15(15): R589-R590.
- Baskin, J.A. 1998a. Procyonidae. In: Janis, C.M., Scott, K.M. y Jacobs, L.L., (eds.). *Evolution*

- of Tertiary mammals of North America. Volumen 1: terrestrial carnivores, ungulates and ungulatelike mammals: 144-151. Ed. Cambridge University Press, Cambridge.
- Baskin, J.A. 1998b. Mustelidae. In: Janis, C.M., Scott, K.M. y Jacobs, L.L., (eds.). *Evolution of Tertiary mammals of North America. Volumen 1: terrestrial carnivores, ungulates and ungulatelike mammals*: 152-173. Ed. Cambridge University Press, Cambridge.
- Baskin, J.A. 2004. *Bassariscus* and *Probassariscus* (Mammalia, Carnivora, Procyonidae) from the Early Barstovian (Middle Miocene). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 24(3):709-720.
- Berman, W.D. 1989. Notas sobre la sistemática y paleobiogeografía del grupo *Cyonasua* (Carnivora, Procyonidae) de la Argentina. Actas de las VI Jornadas Argentinas de Paleontología Vertebrados: 17-18.
- 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 (Inédito).
- Berman, W.D. y Tonni, E.P. 1987. *Canis (Dusicyon) avus* Burmeister, 1864 (Carnivora, Canidae) en el Pleistoceno tardío y Holoceno de la Provincia de Buenos Aires. Aspectos sistemáticos y bioestratigráficos relacionados. *Ameghiniana*, 24 (3-4): 245-250.
- Berta, A. 1983. A new species of small cat (Felidae) from the late Pliocene-early Pliocene (Uquian) of Argentina. *Journal of Mammalogy*, 64(4): 720-729.
- Berta, A. 1985. *The status of Smilodon in North and South American. Contributions to Science, Natural History Museum of Los Angeles County*, 379: 1-15.
- Berta, A. 1987. Origin, diversification, and zoogeography of the South American Canidae. *Fieldiana Zoology* (n.s.), 39: 455-471.
- Berta, A. 1984. The Pleistocene bus dog *Speothos pacivorus* (Canidae) from the Lagoa Santa caves, Brazil. *Journal of Mammalogy*, 65(4): 549-559.
- Berta, A. 1988. Quaternary Evolution and Biogeography of the Large South American Canidae (Mammalia: Carnivora). *Univ. California Publ. Geol. Sciences*, 132 1-149.
- Berta, A. y Marshall, L.G. 1978. South American Carnivora, i-viii, 1-48, pars 125. In: F. Westphal (ed.), *Fossilium catalogus, I: Animalia* (125): ix + 1-48. Ed. The Hague (Dr. W. Junk), Boston/London.
- Biknevicius, A.R. y Van Valkenburgh, B. 1996. Design for killing: craniodental adaptations of predators. In: J.L. Gittleman (ed.). *Carnivore Behavior, Ecology, and Evolution, Vol. 1*: 393-428. Ed. Cornell University Press, Ithaca, New York.
- Bond, M. 1986. Los carnívoros terrestres fósiles de Argentina: Resumen de su historia. *Actas del IV Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía*, 2: 167-171.
- Borrero, L.A. 1997. The extinction of the megafauna: a supra-regional approach. *Anthropozoologica*, 25/26: 209-216.
- Bryant, H.N., Russell, A.P. y Fitch, W.D. 1993. Phylogenetic relationship within the extant Mustelidae (Carnivora): appraisal of the cladistic status of the Simpsonian subfamilies. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 108: 301-334.
- Cabrera, A. 1933. Los yaguares vivientes y extinguidos de la América austral. *Notas Preliminares del Museo de La Plata*, 2: 9-39.
- Canto, H.J. 1991. Posible presencia de una variedad de *Smilodon* en el Pleistoceno tardío de Magallanes. *Anales del Instituto de la Patagonia, Serie Ciencias Sociales*, 20: 96-99.
- Carlini, A.A. Tonni, E.P. y Noriega, J.I. 2002. El primer registro paleontológico del lutrino gigante *Pteronura* (Carnivora, Mustelidae) en la Argentina. Su importancia paleobiogeográfica.. *1º Congreso Latinoamericano de Paleontología de Vertebrados*, Resúmenes: 25-26.
- Cartelle, C. 1999. Pleistocene Mammals of the Cerrado and Caatinga of Brazil. In: Eisenberg, J.F., Redford, K.H. (eds.). *Mammals of the Neotropics. The Central Neotropics. Volumen 3*: 27-46. Ed. The

- University of Chicago Press, Chicago and London.
- Cartelle, C. y Langguth, A. 1999. *Procyon troglodytes* (Lund): Um Canídeo Intertropical Extinto. *An. Acad. Bras. Ci.*, 71(3-1): 371-384.
- Cione, A.L. y Tonni, E.P. 1995. Bioestratigrafía y cronología del Cenozoico superior de la región pampeana. In: Alberdi, M. T., G. Leone y E. P. Tonni (eds.). *Evolución biológica y climática de la región pampeana durante los últimos cinco millones de años. Un ensayo de correlación con el Mediterráneo occidental*: 47-74. Ed. Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC, Monografías 14, Madrid.
- Cione, A.L. y Tonni, E.P. 1999. Biostratigraphy and chronological scale of uppermost Cenozoic in the Pampean Area, Argentina. In: Rabassa, J. y Salemme, M. (eds.), *Quaternary vertebrate paleontology in South America*: 23-51. Ed. Quaternary of South America and Antarctic Península, 12.
- Cione, A.L., Tonni, E.P. y Soibelzon, L. 2003. The broken Zig-Zag: Late Cenozoic large mammal and turtle extinction in South America. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"*, 5(1): 1-19.
- Cione, A.L. y Tonni, E.P. 2005. Bioestratigrafía basada en mamíferos del Cenozoico Superior de la Provincia de Buenos Aires. In: Barrio, R.E., Etcheverry, R.O., Caballé, M.F. y Llambías, E.J. (Eds.) *Relatorio del XVI Congreso Geológico Argentino, La Plata. Geología y Recursos Minerales de la Provincia de Buenos Aires*: 184-200.
- Coates, A.G. y Obando, J.A. 1996. The Geologic Evolution of the Central American Isthmus. In: Jackson, J. B. C. Budd, A. F. y Coates, A. G. (eds.). *Evolution and Environment in Tropical America*: 21-56. Ed. The Univ. Chicago Press, Chicago and London.
- Dragoo, J.W. y Honeucutt, R.J. 1997. Systematics of mustelid-like carnivores. *Journal of Mammalogy*, 78 (2): 426-443.
- Dundas R.G. 1999. Quaternary records of the dire wolf, *Canis dirus*, in North and South America. *Boreas*, 28: 375-385.
- Eisenberg, J.F. y Redford, K.H. 1999. *Mammals of the neotropics 3. The central neotropics*. University of Chicago Press, Illinois, 609 pp.
- Ferigolo, J. y Berman, W.D. 1993. Dental paleopatología and Paleodiet of *Arctotherium bonariensis* (Mammalia, Carnivora, Ursidae) from the Ensenadan (Lower to Middle Pleistocene), Buenos Aires Province, Argentina. *Boletim de Resumos, 13 Congresso Brasileiro de Paleontologia*, Sao Leopoldo.
- Forasiepi, A.M. 2003. Nuevo registro de *Conepatus primaevus* (Mammalia, Carnivora, Mustelidae) del Pleistoceno de la Provincia de Buenos Aires. *Rev. Mus. Argentino Cienc. Nat.*, n.s., 5 (1): 21-29.
- Ginsberg, J. y MacDonald, D. 1990. *Foxes, Wolves, Jackals, and Dogs. An Action Plan for the Conservation of Canids*. IUCN/SSC Canid Specialist Group - IUCN/SSC Wolf Specialist Group. 320 pp.
- Goin, F.J. 1989. Late Cenozoic South American marsupial and placental carnivores: changes in predator-prey evolution. *Abstracts of Papers and Posters of the 5° International Theriological Congress*, 1: 271-272.
- Goin, F.J. y Pardiñas, U.F.J. 1996. Revisión de las especies del Género *Hyperdidelphys* Ameghino, 1904 (Mammalia, Didelphidae). Su significación filogenética, estratigráfica y adaptativa en el Neógeno del Cono Sur Sudamericano. *Estudios Geológicos*, 52: 327-359.
- Hadler, P., Prevosti, F. J., Ferigolo, J. y Ribeiro, A. 2004. Novos materiais de Carnívora para o Pleistoceno do estado do Rio Grande do Sul, Brasil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 7(1): 77-86.
- Hoffstetter, R. 1952. Les mammifères pléistocènes de la République de l'Equateur. *Soc. Géol. de France, Mém.* (n.s.), 31(66): 1-391.
- Hoffstetter, R. 1963. La faune Pleistocène de Tarija (Bolívie), note préliminaire. *Bulletin Muséum National d' Histoire Naturelle*, 35(2): 194-203.
- Iriarte, J.A., Franklin, W.L., Johnson, W.E. y Redford, K.H. 1990. Biogeographic variation of food habits and body size of the American puma. *Oecologia*, 85: 185-190.

- Kitchener, A. 1991. *The natural history of the wild cats*. Comstock Publishing Associates, New York, 280 pp.
- Kraglievich, J.L. y Olazabal, A.G. 1959. Los prociónidos extinguidos del género *Chapalmalania* Ameghino. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales*, (Ciencias zoológicas), 6(1): 1-59.
- 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. 1930. Craneometría y clasificación de los cánidos sudamericanos, especialmente los argentinos actuales y fósiles. *Physis* (10): 35-73.
- Kurtén, B. y Werdelin, L. 1990. Relationships between North and South American *Smilodon*. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 10 (2): 158-169.
- 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.
- 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.
- Marshall, L.G. 1978. Evolution of the Borhyaenidae, extinct South American predaceous marsupials. University of California Publications in Geological Sciences, 117: 1-89.
- 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, Mém. Extraordinaire*: 1-76.
- Marshall, L.G., Webb, S D., Sepkoski, J. J. (h.) y Raup, D. M.. 1982. Mammalian Evolution and the Great American Interchange. *Science*, 215 (4538):1351-1357.
- McDonald, H.G. y de Muizon, C. 2002. The cranial anatomy of *Thalassocnus* (Xenarthra, Mammalia), a derived nothrothere from the Neogene of the Pisco Formation (Peru). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 22 (2): 349-365.
- Medel, R.G. y Jacksic, F.M.. 1988. Ecología de los cánidos sudamericanos: una revisión. *Revista Chilena de Historia Natural*, 61: 67-79.
- Mones, A. y Rinderknecht, A. 2004. The first South American Homotheriini (Mammalia: Carnivora: Felidae). *Comunicaciones Paleontológicas del Museo Nacional de Historia Natural y Antropología*, 35(2): 201-212.
- Noriega, J.I., Prevosti, F.J., García Esponda, C.M., Ferrero, B.S. y Kemer, R. 2003. Primer Registro de *Pseudalopex gymnocercus* (Carnívora: Canidae) en el Pleistoceno de Entre Ríos (Argentina). *Reunión Anual de Comunicaciones de la Asociación Paleontológica Argentina, Ameghiniana*, 40(4): 89R.
- Nowell, K. y Jackson, P. 1996. Wild Cats. *Status Survey and Conservation Action Plan*. IUCN/SSC, Gland, 382 pp.
- Ochsenius, C. 1980. Cuaternario en Venezuela. Introducción a la Paleocología en el Norte de Sudamérica. *Cuadernos Falconianos*, Ediciones UNEFM, Coro, 69 pp.
- Pardiñas, U. F. J., Gelfo J.N., San Cristóbal, J., Cione, A.L. y Tonni, E.P. 1996. Una tafocenosis de organismos marinos y continentales en el Pleistoceno superior en el sur de la provincia de Buenos Aires. *Actas del XIII Congreso Geológico Argentino y III Congreso de Exploración de Hidrocarburos* 5: 95-111.
- Pascual, R. 1958. *Lyncodon bosei* nueva especie del Ensenadense, un antecesor del huroncito patagónico. *Revista del Museo de La Plata*, (n. s., Paleontología), 4(20): 1-34.
- Paula Couto, C. de. 1970. Paleontología da regio de Lagoa Santa, Minas Gerais, Brasil. *Bol. Mus. Hist. Nat.*, 1: 1-21.
- Pecon Slattery, J., Johnson, W.E., Goldman, D. y O'Brien, S.J. 1994. Phylogenetic reconstruction of South American felids defined by protein electrophoresis. *Journal of Molecular Evolution*, 39, 296-305.
- Politis, G., Tonni, E.P. y Fidalgo, F. 1983. Cambios corológicos de algunos mamíferos

- en el Area Interserrana de la provincia de Buenos Aires durante el Holoceno. *Ameghiniana*, 20 (1-2): 72-80.
- Pomi, L.H. y Prevosti, F.J. 2005. Sobre el status sistemático de *Felis longifrons* Burmeister, 1866 (Carnivora: Felidae). *Ameghiniana*, 42(2): 489-494.
- 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*, Abstracts 94.
- Prevosti, F.J., Bonomo, M. y Tonni, E.P. 2004a. 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. y Isla, F.I. 2004b. La Importancia Bioestratigráfica de *Theriodictis* Mercerat, 1891 (Carnivora, Canidae), con 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 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. y Pardiñas, U.F.J. 2001. Variaciones corológicas de *Lyncodon patagonicus* (Carnívora, Mustelidae) durante el Cuaternario. *Mastozoología Neotropical*, 8 (1): 21-39.
- Prevosti, F.J., Zurita, A. y Carlini, A.A. 2005. Biostratigraphy, systematics and palaeoecology of the species of *Procyon* Giebel, 1855 (Carnívora, Canidae) in South America. *Journal of South American Earth Science*, 20: 5-12.
- Quintana, C.A. 2001. Composición y cambios en la secuencia faunística. In: Mazzanti, D.L., Quintana, C.A. (eds). *Cueva Tixi: cazadores y recolectores de las sierras de Tandilia Oriental. I Geología, Paleontología y Zooarqueología*: 37-64. Publicación Especial del Laboratorio de Arqueología 1. Ed. Facultad de Humanidades, Universidad de Mar del Plata.
- Rancy, A. 1999. Fossil mammals of the Amazon as a portrait of a Pleistocene Environment. In: Eisenberg, J.F., Redford, K.H. (eds.). *Mammals of the Neotropics. The Central Neotropics. Volumen 3*: 20-26. Ed. The University of Chicago Press, Chicago and London.
- Redford, K.H. y Eisenberg, J.F. 1992. *Mammals of the neotropics, 2: The Southern Cone Chile, Argentina, Uruguay, Paraguay*. Ed. The University of Chicago Press, Chicago and London, 430 pp.
- Reig, O.A. 1952. Sobre la presencia de mustélidos mefitinos en la Formación Chapadmalal. *Revista del Museo Municipal de Ciencias Naturales de Mar del Plata*, 1 (1): 45-51.
- Reig, O.A. 1956. Note préliminaire sur un nouveau genre de mustélidés fossiles du Pléistocène de la République Argentine. *Mammalia*, 20: 223-229.
- Roth, S. 1904. Nuevos restos de mamíferos de la Caverna Eberhardt en Última Esperanza. *Revista del Museo de La Plata*, 11: 39-53.
- San Roman, M.B., Morello, F.R. y Prieto, A.I. 2000. Cueva de los Chingues (Parque Nacional Pali Aike), Magallanes, Chile. Historia natural y cultural I. *Anales del Instituto de la Patagonia Serie Ciencias Historicas*, 28: 125-146.
- Seymour, K. 1993. Size change in North American Quaternary jaguars. In: Martin, R. A. y Barnosky A. D. (eds). *Morphological change in Quaternary mammals of North America*: 343-372. Cambridge University Press, Cambridge.
- Seymour, K.L. 1999. *Taxonomy, morphology, paleontology and phylogeny of the South American small cats (Mammalia: Felidae)*. Ph. D. thesis, University of Toronto, Toronto, unpublished, 985 pp.
- Soibelzon, L.H. 2002. *Los Ursidae (Carnívora, Fissipedia) fósiles de la República Argentina. Aspectos Sistemáticos y Paleocológicos*. Tesis Doctoral. Universidad Nacional de La Plata. Inédito. 239 pp., 42 Figs., 16 Tablas.

- Soibelzon, L.H. 2004. Revisión sistemática de los Tremarctinae (Carnivora, Ursidae) fósiles de América del Sur. *Revista Museo Argentino de Ciencias Naturales*, 6(1): 107-133.
- Soibelzon, L.H., Tonni, E.P. y Bond, M. 2005. The fossil record of the South American Short-faced bears (Ursidae, Tremarctinae). *Journal of South America Earth Sciences* 20: 105-113.
- Soibelzon, L.H. 2004. Revisión sistemática de los Tremarctinae (Carnivora, Ursidae) fósiles de América del Sur. *Revista Museo Argentino de Ciencias Naturales* 6(1): 107-133.
- Tedford, R., Taylor, B.E. y Wang, X. 1995. Phylogeny of the Caninae (Carnivore: Canidae): the living taxa. *American Museum Novitates*, 3146: 1-37.
- Tonni, E.P. y Cione, A.L. 1999. Biostratigraphy and chronological scale of upper-most Cenozoic in the Pampean Area, Argentina. In: Tonni, E. P. y Cione, A. L. (eds.) *Quaternary Vertebrate Paleontology in South America*: 23-51. Quaternary of South America and Antarctic Peninsula 12.
- Tonni, E.P., Nabel, P., Cione, A.L., Etchichury, M., Tofalo, R., Scillato-Yané, G., San Cristóbal, J., Carlini, A.A. y Vargas, D. 1999. The Ensenada and Buenos Aires formations (Pleistocene) in a quarry near La Plata, Argentina. *Journal of South American Earth Sciences*, 12: 273-291.
- Torres, R.V. y Ferrusquia, V. 1981. *Cerdocyon* sp. nov. a (Mammalia, Carnivora) en México y su significación evolutiva y zoogeográfica en relación a los cánidos sudamericanos. Anonymous. *Anais II Congreso Latino-Americano de Paleontología, Porto Alegre*, 2: 709-719.
- Trejo, V. y Jackson, D. 1998. Cánidos patagónicos: identificación taxonómica de mandíbulas y molares del sitio arqueológico Cueva Baño Nuevo 1. *Anales del Instituto de la Patagonia, Serie Cs. Humanas*, 26: 181-194.
- Ubilla, M. y Perea, D. 1999. Quaternary vertebrates of Uruguay: A biostratigraphic, biogeographic and climatic overview. In: Tonni, E. P. y Cione, A. L. (eds.). *Quaternary Vertebrate Paleontology in South America*: 75-90. Quaternary of South America and Antarctic Peninsula 12.
- Van Valkenburgh, B. 1991. Iterative evolution of hypercarnivory in canids (Mammalia: Carnivore): evolutionary interactions among sympatric predators. *Paleobiology*, 17(4), 340-362.
- Verzi, D., Deschamps, C. y Tonni, E.P. 2004. Biostratigraphic and palaeoclimatic meaning of the middle Pleistocene South American rodent *Ctenomys kraglievichi* (Caviomorpha, Octodontidae). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 212: 315-329.
- Wayne, R.K., Geffen, E., Girman, D.J., Koepfli, K.P., Lau, L.M. y Marshall, C.R. 1997. Molecular systematics of the Canidae. *Systematic Biology*, 46(4): 622-653.
- Webb, S. D. 1985. Late Cenozoic mammal dispersals between the Americas. In: Stheli, F. G. y Webb, S. D. (eds.). *The Great American Biotic Interchange*: 357-386. Ed. Plenum Press, NY.
- Werdelin, L. 1991. Pleistocene vertebrates from Tarija, Bolivia in the collections of the Swedish Museum of Natural History. In: Suarez-Soruco R. (Ed.) *Fósiles y Fascies de Bolivia*, 1- Vertebrados: 12(3-4): 273-284. *Revista Técnica de YPFB*.
- Werdelin, L. 1996. Carnivoran Ecomorphology: A Phylogenetic Perspective. In: Gittleman, J. L. (ed.). *Carnivore Behavior, Ecology, and Evolution*. Volume 2: 582-624. Ed. Cornell University Press, Ithaca and London.
- Winge, H. 1895. Jordfunde og nulevende Rovdyr (Carnivora) fra Lagoa Santa, Minas Geraes, Brasilien. *E. Museo Lundii*, 2(4): 1-103.