



Morfología craneana en tigres dientes de sable: alometría, función y filogenia

Francisco J. PREVOSTI¹, Guillermo F. TURAZZINI¹ y M. Amelia CHEMISQUY²

Abstract. CRANIAL MORPHOLOGY IN SABERTOOTH CATS: ALLOMETRY, FUNCTION AND PHYLOGENY. Cranial morphology of felids and other sabre-toothed mammals has been studied using different approaches and methodologies. Recent studies used geometric morphometry analyses of the lateral view of the mandible and skull, and showed that "derived" sabretooth cats differ from recent felids by having a set of characters (*e.g.*, small coronoid process, large chin and mastoid processes) associated with the presence of hypertrophied upper canines. In this study, we used geometric morphometrics to analyze the shape of the skull (dorsal and ventral views) and mandible (lateral view) in a large sample of extant felids (Felinae), extinct sabretooth felids (machairodontines), nimravids, creodonts, and the marsupial sabretooth *Thylacosmilus* Riggs. Results were congruent with those obtained using a lateral view of the skull: "primitive" sabretooth fell next to recent Felinae, but "derived" ones fell outside the range of Felinae, because they possessed larger mastoid process, larger and more procumbent upper incisors, and smaller temporal fossa, among other characters. However, sabretooth shared some features (*e.g.*, large palate and canines) with larger Felinae (*e.g.*, *Panthera* spp.), suggesting that they were able to hunt large mammals. The pattern of cranial variability of these groups is explained by ecological factors but also by phylogenetic constraints. The shape of the skull was correlated with the size and the length of the upper canines, two features that presented a clear correlation along the phylogeny of the group.

Resumen. La morfología craneana de los félidos y otros mamíferos con dientes de sable ha sido estudiada utilizando diferentes enfoques y metodologías. Los estudios recientes de morfometría geométrica han analizado la vista lateral del cráneo y la mandíbula, encontrando que los tigres dientes de sable "derivados" se diferencian en varios aspectos de los félidos vivientes (*e.g.*, procesos coronoides pequeños, procesos mastoideos y mastoideos grandes). Estos caracteres están correlacionados con la presencia de caninos superiores muy hipertrofiados. En este trabajo, se analiza mediante morfometría geométrica la morfología craneana de las vistas dorsal y ventral del cráneo y de la vista lateral de la mandíbula, incluyendo una muestra amplia de félidos vivientes, machairodontinos, nimrávidos, creodontes y el marsupial dientes de sable *Thylacosmilus* Riggs. Nuestros resultados son congruentes con los obtenidos a partir de la vista lateral del cráneo: los tigres dientes de sable "primitivos" se ubican junto a los Felinae vivientes, pero los "derivados" se separan, dado que presentan distintas morfologías (*e.g.*, fosa temporal más pequeña, incisivos más grandes y procumbentes, procesos mastoideos más desarrollados). Sin embargo, los tigres diente de sable "derivados" comparten una serie de rasgos anatómicos (*e.g.*, paladares y caninos grandes) con los grandes félidos vivientes (*e.g.*, *Panthera* spp.), lo cual sugiere que podrían haber cazado grandes mamíferos. Esto muestra que el patrón de variación observado en los cráneos de estos mamíferos está relacionado con factores ecológicos. Sin embargo, se detectó que esta variación también posee un "componente" filogenético. Además, la forma del cráneo está correlacionada con el tamaño y el largo de los caninos, dos variables que muestran una estrecha covarianza a lo largo de la filogenia del grupo.

Key words. Sabretooth tigers. Carnivora. Thylacosmilidae. Morphometrics. Allometry. Comparative methods.

Palabras clave. Tigres dientes de sable. Carnivora. Thylacosmilidae. Morfometría. Alometría. Métodos comparativos.

Introducción

Los félidos vivientes, agrupados en la subfamilia Felinae, encarnan el estereotipo del mamífero depredador, dado que se alimentan básicamente de otros

vertebrados, especialmente mamíferos, a los que cazan empleando distintas estrategias (Ewer, 1973; Turner y Antón, 1997; Sunquist y Sunquist, 2002). El hábito depredador tiene un correlato en la estructura craneodentaria de dicho grupo, como la reducción de las superficies de trituración de la serie dentaria y el aumento de la longitud de las partes cortantes (molares postcarníceros y dientes carníceros, respectivamente), la presencia de caninos grandes, el acortamiento del rostro y el ensanchamiento de los arcos zigomáticos, entre otros (Ewer, 1973; Emerson y Radinsky, 1980). Estos rasgos les permiten poseer una fuerte mordida, útil para matar y procesar eficientemente presas que pueden superar el tamaño del mis-

¹División Mastozoología, Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"-CONICET, Av. Ángel Gallardo 470, 1405 Buenos Aires, Argentina.

protocyon@hotmail.com, elcaluche@hotmail.com

²Instituto de Botánica Darwinion, Labardén 200, casilla de correo 22, 1642 San Isidro, Buenos Aires, Argentina.

machemisquy@darwin.edu.ar

mo depredador (Sunquist y Sunquist, 2002). Esta morfología ha sido definida como un tipo ecológico-morfológico ("ecomorfo" "tigres dientes de sables", Martin, 1989; Van Valkenburgh, 2007), dentro del cual se han incluido carnívoros extinguidos para los que se interpreta una marcada especialización hacia la caza y el consumo de otros mamíferos.

Los félidos vivientes son un grupo muy uniforme en cuanto a su anatomía craneana. Sin embargo, en tiempos geológicos pasados, esta familia poseyó otros tipos morfológicos ("morfotipos") representados por la subfamilia Machairodontinae, la cual se caracteriza por tener caninos superiores hipertrofiados y comprimidos lateralmente (tipo "sable"), caninos inferiores reducidos, mandíbulas con procesos coronoideos muy reducidos y procesos mentonianos conspicuos y procesos mastoideos muy desarrollados, entre otros rasgos (Muñiz, 1845; Matthew, 1910; Kurtén, 1963; Emerson y Radinsky, 1980; Martin, 1989; Van Valkenburgh, 2007; Christiansen, 2008a; Slater y Van Valkenburgh, 2008). Se ha interpretado que estos félidos también habrían depredado otros mamíferos, en especial de mediano y gran tamaño, pero el tipo de mordida sería diferente al de sus parientes vivientes de caninos cónicos. Los félidos vivientes, por lo general, matan a sus presas mordiendo el cuello (o la nuca) causando severos traumas en las vértebras, la médula, los vasos sanguíneos y los nervios, o muerden la garganta o el hocico aplicando presión constante, causando sofocación y asfixia (Schaller, 1972; Akersten, 1985; Antón y Galobart, 1999; Sunquist y Sunquist, 2002; Antón *et al.*, 2004a; Salesa *et al.*, 2005a, 2005b). En cambio, los Machairodontinae o "tigres dientes de sable" habrían tenido un tipo de mordida (*canine-shear bite*) donde los caninos hipertrofiados se habrían usado, junto a la mandíbula inferior y los músculos abductores mandibulares y del cuello, para generar una acción cortante (Akersten, 1985; Antón y Galobart, 1999; Antón *et al.*, 2004a, 2004b; Salesa *et al.*, 2005a, 2005b). El mayor desarrollo de los incisivos, junto a la acción de los miembros anteriores, les habría servido para fijar y sostener a las presas (Muñiz, 1845; Gonyea, 1976; Biknevicius y Van Valkenburgh, 1996; Biknevicius *et al.*, 1996). Este tipo de mordida se dirigiría a la garganta, o al cuello en el caso de presas pequeñas, y sería más preciso y eficiente en términos de velocidad y seguridad para el depredador que los tipos de mordidas usados por los félidos vivientes (Akersten, 1985, *partim*; Antón y Galobart, 1999; Antón *et al.*, 2004a, 2004b; Salesa *et al.*, 2005a, 2005b; Christiansen, 2007; McHenry *et al.*, 2007).

Contrastando con la escasa disparidad morfológica de los Felinae, los Machairodontinae presentan una notable variabilidad, con cráneos de morfología poco "derivada" similares a los Felinae (*e.g.*, *Nimravides* spp., *Dinofelis* spp., *Paramachairodus* spp.) hasta formas extremas representadas por los géneros del AMEGHINIANA 47 (2), 2010

Pleistoceno, *Smilodon* Lund, 1842 y *Homotherium* Fabrini, 1890 (Emerson y Radinsky, 1980; Salesa *et al.*, 2005a, 2005b; Christiansen, 2008a, 2008b; Slater y Van Valkenburgh, 2008). A su vez, se han reconocido dos formas dentro de los macairodontinos: una con caninos tipo daga (*dirk-thoothed*) y otra con caninos tipo cimitarra (*scimitar-toothed*), que reflejarían distintas estrategias de caza (Kurtén, 1963; Martin, 1989). Los representantes con caninos tipo daga, como *Smilodon* y *Megantereon* spp., poseen miembros locomotores cortos y robustos, caninos muy largos y lateralmente muy comprimidos, con pequeños dentículos de esmalte en sus márgenes, mientras que las formas de caninos tipo cimitarra (*e.g.*, *Homotherium* y *Machairodus* spp.) poseen miembros más gráciles y largos y sus caninos son más cortos, con fuertes dentículos de esmalte (Kurtén, 1963; Martin, 1989). Sin embargo, recientemente fue descrito un nuevo taxón que combina una dentición de tipo cimitarra con un postcráneo comparable a los del tipo daga, lo que muestra que no es posible encasillarlos en esta clasificación dual (Martin *et al.*, 2000). Por otro lado, el morfotipo dientes de sable fue desarrollado por otros clados de mamíferos, como algunos creodontes (*Apataelurus* sp., *Machaeroides eothen* Matthew, 1909), la familia Nimravidae (entre los carnívoros) y los marsupiales Thylacosmilidae, los cuales también son interpretados como depredadores altamente especializados (Riggs, 1934; Gazin, 1946; Marshall, 1976; Emerson y Radinsky, 1980; Goin y Pascual, 1987; Martin, 1989; Argot, 2004; Van Valkenburgh, 2007).

Dos trabajos publicados recientemente analizaron la morfología de los macairodontinos, de otros mamíferos con caninos de sable y de los felinos vivientes, utilizando morfometría geométrica de la vista lateral del cráneo y la mandíbula (Christiansen, 2008a; Slater y Van Valkenburgh, 2008). Estos autores reconocieron la mayoría de los rasgos típicos del morfotipo dientes de sable, que habían sido definidos con enfoques descriptivos o con morfometría tradicional basada en medidas lineales. Además, encontraron que los tigres dientes de sable más basales comparten el espacio morfométrico con los felinos vivientes. Según sus resultados, los cambios anatómicos presentes en el cráneo de estos grupos estarían asociados a la hipertrofia de los caninos superiores, lo que requiere una mayor apertura de la boca y altera la geometría, la posición y el tamaño relativo de los músculos abductores mandibulares.

En este trabajo se estudia la morfología craneana de los félidos vivientes y fósiles, así como la de otros clados con morfotipos de diente de sable, con el objeto de explorar la relación del cambio de forma con distintos factores, como el tamaño, la función (uso del cráneo durante la caza) y los patrones filogenéticos. Este estudio complementa los trabajos reciente-

Tabla 1. Listado de los taxones utilizados en los análisis / *list of taxa used in the analyses*. **CD**, vista dorsal del cráneo / *dorsal view of the skull*; **CV**, vista ventral del cráneo / *ventral view of the skull*; **ML**, vista lateral de la mandíbula / *lateral view of the mandible*; **n**, tamaño de la muestra / *sample size*.

Especie	Grupo	n	CD	CV	ML	Referencias
<i>Acinonyx jubatus</i> (Schreber)	Felinae	4	x	x	x	
<i>Panthera leo</i> (Linnaeus)	Felinae	4	x	x	x	
<i>Panthera tigris</i> (Linnaeus)	Felinae	4	x	x	x	
<i>Panthera pardus</i> (Linnaeus)	Felinae	4	x	x	x	
<i>Panthera uncia</i> (Schreber)	Felinae	4	x	x	x	
<i>Panthera onca</i> (Linnaeus)	Felinae	4	x	x	x	
<i>Neofelis nebulosa</i> (Griffith)	Felinae	4	x	x	x	
<i>Puma concolor</i> (Linnaeus)	Felinae	4	x	x	x	
<i>Lynx rufus</i> (Schreber)	Felinae	5	x	x	x	
<i>Lynx canadensis</i> Kerr	Felinae	4	x	x	x	
<i>Lynx lynx</i> (Linnaeus)	Felinae	1	x	x	x	
<i>Felis catus</i> Linnaeus	Felinae	4	x	x	x	
<i>Leptailurus serval</i> (Schreber)	Felinae	1	x	x	x	
<i>Leopardus pardalis</i> (Linnaeus)	Felinae	4	x	x	x	
<i>Leopardus colocolo</i> (Molina)	Felinae	6	x	x	x	
<i>Leopardus wiedii</i> (Schinz)	Felinae	5	x	x	x	
<i>Leopardus tigrinus</i> (Schreber)	Felinae	5	x	x	x	
<i>Leopardus geoffroyi</i> (d'Dorbigny y Gervais)	Felinae	4	x	x	x	
<i>Herpailurus yagouaroundi</i> (Geoffroy)	Felinae	4	x	x	x	
<i>Barbourofelis fricki</i> Schultz <i>et al.</i> , 1970	Nimravidae	1	x	x	x	Schultz <i>et al.</i> , 1970
<i>Barbourofelis lovei</i> Baskin, 1981	Nimravidae	2	x	x	x	Bryant, 1988
<i>Barbourofelis morrissi</i> Schultz <i>et al.</i> , 1970	Nimravidae	1	x	x	x	Schultz <i>et al.</i> , 1970
<i>Barbourofelis whitfordi</i> (Barbour y Cook, 1915)	Nimravidae	1			x	Schultz <i>et al.</i> , 1970
<i>Dinictis felina</i> Leidy, 1854	Nimravidae	3			x	Matthew, 1910
<i>Homotherium ischyryus</i> (Merriam, 1905)	Machairodontinae	1		x		
<i>Homotherium crenatidens</i> Fabrini, 1890	Machairodontinae	1			x	Galobart <i>et al.</i> , 2003
<i>Homotherium problematicus</i> Collings, 1972	Machairodontinae	1			x	Collings, 1972
<i>Homotherium serum</i> Cope, 1893	Machairodontinae	6	x	x	x	Meade, 1965; Martin <i>et al.</i> , 1988
<i>Homotherium</i> sp.	Machairodontinae	1			x	
<i>Hoplophoneus dakotensis</i> (Hatcher, 1895)	Nimravidae	1			x	
<i>Hoplophoneus mentalis</i> Sinclair, 1921	Nimravidae	1			x	
<i>Hoplophoneus primaevus</i> (Leidy, 1851)	Nimravidae	3	x	x	x	Matthew, 1910
<i>Machaeroides eothen</i> Matthew, 1909	Creodonta	1			x	Gazin, 1946
<i>Machairodus aphanistus</i> (Kaup, 1833)	Machairodontinae	1			x	Antón <i>et al.</i> , 2004a
<i>Megantereon cultridens</i> (Cuvier, 1824)	Machaerodontinae	1		x	x	Christiansen y Adolfsen, 2007
<i>Nimravides</i> sp.	Machaerodontinae	2		x	x	
<i>Nimravides pedionomus</i> (Macdonald, 1948)	Machaerodontinae	1			x	Rothwell, 2003
<i>Nimravus brachyops</i> (Cope, 1878)	Nimravidae	4	x	x		
<i>Pantera atrox</i> (Leidy, 1853)	Felinae	2	x	x	x	Merriam y Stock, 1932
<i>Pseudaelurus intrepidus</i> (Leidy, 1858)	Felidae	1			x	Rothwell, 2003
<i>Pseudaelurus marshi</i> (Thorpe, 1922)	Felidae	1			x	Rothwell, 2003
<i>Smilodon fatalis</i> (Leidy, 1868)	Machaerodontinae	7	x	x	x	Cope, 1880; Matthew, 1910; Merriam y Stock, 1932
<i>Smilodon gracilis</i> (Cope, 1880)	Machaerodontinae	1			x	
<i>Smilodon populator</i> Lund, 1842	Machaerodontinae	6	x	x	x	
<i>Thylacosmilus atrox</i> Riggs, 1934	Sparassodonta	1	x		x	
<i>Xenosmilus hodsonae</i> Martin <i>et al.</i> , 2000	Machaerodontinae	2	x	x	x	

mente publicados y permite visualizar los cambios en “tres dimensiones” que ocurren en el cráneo de estos mamíferos.

Materiales y métodos

En el presente análisis se incluyeron ejemplares de todas las especies de félidos vivientes de gran tamaño, así como una buena representación de pequeños félidos y de grupos fósiles (tabla 1; apéndice 1). De estos últimos, analizamos varios félidos Machairodontinae (*Smilodon*, *Xenosmilus* Martin *et al.*, 2000, *Homotherium*, *Megantereon* spp., *Machairodus* spp., *Nimravides* spp.), Nimravidae (*Dinictis* spp., *Nimravus* sp., *Hoplophoneus* spp., *Barbourofelis* Schultz *et al.*, 1970), otros félidos fósiles (*Pseudaelurus* spp., *Panthera atrox* (Leidy, 1853)), marsupiales Thylacosmilidae (*Thylacosmilus* Riggs, 1934) y Creodonta (*Machaeroides eothen* Matthew, 1909). Se utilizaron también algunas imágenes tomadas de la bibliografía (tabla 1), siguiendo a Slater y Van Valkenburgh (2008). Los individuos estudiados son ejemplares adultos, con la dentición ubicada en su posición definitiva y se intentó incluir el mismo número de especímenes para cada sexo por especie.

En este trabajo se utilizan las expresiones “pequeños félidos” y “panterinos” para hacer referencia a los dos grandes clados de los Felinae vivientes.

Todos los cráneos fueron orientados en vista dorsal y ventral antes de ser fotografiados ubicando el paladar paralelo al plano horizontal. En el caso de la mandíbula, se orientó en vista lateral, utilizando el plano sagital de la rama horizontal. Las imágenes tomadas de la bibliografía estaban ubicadas de la misma forma que los otros materiales.

Se llevaron a cabo tres análisis morfométricos simultáneos a partir de una serie de marcos anatómicos fijos (*landmarks*) y marcos anatómicos deslizantes (*semi-landmarks*) definidos para cada una de las vistas craneanas. Los *landmarks* utilizados corresponden a los de tipo 1 y 2 de Bookstein (1991) y los *semi-landmarks* al tipo 3 de este mismo autor (véase también Bookstein, 1997). La ubicación de los *landmarks* y *semi-landmarks* en cada vista se muestran en la figura 1 y se encuentran definidos en la tabla 2.

Con el objeto de ubicar los *semi-landmarks* de forma consistente entre los distintos especímenes, se utilizó el programa MakeFan6 (Sheets, 2003) que traza líneas guía a lo largo de una recta o en curvas, facilitando así la ubicación de los puntos. Los archivos de imágenes fueron generados con el software tpsUTIL 1.40 (Rohlf, 2008). Tanto los *landmarks* como los *semi-landmarks* se digitalizaron mediante el programa tpsDIG 2.10 (Rohlf, 2006). Las configuraciones de *landmarks* de cada vista fueron superpuestas utilizando

do un análisis generalizado de Procrustes (*GPA o Generalized Procrustes Analysis*; Goodall, 1991; Rohlf, 1999) para eliminar los efectos de traslación, rotación y escala. En el caso de los *semi-landmarks*, se usó como criterio de deslizamiento la minimización de la energía de deformación (*Minimize Bending Energy*; Bookstein, 1997) que consiste en deslizar los *semi-landmarks* hasta lograr minimizar la energía de deformación de la función TPS (*Thin-plate spline*; Bookstein, 1989), buscando de esta forma suavizar la deformación entre curvas (Pérez *et al.*, 2006). En este análisis se realizaron 40 iteraciones (*i.e.*, los *semi-landmarks* se deslizaron 40 veces). Las coordenadas de todos los especímenes alineados se compararon utilizando como método de deformación la función TPS. De esta forma se calcularon las deformaciones parciales (*Partial Warps*) y sus componentes principales o deformaciones relativas (*Relative Warps*). También se obtuvieron las cuadrículas de deformación que describen gráficamente la variación entre ejemplares y el tamaño del centroide para cada vista de cada individuo. Todo esto se llevó a cabo mediante el programa tpsRELW 1.45 (Rohlf, 2007a).

Con la vista lateral de la mandíbula se efectuaron dos análisis, uno donde se incluyeron todos los *landmarks* y *semi-landmarks* definidos y se analizaron sólo los Felidae y Nimravidae y otro donde se excluyeron los *landmarks* 6 y 7, pero se analizaron también *Thylacosmilus* y *Machaeroides eothen*. Debido a que en estos dos taxones los molares inferiores son principalmente sectoriales (tipo carnívoros), cada espécimen fue incluido dos veces en el mismo análisis. En un caso se tomó como carnívoros el último molar (el más grande y cercano al cóndilo articular), ya que biomecánicamente es el que más se acerca en función al m1 en Carnívora (Werdelin, 1986). Sin embargo, el molar precedente pudo haber contribuido en la función de corte por lo que el “locus sectorial” no estaría limitado a un diente en particular y no sería estrictamente comparable al de los Carnívora. Para evaluar esta posibilidad, en el segundo análisis se consideró que el “molar carnívoros” abarcaba los dos últimos molares.

Se realizó un análisis de regresión de la forma (*i.e.*, la deformación parcial) contra el tamaño del centroide para evaluar la influencia del tamaño en la forma, utilizando el programa tpsRegr 1.34 (Rohlf, 2007b). También se realizaron correlaciones y análisis de regresión bivariados entre el tamaño del centroide y los valores de aquellos componentes principales que mostraron patrones de variación (véase Slater y Van Valkenburgh, 2008; Christiansen, 2008a).

Con el objetivo de explorar el efecto o la señal del patrón filogenético en la evolución de la forma y del tamaño, se utilizó una hipótesis filogenética (figura 2), basada en distintas fuentes bibliográficas: Bryant (1996), Turner y Antón (1997), Martin (1998), Antón

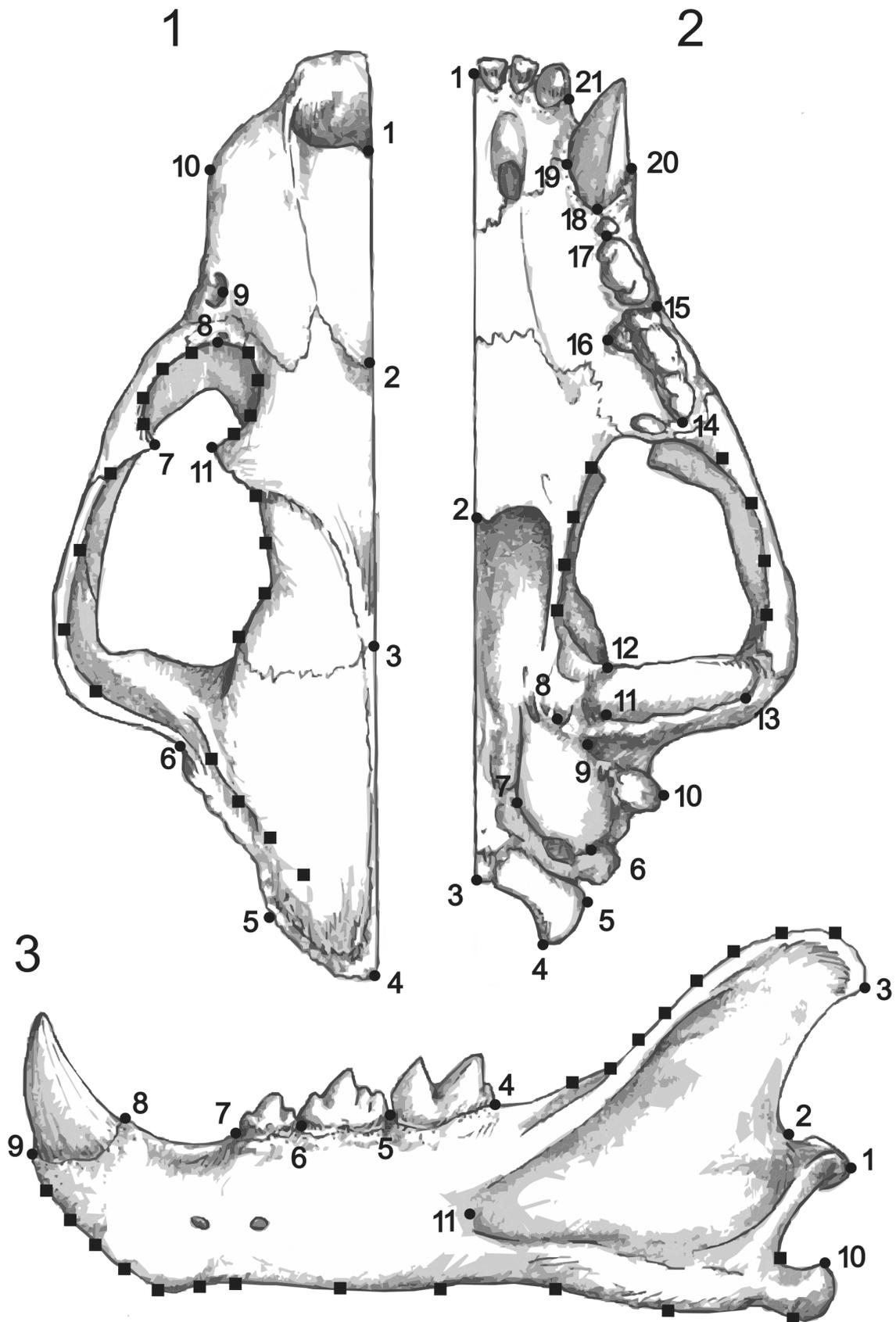


Figura 1. Ubicación de los landmarks y semi-landmarks utilizados / placement of landmarks and semi-landmarks. 1, cráneo en vista dorsal / skull, dorsal view. 2, cráneo en vista ventral / skull, ventral view. 3, mandíbula en vista lateral / mandible, lateral view. ■: semi-landmarks. ●: landmarks. Referencias en tabla 2 / references in table 2.

Tabla 2. Definición de los *landmarks* utilizados (ubicación en la figura 1) / *definition of the landmarks used (location in figure 1).*

 Vista dorsal del cráneo (figura 1.1)

- 1: Extremo anterior de los nasales sobre la sutura internasal.
 - 2: Extremo caudal de los nasales sobre la sutura internasal.
 - 3: Contacto entre frontales y parietales.
 - 4: Extremo caudal de la cresta sagital.
 - 5: Punto de mayor convexidad de la cresta lambdoidea.
 - 6: Base de los procesos cigomáticos del temporal.
 - 7: Ápice del proceso postorbitario del frontal.
 - 8: Extremo anterointerno de la órbita, sobre el foramen lacrimal.
 - 9: Foramen infraorbitario.
 - 10: Punto más lateral del rostro a nivel de los caninos.
 - 11: Ápice del proceso postorbiratio del yugal.
-

 Vista ventral del cráneo (figura 1.2)

- 1: Extremo anterior de los premaxilares sobre la sutura interpremaxilar.
 - 2: Extremo caudal del paladar sobre la sutura interpalatina.
 - 3: Borde ventral del foramen magnum sobre el plano sagital del cráneo.
 - 4: Extremo caudal de los cóndilos.
 - 5: Extremo lateral de los cóndilos.
 - 6: Extremo caudal de la bula timpánica, sobre la sutura con el proceso paraoccipital.
 - 7: Angulo mediocaudal de la bula timpánica.
 - 8: Extremo anterior de la bula timpánica, sobre la abertura del tubo de Eustaquio.
 - 9: Borde lateral de la bula timpánica sobre la mitad de la abertura del meato auditivo externo.
 - 10: Ápice del proceso mastoideo.
 - 11: Ápice del proceso postglenoideo.
 - 12: Ángulo anterointerno de la cavidad glenoidea.
 - 13: Ángulo anteroexterno de la cavidad glenoidea.
 - 14: Extremo distal del P4.
 - 15: Extremo mesiolabial del P4.
 - 16: Extremo mesiolingual del protocono del P4.
 - 17: Extremo mesial del P3.
 - 18: Extremo distal del C1.
 - 19: Borde mesiolingual del C1.
 - 20: Borde mesiolabial del C1.
 - 21: Extremo lateral del I3.
-

 Vista lateral de la mandíbula (figura 1.3)

- 1: Extremo caudal del cóndilo mandibular.
 - 2: Punto mas cóncavo de la escotadura sigmoidea dorsal.
 - 3: Ángulo dorsocaudal del proceso coronioideo.
 - 4: Extremo distal del molar carnicero inferior.
 - 5: Extremo mesial del molar carnicero inferior.
 - 6: Extremo mesial del cuarto premolar.
 - 7: Extremo mesial de la serie premolar.
 - 8: Extremo distal del c1.
 - 9: Extremo mesial del c1.
 - 10: Extremo caudal del proceso angular.
 - 11: Borde anterior de la fosa masetérica.
-

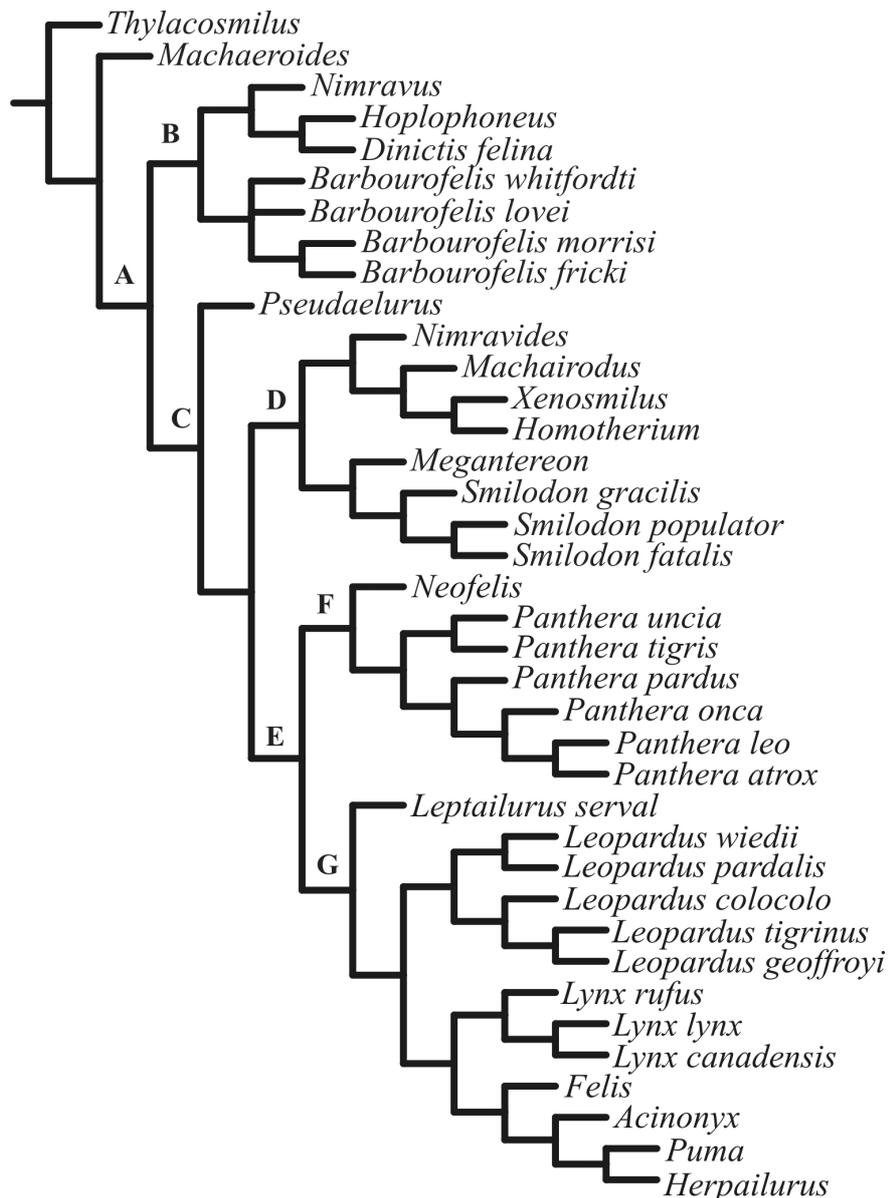


Figura 2. Árbol filogenético de los taxones incluidos en este trabajo / *phylogenetic tree of the studied taxa*. A, Carnivora; B, Nimravidae; C, Felidae; D, Machairodontinae; E, Felinae; F, "panterinos"; G, "pequeños félidos".

et al. (2004b), Barnett *et al.* (2005), Johnson *et al.* (2006) y Slater y Van Valkenburgh (2008). Las optimizaciones del tamaño del centroide, del largo de los caninos superiores y de los componentes relevantes sobre la filogenia de la figura 2 fueron utilizadas para explorar los cambios de tamaño y forma a lo largo de la evolución de estos grupos.

La presencia de "señal" filogenética en el tamaño del centroide, los primeros tres componentes de los análisis de forma y el largo de los caninos fue puesta a prueba permutando al azar 20.000 veces los valores de estas variables entre los taxones de la filogenia (figura 2), calculando la cantidad de pasos de cada carácter en cada permutación. De esta forma, es posible calcular la probabilidad de obtener la cantidad de pa-

sos de las variables originales (sin permutar) en la filogenia utilizada.

Con el fin de explorar si la filogenia tiene un efecto sobre las correlaciones realizadas entre la forma, el tamaño y el largo de los caninos, se siguieron dos enfoques diferentes. Por un lado, se utilizó el método "Phylogenetic Eigenvector Regression" de Diniz Filho *et al.* (1998), el cual extrae de las variables el componente filogenético y con los residuos vuelve a realizar los análisis de correlación/regresión. Por otra parte, se usó un enfoque recientemente desarrollado por Giannini y Goloboff (2007) llamado "Correlación Filogenética de Respuesta Demorada", en el cual se analiza la covarianza de los cambios de dos caracteres sobre las ramas de una filogenia.

Resultados

Análisis de la forma

Los dos primeros componentes del análisis de la vista dorsal del cráneo explican más del 55% de la varianza (29,67% y 27,10%, respectivamente; figura 3.1). El primer componente distribuye todos los taxones, ubicándose los “pequeños félicos” hacia la izquierda (valores negativos) y los “panterinos” en el medio y a la derecha (valores positivos) junto a los distintos tigres dientes de sable. Estos grupos se superponen entre sí, pero algunos tigres dientes de sable tienden a estar concentrados más hacia la derecha (e.g., *Homotherium*, *Xenosmilus*, *Smilodon*). Hacia el extremo izquierdo del componente 1 se observa un aumento del volumen de la caja craneana, lo que oculta en parte la fosa temporal y genera una constricción postorbitaria muy poco marcada, el rostro tiende a acortarse y angostarse, las crestas lambdoideas se reducen y las órbitas son más grandes y tienden a hacerse más convergentes. Hacia el extremo derecho del componente 1, la caja craneana se reduce de tamaño, se profundiza la constricción postorbitaria, se desarrollan las crestas lambdoideas, se alargan los nasales, el rostro se ensancha y se alarga y las órbitas se reducen, tomando una posición algo más lateral (figura 3.1).

El componente 2 separa hacia arriba, con valores más positivos, a *Barbourofelis fricki* Schultz *et al.*, 1970, *B. lovei* Baskin, 1981 y *Thylacosmilus* por presentar cráneos más cortos producto de un acortamiento que afecta a la caja craneana, incluyendo la constricción postorbitaria, aunque también hay ensanchamiento y alargamiento de la región frontal (figura 3.1). La constricción postorbitaria es menos marcada en estos taxones. Los “pequeños félicos” tienden a tener valores más altos para este componente que los “panterinos” (figura 3.1).

El tercer componente explica el 12,02% de la varianza y muestra a *Homotherium*, *Xenosmilus*, *Smilodon* y *B. lovei* con valores más positivos, por presentar cráneos más angostos, con una menor proyección lateral de las arcadas zigomáticas. Los componentes restantes no mostraron ningún patrón de agrupamiento.

En el análisis de la vista ventral del cráneo, los dos primeros componentes explican más del 60 % de la varianza total (41,76% y 19,39%, respectivamente; figura 3.2). El componente 1 agrupó los taxones de manera similar al mismo componente de la vista dorsal, con los “pequeños félicos” hacia la derecha y los “panterinos” en el centro y la izquierda del mismo, pero los tigres dientes de sable están prácticamente contenidos en la distribución de los félicos vivientes, superponiéndose especialmente con los “panterinos”. En el extremo derecho (valores positivos), el

paladar es más corto y angosto, el canino más pequeño y el P4 es más corto. El basicráneo es más alargado y ancho, lo cual se refleja también en las bulas timpánicas más grandes, el proceso mastoideo es largo, pero poco proyectado lateralmente. Los cóndilos occipitales son más anchos y comprimidos anteroposteriormente y su extremo medial se inclina suavemente en sentido anterior. Hacia el extremo izquierdo de este componente se observa una tendencia contraria: paladares largos y anchos, C1 más grande y P4 largo, basicráneo corto y angosto, bulas pequeñas, procesos mastoideos anteroposteriormente cortos, pero muy desarrollados en sentido lateral. Los cóndilos occipitales son más cortos en sentido transversal, pero más expandidos anteroposteriormente y su parte medial se inclina posteriormente (figura 3.2).

El segundo componente separa, en la mitad superior del gráfico, a *Homotherium*, *Smilodon*, *Xenosmilus* y *Barbourofelis* del resto de los taxones por presentar una expansión anterior y lateral de la región premaxilar del paladar, el paladar comprimido transversalmente detrás de los caninos, los caninos largos y comprimidos transversalmente, el P3 reducido, el P4 angosto (con protocono muy reducido o ausente) y orientado más paralelo al eje del dentario, la cavidad glenoidea más robusta, la fosa temporal corta y angosta (los arcos zigomáticos poco expandidos en sentido lateral), los procesos mastoideos muy desarrollados y los cóndilos occipitales desplazados caudalmente (figura 3.2). El componente 3 explica el 10,24% de la varianza y separa a los nimrávidos en el extremo superior del gráfico, por presentar un acortamiento notable del paladar a lo largo de la línea media. El resto de los componentes no mostró ningún patrón de agrupamiento.

Los componentes 1 y 2 del análisis de la vista lateral de la mandíbula explican más del 70% de la varianza total (59,46% y 11,46%, respectivamente; figura 4). El primer componente separa a los félicos vivientes, que se ubican a la derecha del eje, de los tigres dientes de sable, que se ubican a la izquierda del eje, aunque algunos no tan extremos [*Nimravides* spp., *Dinictis* spp., *Machairodus aphanistus* (Kaup, 1833)] se sitúan junto a los “panterinos”. Hacia el extremo izquierdo (valores negativos) se registra un aumento de tamaño del proceso mentoniano, una reducción del proceso coronoides, un aumento de tamaño y desplazamiento caudal del carnívero, un aumento de la altura de la implantación de los incisivos, un desplazamiento caudal del borde anterior de la fosa masetérica y un desplazamiento ventral del proceso angular. Hacia el extremo derecho del eje ocurre lo contrario; los Felinae tienen procesos coronoides grandes, carecen de proceso mentoniano, el m1 se ubica más anteriormente y no hay proyección ventral del proceso mentoniano. El félico basal *Pseu-*

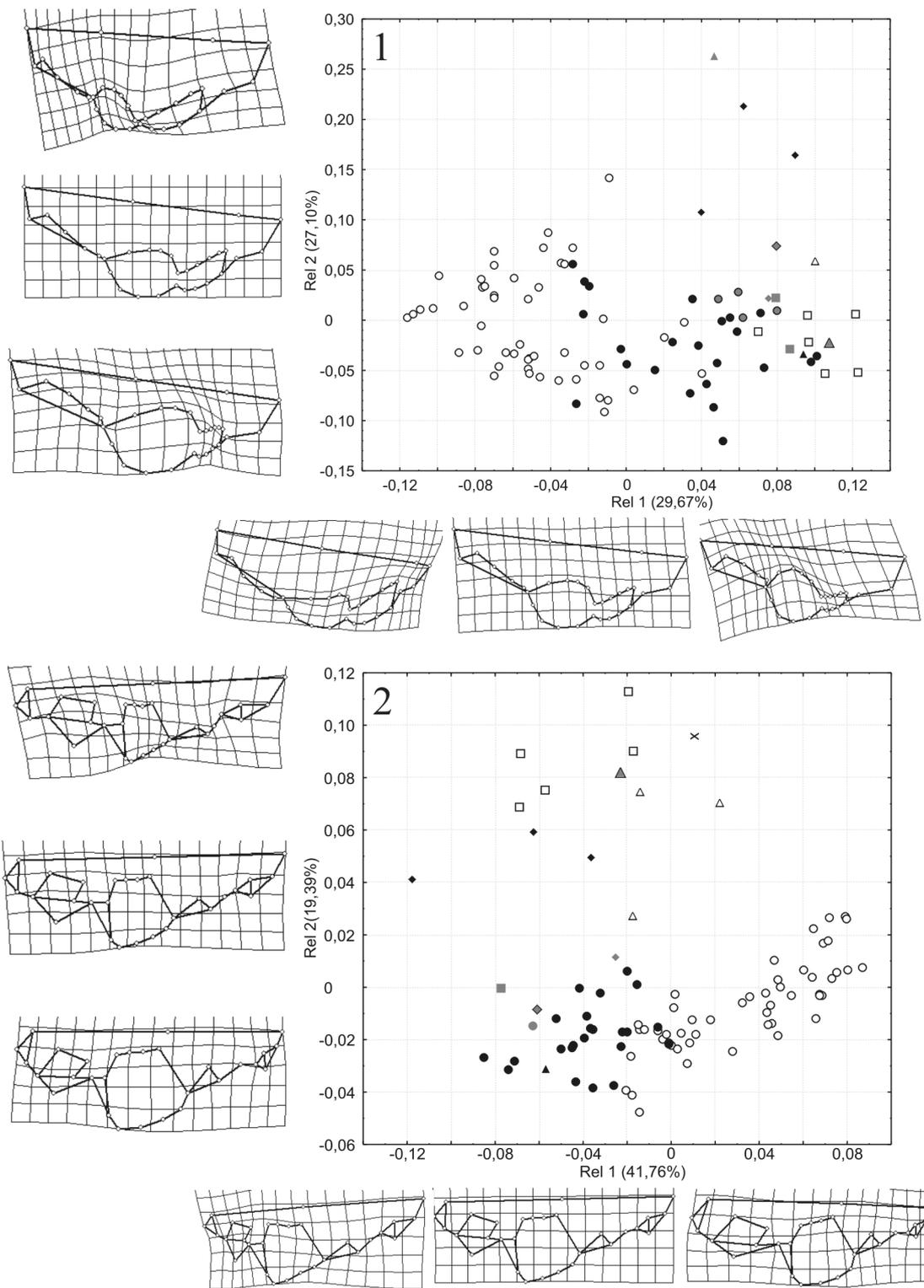


Figura 3. Análisis de las deformaciones relativas (*relative warps*) de la vista dorsal y ventral del cráneo / *relative warp analyses of the dorsal and ventral view of the skull*. *Rel*: relative warp; (%): porcentaje de variación explicada / *percentage of explained variance*. ○: “pequeños félidos” / “*small felids*”; ●: “panterinos” / “*panterines*”; □: *Smilodon*; △: *Homotherium*; ▲: *Xenosmilus*; ◆: *Barbourofelis*; ▲: *Dinictis*; ◆: *Nimravides*; ●: *Nimravus*; ■: *Hoplophoneus*; ◆: *Panthera atrox*; ▲: *Thylacosmilus*; ×: *Megantereon*.

daelurus spp. se ubica junto a los félidos vivos. Los tigres dientes de sable con morfología más extrema son *Thylacosmilus*, *B. fricki* Schultz et al., 1970, *B.*

lovei y *Hoplophoneus* spp., que se ubican en el extremo izquierdo de este componente, mientras que *Machae-roides eothen* lo hace junto a *Smilodon* y *Homotherium*

en la parte media del mismo (figura 4). El componente 2 separa con valores muy positivos a *Hoplophoneus* spp. en el extremo superior y con valores negativos en el extremo inferior del gráfico a *Machaeroides eothen* y, en menor medida, a *Smilodon*. *Hoplophoneus* spp. presenta mandíbulas más cortas, ramas horizontales más rectas y altas y la parte posterior (proceso coronoide, proceso angular y fosa masetérica) rotada levemente hacia atrás, mientras que *Smilodon* y *Machaeroides eothen* poseen mandíbulas más largas (por una expansión entre los caninos y los carníceros), con ramas horizontales más bajas y curvadas y la región posterior rotada anteriormente (figura 4). El resto de los componentes no mostró ningún patrón de agrupamiento.

Un análisis realizado con la vista lateral de la mandíbula, pero incluyendo sólo a los representantes del orden Carnivora y *landmarks* en el extremo mesial del p4 y de la serie premolar (véase Materiales y métodos), dio resultados similares a los aquí descriptos.

Tamaño, forma y largo de los caninos

El análisis alométrico de la vista dorsal del cráneo indica que hay una relación significativa (Goodall F-test: $F = 77,4069$, $p. < 0,0001$) entre la forma (definida por las deformaciones parciales) y el tamaño (definido por el tamaño del centroide), que explica el 24,22% de la varianza. El cambio de forma explicado por el tamaño se corresponde en gran medida con lo observado a lo largo del componente 1 (figura 3.1), el aumento de tamaño está asociado a un crecimiento en largo y ancho del rostro, a la reducción de las órbitas, a la reducción del tamaño de la caja craneana, a la compresión de la constricción postorbitaria y a un mayor desarrollo de las crestas lambdoideas. Consecuentemente, en los análisis bivariados, el componente 1 es el único que está correlacionado con el tamaño ($r = 0,86$, $p. < 0,000001$).

La morfología de la vista ventral del cráneo también muestra una correlación con el tamaño (Goodall F-test: $F = 33,2579$, $p. < 0,0001$), explicando el 28,19% del total de la varianza. Al aumentar el tamaño, el paladar se hace más grande y ancho, la región incisiva del mismo se agranda, los P4 se alargan y ubican más parasagitalmente, los caninos y los procesos mastoideos aumentan de tamaño, el largo del basicráneo y de las fosas mesopterigoideas se reduce, estas últimas además se angostan en su extremo anterior, las cavidades glenoideas se ensanchan y los cóndilos occipitales cambian de posición. Al igual que lo que ocurre con la vista dorsal, estos cambios de forma se corresponden en gran medida a lo observado en el componente 1 (figura 3.2). En los análisis bivariados se observó una buena correlación entre el tamaño del

centroide y el componente 1 ($r = -0,78$, $p. < 0,000001$) y moderada a baja con el componente 3 ($r = -0,31$, $p. = 0,0031$). Esta última correlación no es significativa con el ajuste de Bonferroni ($p. = 0,0027$).

El análisis alométrico de la mandíbula muestra que hay una relación significativa (Goodall F-test: $F = 17,9582$, $p. < 0,0001$) entre la forma y el tamaño, aunque éste solo explica el 14,05% de la varianza total. Al aumentar el tamaño se observa un desarrollo del proceso mentoniano y una reducción del proceso coronoideo, el margen alveolar de los incisivos se eleva y hay un desplazamiento distal y un aumento de tamaño del m1. También se retrae el borde anterior de la mandíbula. Esto es coherente con lo observado al correlacionar el componente 1 con el tamaño del centroide, que resulta en una correlación negativa ($r = -0,42$, $p. < 0,0001$). El componente 2 muestra una correlación positiva ($r = 0,21$, $p. = 0,027$), aunque no es significativa con el ajuste de Bonferroni ($p. = 0,0027$).

El largo del canino se correlacionó significativamente con el primer componente de las tres vistas estudiadas, positivamente con la vista dorsal del cráneo ($r = 0,87$, $p. < 0,00001$) y negativamente con la vista ventral del cráneo y la mandíbula ($r = -0,81$, $p. < 0,00001$ y $r = -0,77$, $p. < 0,00001$, respectivamente). Los componentes 2 de las vistas ventral y dorsal del cráneo están correlacionados positivamente con el largo del canino ($r = 0,51$, $p. = 0,0003$ y $r = 0,51$, $p. = 0,0037$, respectivamente), pero con el ajuste de Bonferroni, el componente 2 de la vista dorsal deja de ser significativo ($p. = 0,0027$).

Las regresiones múltiples, incluyendo el tamaño del centroide y el largo de los caninos como variables independientes y el componente 1 como dependiente, presentaron un mejor ajuste, en cuanto al r y al porcentaje de variación explicada, que las regresiones simples en el caso de la vista dorsal del cráneo (0,91% y 84,3%, respectivamente) y la vista lateral de la mandíbula (0,87% y 57,89%). Esto no ocurre con los componentes 1 y 2 de la vista ventral y el 2 de la dorsal del cráneo, donde el aporte del tamaño no es significativo.

El tamaño del centroide y el largo de los caninos se encuentran correlacionados positivamente en las dos vistas del cráneo y la vista lateral de la mandíbula ($r = 0,70-0,84$, $p. < 0,00001$).

Filogenia, forma y tamaño

El tamaño del centroide, los primeros tres componentes de la vista ventral del cráneo y los dos primeros componentes de la mandíbula, así como el primero de la vista dorsal del cráneo, mostraron una asociación significativa ($p. < 0,007$) con la hipótesis fi-

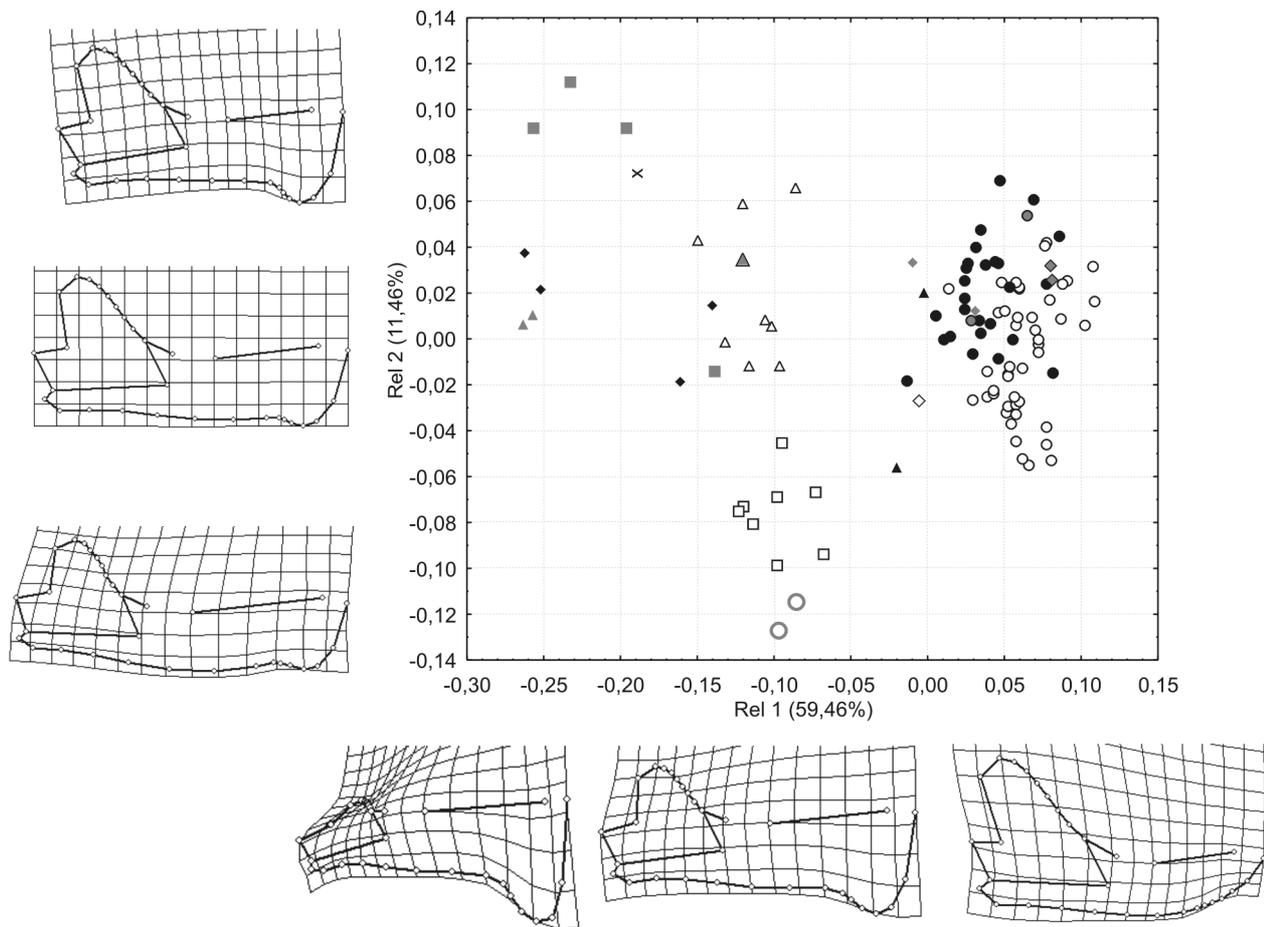


Figure 4. Análisis de deformaciones relativas (*relative warps*) a partir de la vista lateral de la mandíbula / *relative warp analyses of the lateral view of the mandible*. Rel: *relative warp*; (%): porcentaje de variación explicada / *percentage of explained variance*. ○: "pequeños félicos" / "small felids"; ●: "panterinos" / "panterines"; □: *Smilodon*; △: *Homotherium*; ▲: *Xenosmilus*; ◆: *Barbourofelis*; ▲: *Dinictis*; ◆: *Nimravides*; ■: *Hoplophoneus*; ◆: *Panthera atrox*; ▲: *Thylacosmilus*; ×: *Megantereon*; ○: *Machaeroides*; ◆: *Machairodus*; ●: *Pseudaelurus*.

logenética de la figura 2. El largo de los caninos superiores sólo dio valores significativos con respecto al muestreo taxonómico incluido en la vista ventral del cráneo, pero no con las otras dos vistas.

La optimización de los tamaños del centroide en la filogenia mostró un incremento en *Barbourofelis*, en la base del clado de los Machairodontinae, en *Smilodon*, en el clado *Machairodus* spp. + (*Xenosmilus* + *Homotherium*), en *Panthera tigris* Linnaeus, en *P. leo* Linnaeus + *P. atrox* y en *P. atrox*. Dentro del clado de los "pequeños félicos" se detectó un aumento de tamaño en *Leopardus pardalis* Linnaeus, *Lynx lynx* Linnaeus y *Puma* Jardine. Se observaron disminuciones de tamaño en *Machaeroides eothen*, en los Nimravinae, en la base del clado de los "pequeños félicos" y en varias de sus ramas terminales. No todos los tamaños del centroide derivados de las distintas vistas cambiaron en las mismas ramas, pero sólo en dos casos (*Nimravus* spp. y *B. morrisoni* Schultz et al., 1970) hay cambios contradictorios (en *Nimravus* spp. aumenta y en *B. morrisoni* disminuye).

En cuanto a la vista dorsal, se observaron de forma independiente valores altos del componente 1 en *B. lovei*, *Dicnictis* spp. + *Hoplophoneus* spp., en Machairodontinae y en algunos "panterinos" (*P. tigris*, *P. atrox*, *P. leo*), mientras que en la base de Felinae y especialmente en el clado de los pequeños félicos, se observó una disminución considerable de los valores de este componente. El componente 2 muestra un aumento considerable en *B. fricki* y una disminución clara en la base del clado de los félicos vivos, mientras que el componente 3 aumenta considerablemente en *B. lovei* y en los Machairodontinae (especialmente en *Xenosmilus*, *Homotherium* y *Smilodon*), mientras que disminuye en Felinae.

El componente 1 de la vista ventral mostró, principalmente, aumentos entre los Machairodontinae y del clado de *Panthera* Oken y disminuciones dentro del grupo de los pequeños félicos. El componente 2 mostró un aumento conspicuo en *Barbourofelis* y los Machairodontinae "avanzados" (i.e., *Xenosmilus*, *Homotherium*, *Smilodon*, *Megantereon* spp.). Los Nimravi-

dae presentaron los valores más altos en el componente 2. Estos valores elevados del componente 2 se optimizaron como sinapomorfías de *Barbourofelis* y *Dinictis* spp., pero no como sinapomorfías del nodo basal del grupo.

En cuanto a la forma de la mandíbula, se observó un aumento del componente 1 en la base de Felidae y una reversión a valores más bajos dentro de Machairodontinae, siendo estos valores comparables a los observados en los Nimravidae y *Machaeroides*. El componente 2 mostró un aumento en el nodo que une a Felidae y Nimravidae, una disminución en *Smilodon* y numerosos cambios autapomórficos.

En las ramas terminales, principalmente, se observaron cambios en el largo de los caninos, con disminuciones en varios de los félidos vivos y aumentos en *P. atrox*, *P. tigris*, *Puma*, *Acinonyx* Brookes, *L. pardalis* y *Neofelis* Gray. El aumento del largo de los caninos fue conspicuo en *Barbourofelis* (especialmente *B. morrisoni* y *B. fricki*), *Hoplophoneus* spp. y *Smilodon*.

Según el método de correlación demorada (Gianini y Goloboff, 2007), sólo el componente 1 de la vista dorsal del cráneo presentó una correlación significativa con el tamaño ($r = 0,519-0,740$, $p < 0,002$). Con respecto al largo del canino, sólo el componente 1 de la vista ventral está significativamente correlacionado con el tamaño ($r = -0,732/-0,465$, $p = 0,009$). El tamaño del centroide y el largo del canino mostraron correlaciones significativas en los análisis de la vista ventral del cráneo y la vista lateral de la mandíbula, pero no con la vista dorsal del cráneo.

Utilizando el método "Phylogenetic Eigenvector Regression" (Diniz Filho *et al.*, 1998) observamos prácticamente el mismo patrón con respecto al tamaño, donde la mayoría de las correlaciones no son significativas, pero sí lo es la correlación del componente 1 de las vistas dorsal y ventral del cráneo con el tamaño del centroide ($r = 0,735$, $p < 0,00001$ y $r = -0,549$, $p = 0,0011$, respectivamente, según el ajuste de Bonferroni $p = 0,0027$). Las nuevas funciones presentaron pendientes conspicuamente más bajas que las obtenidas con los datos originales, tanto con el primer componente de la vista dorsal (0,00025 *versus* 0,00040) como con el primer componente de la vista ventral (-0,00015 *versus* -0,0003). Con este último método, los componentes 1 y 2 de la vista dorsal están correlacionados positivamente con el largo de los caninos ($r = 0,457$, $p = 0,011$ y $r = 0,370$, $p = 0,044$, respectivamente), mientras que el componente 1 de la vista ventral está negativamente correlacionado ($r = -0,720$, $p < 0,000001$). Sin embargo, las primeras dos correlaciones no son significativas con el ajuste de Bonferroni ($p = 0,0027$). El tamaño y el largo de los caninos continúan mostrando una correlación positiva ($r = 0,506-0,770$), pero en la vista dorsal del cráneo

esta relación es significativa con $p < 0,005$, lo cual es superior al ajuste de Bonferroni ($p = 0,0027$)

Discusión

Los análisis morfométricos basados en las vistas dorsal y ventral del cráneo muestran que hay una variación continua entre los félidos vivos -definidos como félidos de caninos cónicos por algunos autores- y los tigres dientes de sable. En el componente 1 los "pequeños félidos" se concentran en un extremo, seguidos por los "panterinos" y los dientes de sable, aunque hay cierta superposición entre estos grupos. Sólo los tigres dientes de sable más derivados (*e.g.*, *Smilodon*, *Barbourofelis*, *Homotherium*) se separan del resto en otros componentes (figuras 3-4). Este patrón ha sido observado también en los análisis basados en la vista lateral del cráneo (Emerson y Radinsky, 1980; Slater y Van Valkenburgh, 2008; Christiansen, 2008a). Esta disposición refleja en cierta medida un patrón filogenético, ya que los "panterinos" y los "pequeños félidos" son dos grandes clados de Felinae. Además, en varios componentes se observan agrupamientos de tipo taxonómico (*e.g.*, nimrávidos en el componente 3 de la vista ventral del cráneo) y los valores de los primeros componentes están significativamente asociados a la filogenia de la figura 2 (*vide supra*). Sin embargo, el patrón de dispersión observado a lo largo del componente 1 posee también una explicación ecológica, ya que la mayoría de los "pequeños félidos" cazan presas pequeñas, mientras que los "panterinos" por lo general cazan presas con tamaños mayores o similares a los suyos (Sunquist y Sunquist, 2002; Christiansen, 2007; Meachen-Samuels y Van Valkenburgh, 2009). Asimismo, los "pequeños félidos" que depredan presas medianas a grandes (*e.g.*, *Puma*, *Lynx* Kerr, *Acinonyx*) se superponen con los "panterinos". Esto indica que hay cierta correlación entre la morfología, la selección del tamaño de presa y el patrón filogenético del grupo (*vide infra*).

Los "panterinos" y los tigres dientes de sable poseen en común cajas craneanas chicas, rostros grandes y robustos, constricción postorbitaria angosta, crestas lambdaidea y sagital muy bien desarrolladas, órbitas pequeñas, caninos grandes, P4 más alargados y proceso mastoideo expandido lateralmente. Estos rasgos pueden interpretarse como un conjunto de caracteres relacionados con el modo de cazar presas de gran tamaño, con una expansión de las áreas de inserción de los músculos masticatorios (*e.g.*, temporal) y del cuello y el reforzamiento del rostro para soportar los esfuerzos generados durante la caza (figura 3). Estos caracteres morfológicos están relacionados con un patrón alométrico, en el cual la parte del cráneo vinculada al consumo y/o caza muestra una relación

alométrica positiva en otros vertebrados (Emerson y Bramble, 1993). Esto apoya la visión tradicional de que los tigres dientes de sable eran depredadores de mamíferos de gran tamaño (e.g., Muñiz, 1845; Akers-ten, 1985; Antón y Galobart, 1999; Antón *et al.*, 2004a, 2004b; Salesa *et al.*, 2005a, 2005b; Van Valkenburgh, 2007; Christiansen, 2008a). A pesar de estas similitudes, los tigres dientes de sable más derivados muestran una diferenciación más marcada, con la fosa temporal de menor tamaño, reducción de los p2-3, P4 más secodonte, mayor desarrollo de los incisivos y caninos alargados mesiodistalmente, pero comprimidos transversalmente, como ya lo han señalado otros autores (e.g., Emerson y Radinsky, 1980).

La vista lateral de la mandíbula muestra una separación más marcada y sólo algunos tigres dientes de sable poco "derivados" (*Machairodus* spp., *Nimravides* spp.) se solapan con los félicos vivientes (figura 4). Los rasgos más significativos que diferencian ambos morfotipos son la presencia de un proceso mentoniano bien desarrollado, la reducción del proceso coronoideo en los dientes de sable y procesos coronoideos bien desarrollados y mentonianos ausentes en las formas vivientes. Sin embargo, entre estos extremos se encuentran varios tigres dientes de sable con desarrollos más moderados de ambas estructuras (Christiansen, 2008a; Slater y Van Valkenburgh, 2008).

Los cambios de formas observados en los tigres dientes de sable indican que éstos poseen mayor variabilidad craneana que los Felinae. Esto podría ser el resultado de la inclusión de grupos taxonómicos dispares; sin embargo, al restringirse a los Machairodontinae, el patrón es similar. A pesar de esta variabilidad, no se recuperaron agrupamientos correspondientes a los tigres dientes de cimitarra y daga. Por ejemplo, *Barbourofelis* y *Smilodon*, con dientes de daga, se agrupan con *Homotherium* y *Xenosmilus*, que poseen dientes de cimitarra, en la vista ventral del cráneo (figura 3.2) y los dos últimos con *Smilodon* en la dorsal (figura 3.1). Sin embargo, algunos tigres dientes de daga (*Barbourofelis*, *Megantereon* spp., *Hoplophoneus* spp. y *Thylacosmilus*) se agrupan en la vista lateral de la mandíbula (figura 4). Por otra parte, *Thylacosmilus* y algunas especies de *Barbourofelis* se agrupan en la vista dorsal del cráneo mostrando una morfología diferente, con la región frontal muy amplia y la caja craneana reducida (figura 3.1). Estos taxones también comparten el poseer mandíbulas con procesos mentonianos muy desarrollados y coronoideos reducidos, caninos muy hipertrofiados y angostos, así como la fusión de los procesos postorbitarios del frontal y el yugal (Riggs, 1934; Emerson y Radinsky, 1980; Goin y Pascual, 1987).

La falta de correlato entre la morfología craneana y los tipos de tigres dientes de sable es esperable ya que la definición del grupo nace en los tipos de cani-

nos y la morfología del resto de las estructuras craneanas y postcraneanas no está estrictamente relacionada con este carácter (Martin *et al.*, 2000; Christiansen, 2008a, Slater y Van Valkenburgh, 2008). Christiansen (2008a) criticó la separación de félicos con caninos cónicos y de sable, ya que no es posible separarlos por la morfología craneana, como otros autores habían sugerido (e.g., Martin, 1989). Sin embargo, las proporciones de los caninos (relación largo mesiodistal, ancho y altura de la corona) son claramente diferentes en estos dos grupos (Slater y Van Valkenburgh, 2008) y lo mismo ocurre con la forma de los caninos entre las categorías dientes de cimitarra y daga. Una solución formal sería restringir la definición de tigres dientes de cimitarra y daga a la forma de los caninos superiores, pero de esta manera poseería un valor meramente descriptivo y no serviría para inferir estrategias de caza como han interpretado algunos autores (e.g., Martin, 1989; Van Valkenburgh, 2007).

Christiansen (2006, 2008a, 2008b) sugirió que *Neofelis nebulosa* Griffith (la pantera nebulosa), un félico viviente con caninos proporcionalmente largos, presenta una morfología craneana comparable a la de un Machairodontinae basal. Sin embargo, tanto en nuestros análisis como en los de Slater y Van Valkenburgh (2008), esta especie no está más cerca de los tigres diente de sable que otros grandes felinos (e.g., *Panthera leo*) y posee la morfología craneana típica de un "panterino". Por tal motivo, no hay evidencia que soporte la hipótesis de que *N. nebulosa* representa una nueva radiación de la morfología de dientes de sable entre los Felinae (cf. Christiansen, 2008a, 2008b).

Varios de los rasgos morfológicos observados en los tigres dientes de sable (i.e., fosa temporal pequeña, reducción del proceso coronoideo, retracción caudal de la fosa masetérica), mencionados con anterioridad por varios autores, sugieren que la fuerza de mordida en estos taxones es relativamente más débil que en los félicos vivientes (Emerson y Radinsky, 1980; Radinsky, 1982; Akers-ten, 1985; Christiansen, 2008a; Slater y Van Valkenburgh, 2008). Sin embargo, otros rasgos como el desplazamiento caudal del m1, el mayor desarrollo de las crestas sagital y lambdoidea y una constricción postorbitaria más angosta (excepto en *Barbourofelis* y *Thylacosmilus*), sumados a la rotación dorsal del cráneo y el desplazamiento ventral de la cavidad glenoidea, podrían compensar la fuerza de la mordida (Emerson y Radinsky, 1980; Slater y Van Valkenburgh, 2008). Como lo han sugerido varios autores (e.g., Emerson y Radinsky, 1980; Akers-ten, 1985; Antón y Galobart, 1999; Antón *et al.*, 2004a, 2004b; Salesa *et al.*, 2005a, 2005b; McHenry *et al.*, 2007), la hipertrofia del proceso mastoideo y la expansión caudal de los cóndilos podrían estar vinculados a un mayor desarrollo de los músculos del cue-

llo (*e.g.*, oblicuo anterior de la cabeza), los cuales aportarían mayor fuerza relativa que en los félidos vivientes. Por lo tanto, la mordida de estos grandes carnívoros no era necesariamente más débil que en los félidos vivientes. Otro factor a tener en cuenta es que los caninos de tipo sable requieren menos energía para penetrar en el cuerpo de las presas, algo que equipararía la menor fuerza de mordida relativa de estos carnívoros (Slater y Van Valkenburgh, 2008). De hecho, los valores de fuerza de mordida en relación a la masa corporal (que excluyen la fuerza aportada por la acción de los músculos del cuello) estimados para los tigres dientes de sable se encuentran por debajo de los valores registrados en félidos actuales del mismo tamaño, pero los valores absolutos se mantienen dentro del rango observado en estos grandes félidos vivientes (*e.g.*, Christiansen, 2007).

La presencia de grandes áreas de inserción para los músculos temporales, constricciones postorbitarias muy marcadas, la cavidad glenoidea amplia y el rostro ancho y robusto sugieren que el cráneo de los tigres dientes de sable derivados podía ejercer y soportar elevadas fuerzas y esfuerzos, como lo sugirió un análisis de la forma de la mandíbula basado en medidas lineares (Therrien, 2005). Esto está en aparente contradicción con los resultados de McHenry *et al.*, (2007), quienes, al comparar los cráneos de *Smilodon* y *Panthera leo* con modelos basados en elementos finitos, hallaron que el cráneo del primero está diseñado para soportar esfuerzos menores que el del segundo. Esta incongruencia debe ser analizada en el futuro con nuevos estudios de elementos finitos que sigan los protocolos de comparación entre modelos propuestos recientemente (Dumont *et al.*, 2009).

El mayor desarrollo de los premaxilares y la zona de implantación de los incisivos en la mandíbula inferior indican mayor desarrollo y procumbencia de estos dientes en los tigres dientes de sable derivados. Estos podrían haber sido utilizados para descarnar las carcasas de las presas y también, durante la caza, para herir y retener a las presas (Biknevicius y Van Valkenburgh, 1996; Biknevicius *et al.*, 1996; Van Valkenburgh, 2007). A su vez, los miembros anteriores más robustos, presentes en estas formas derivadas, podrían estar involucrados en la contención de las presas durante la caza (Muñiz, 1845; Akersten, 1985; Antón y Galobart, 1999; Antón *et al.*, 2004a y 2009b; Salesa *et al.*, 2005a, 2005b).

Un aspecto interesante es que, en los tigres dientes de sable "avanzados" (*e.g.*, *Smilodon*, *Barbourofelis*), las órbitas son más laterales (*i.e.*, menos convergentes). Este rasgo forma parte de una tendencia común en el grupo, relacionada con el aumento de tamaño del cráneo (*vide infra*). Los estudios realizados en félidos vivientes muestran una correlación positiva entre la convergencia de las órbitas y el tamaño

del cerebro (Noble *et al.*, 2000; Ravosa *et al.*, 2000; Finnarelli y Goswami, 2008), algo consistente con lo observado en nuestros análisis.

Thylacosmilus comparte la morfología general de los grandes félidos y otros tigres dientes de sable, con un desarrollo extremo de algunos rasgos (*vide supra*). Por lo tanto, es probable que este marsupial, al igual que éstos, depredara también presas de mediano-gran tamaño (Goin y Pascual, 1987). Sin embargo, la presencia de una caja craneana corta sugiere que poseía músculos temporales más pequeños que otros tigres dientes de sable. Esto, sumado a la ausencia de garras retráctiles y de incisivos superiores, podría indicar que *Thylacosmilus* estaba menos capacitado para cazar grandes presas (Riggs, 1934; Wroe *et al.*, 2005; Therrien, 2005). A pesar de que varios autores (Riggs, 1934; Wroe *et al.*, 2005; Therrien, 2005) sostuvieron la idea de que los incisivos superiores estaban ausentes en este género, otros autores sugirieron, analizando facetas de desgaste, que sí los poseían (Churcher, 1985). Además, poseían miembros anteriores muy robustos que le habrían permitido manipular y retener grandes presas, como hacen algunos carnívoros sin garras retráctiles (*e.g.*, Ursidae; Argot, 2004). Por otro lado, su cuello es muy robusto y flexible (Riggs, 1934; Argot, 2004) y podría haber compensado el menor desarrollo de músculos mandibulares durante la mordida. Por lo tanto, no hay evidencias claras que indiquen que *Thylacosmilus* estaba en "desventaja" con respecto a otros tigres dientes de sable.

Los análisis alométricos indican que tanto el tamaño como el largo de los caninos están fuertemente correlacionados con la forma del cráneo. Sin embargo, esto cambia al tener en cuenta la filogenia y sólo las correlaciones del componente 1 de las vistas dorsal y ventral siguen siendo significativas. Estos resultados sugieren que es necesario incorporar la información filogenética para estudiar patrones alométricos. Cabe mencionar que es probable que la falta de correlación significativa en algunos análisis de correlación se deba al tamaño reducido de las muestras.

La relación entre el tamaño y el largo de los caninos es significativa, aún al tener en cuenta el patrón filogenético, lo cual sugiere que estos caracteres covariaron a lo largo de la filogenia del grupo. Por tal motivo, ambos estarían implicados en los cambios morfológicos observados en el cráneo de estos carnívoros (*cf.* Christiansen, 2008a; Slater y Van Valkenburgh, 2008).

La optimización de la morfología craneana, expresada por los primeros componentes, en la filogenia de la figura 2, muestra que ocurrieron varios cambios independientes en los macairodontinos, nimrávidos, *Thylacosmilus* y *Machaeroides eothern*. Sin embargo, el tipo morfológico de los Felinae es un ras-

go derivado dentro de este contexto y algunos rasgos típicos de los tigres dientes de sable quedan como sinapomorfias de los nodos basales de esta filogenia. Esto es un artefacto creado por la inclusión sólo de marsupiales y creodontes del tipo "tigre dientes de sable" y la exclusión de otros Carnivora más basales con morfologías más conservadoras. Un muestreo más extenso mostraría que el paso a formas del tipo dientes de sable se dio independientemente en los Borhyeanoidea, Creodonta, Nimravidae y Machairodontinae. En este contexto, *Thylacosmilus* y *Barbourofelis* podrían representar un caso de convergencia de tipo "A" según Stayton (2006), dado que comparten el mismo espacio morfométrico, pero entre éstos y *Smilodon*, *Homotherium* y *Xenosmilus* podría ser un caso de convergencia de tipo "B", si bien, aunque poseen varias similitudes en común, no comparten el mismo espacio morfométrico en todos los análisis. Estas hipótesis deben ser evaluadas en el futuro con una muestra más amplia, que incluya también carnívoros con morfologías menos extremas, así como con filogenias más robustas, en especial de los taxones extinguidos (*i.e.*, Nimravidae, Machairodontinae).

Finalmente, el surgimiento independiente de un morfotipo tan derivado de depredador, como el de los tigres dientes de sable, apoya la hipótesis de que se trata de un modelo muy eficiente para abatir grandes presas rápidamente, reduciendo los riesgos para el depredador (Salesa *et al.*, 2005a, 2005b; Christiansen, 2008a; Slater y Van Valkenburgh, 2008).

Conclusiones

El patrón morfológico del cráneo de los félicos y los tigres dientes de sable está influido tanto por factores ecológicos como filogenéticos.

Los tigres dientes de sable muestran una gran variedad de formas craneanas, encontrándose los menos derivados dentro de los rangos observados en los félicos vivientes. Sin embargo, no se agrupan de acuerdo a la clasificación de dientes de cimitarra o de daga, lo que desestima las teorías de estrategias de caza propuestas para ambos grupos, requiriéndose un análisis más detallado de cada taxón en particular. *Thylacosmilus* posee una morfología craneana muy similar a la de *Barbourofelis* y ambos representan una de las morfologías más extremas dentro del morfotipo diente de sable, radicalmente distinta a la observada en el estereotipo del tigre dientes de sable, el género *Smilodon*.

El análisis morfométrico apoya la hipótesis de que los tigres dientes de sable eran depredadores de grandes mamíferos y que podían derribar presas al menos tan grandes como las cazadas por los "pantetrinos" vivientes.

El tamaño y el largo de los caninos superiores están correlacionados con la morfología del cráneo de estos mamíferos carnívoros y muestran una marcada asociación entre sí a nivel evolutivo.

Agradecimientos

A G. Slater por la información y bibliografía brindada sobre análisis de elementos finitos. A los árbitros A. Forasiepi y L. Soibelzon y a la editora E. Cerdeño por los comentarios realizados. A los siguientes curadores por facilitarnos el acceso a las colecciones: D. Flores, A. Kramarz, M. Reguero, L. Pomi, I. Olivares, D. Verzi, A. Dondas, R. Tedford, J. Flynn, B. MacFadden, R. Hulbert, B. Simpson, R. MacPhee, B. Patterson, J. Garkin, M.-T. Schulenberg, W. Stanley, L. Gordon y M. Carrano. S. Vizcaíno, V. Segura y D. Flores aportaron importantes comentarios. A N. Giannini por la ayuda y comentarios sobre "Correlación filogenética de respuesta demorada". A A. Forasiepi y a A. Rincón por facilitarnos algunas fotografías de *Thylacosmilus* y *Homotheriini*. Al American Museum of Natural History, el Field Museum of Natural History y el Florida Museum of Natural History por otorgar subsidios que facilitaron la consulta de sus colecciones. Al CONICET por el apoyo económico (PIP 01054).

Bibliografía

- Akersten, W.A. 1985. Canine function in *Smilodon* (Mammalia; Felidae; Machairodontinae). *Los Angeles County Museum Contributions in Science* 356: 1-22.
- Antón, M. y Galobart, A. 1999. Neck function and predatory behavior in the scimitar toothed cat *Homotherium latidens* (Owen). *Journal of Vertebrate Paleontology* 19: 771-784.
- Antón, M., Salesa, M.J., Pastor, J.F., Sánchez, I.M., Fraile, S y Morales, J. 2004a. Implications of the mastoid anatomy of larger extant felids for the evolution and predatory behaviour of sabretoothed cats (Mammalia, Carnivora, Felidae). *Zoological Journal of the Linnean Society* 140: 207-221.
- Antón, M., Salesa, M.J., Morales, J. y Turner, A. 2004b. First known complete skulls of the scimitar-toothed cat *Machairodus aphanistus* (Felidae, Carnivora) from the Spanish Late Miocene site of Batallones-1. *Journal of Vertebrate Paleontology* 24: 957-969.
- Argot, C. 2004. Functional-adaptive features of the postcranial skeleton of a sabertooth borhyaenoid, *Thylacosmilus atrox* (Metatheria), and palaeobiologic implications. *Alcheringa* 28: 229-266.
- Barbour, E.H. y Cook, H.J. 1915. A new saber-toothed cat from Nebraska. *Nebraska Geological Survey Bulletin* 4: 235-239.
- 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: R589-R590.
- Baskin, J. 1981. *Barbourofelis* (Nimravidae) and *Nimravides* (Felidae), with a description of two new species from the late Miocene of Florida. *Journal of Mammalogy* 62: 122-139.
- Biknevicius, A.R. y Van Valkenburgh, B. 1996. Design for killing: craniodental adaptations of predators. En: J.L. Gittleman (ed.), *Carnivore Behavior, Ecology, and Evolution*, Vol. 2, Cornell University Press, Ithaca, pp. 393-428.
- Biknevicius, A.R., Van Valkenburgh, B. y Walter, J. 1996. Incisor size and shape: implications for feeding behavior in sabertoothed "cats". *Journal of Vertebrate Paleontology* 16: 510-521.
- Bookstein, F.L. 1989. Principal Warps: Thin-Plate splines and the decomposition of Deformations. *IEEE Transactions on Pattern Analysis and Machine Intelligence* 11: 413-437.

- Bookstein, F.L. 1991. *Morphometric tools for landmark data. Geometry and biology*. New York: Cambridge University Press, 435 pp.
- Bookstein, F.L. 1997. Landmark methods for forms without landmarks: morphometrics of group differences in outline shape. *Medical Image Analysis* 1: 225-243.
- Bryant, H.N. 1988. Delayed eruption of the deciduous upper canine in the sabertoothed carnivore *Barbourofelis lovei* (Carnivora, Nimravidae). *Journal of Vertebrate Paleontology* 8: 295-306.
- Bryant, H.N. 1996. Nimravidae. En: D.R. Prothero y R.J. Emry (eds.), *Eocene-Oligocene Transition in North America*. Cambridge University Press, New York, pp. 453-475.
- Christiansen, P. 2006. Sabertooth characters in the Clouded Leopard (*Neofelis nebulosa* Griffiths 1821). *Journal of Morphology* 267: 1186-1198.
- Christiansen, P. 2007. Comparative bite forces and canine bending strength in feline and sabretooth felids: implications for predatory ecology. *Zoological Journal of the Linnean Society* 151: 423-437.
- Christiansen, P. 2008a. Evolution of Skull and Mandible Shape in Cats (Carnivora: Felidae). *PLOS ONE* 3: e2807. doi: 10.1371/journal.pone.0002807.
- Christiansen, P. 2008b. Evolutionary convergence of primitive sabertooth craniomandibular morphology: the clouded leopard (*Neofelis nebulosa*) and *Paramachairodus ogygia* compared. *Journal of Mammalian Evolution* 15: 155-179.
- Christiansen, P. y Adolfsson, J.S. 2007. Osteology and ecology of *Megantereon cultridens* SE311 (Mammalia; Felidae; Machairodontinae), a sabrecat from the Late Pliocene– Early Pleistocene of Senèze, France. *Zoological Journal of the Linnean Society* 151: 833-884.
- Churcher, C.S. 1985. Dental functional morphology in the marsupial sabre-tooth *Thylacosmilus atrox* (Thylacosmilidae) compared to that of felid sabre-tooths. *Australian Mammalogy* 8: 201-220.
- Collings, G.E. 1972. A new species of machaerodont from Makapansgat. *Paleontologia Africana* 14: 87-92.
- Cope, E.D. 1878. On some characters of the Miocene fauna of Oregon. *Proceedings of the American Philosophical Society* 18: 63-78.
- Cope, E.D. 1880. On the extinct cats of North America. *American Naturalist* 14: 833-858.
- Cope, E.D. 1893. A new Pleistocene sabre-tooth. *American Naturalist* 27: 896-858.
- Cuvier, G. 1824. *Recherches sur les ossements fossiles, ou l'on retablit les caracteres de plusieurs animaux dont les revelations du globe ont Detroit les espèces*. d'Ocagne, Paris, 547 pp.
- Diniz Filho, J.A.F., Sant' Ana, C.E.R. y Bini, L.M. 1998. An eigenvector method for estimating phylogenetic inertia. *Evolution* 52: 1247-1262.
- Dumont, E.R., Grosse, I.R. y Slater, G.L. 2009. Requirements for comparing the performance of finite element models of biological structures. *Journal of Theoretical Biology* 256: 96-103.
- Emerson, S.B. y Bramble, D.M. 1993. Scaling, allometry and skull design. En: J. Hanken y B. K. Hall (eds.), *The Skull Volume 3. Functional and Evolutionary Mechanisms*, The University of Chicago Press, Chicago, pp. 384-421.
- Emerson, S.B. y Radinsky, L. 1980. Functional analysis of sabertooth cranial morphology. *Paleobiology* 6: 295-312.
- Ewer, R.F. 1973. *The Carnivores*. Cornell University Press, Ithaca y Londres, 494 pp.
- Fabrini, E. 1890. I *Machairodus* del Valdarno superiore. *Bolletino Comitato Ceologico d'Italia* 21: 1-177.
- Finnareli, J. y Goswami, A. 2008. Increased encephalization and orbit orientation in Carnivora (Mammalia). *Journal of Vertebrate Paleontology* 28: 77A.
- Galobart, A., Pons-Moya, J., Antón, M. y Maroto, J. 2003. Descripción del material de *Homotherium latidens* (Owen) de los yacimientos del Pleistoceno inferior de Incarcal (Girona, NE de la Península Ibérica). *Paleontologia e Evolució* 34: 99-141.
- Gazin, C.L. 1946. *Machaeroides cothen* Matthew, the sabretooth creodont of the Bridge Eocene. *Proceedings of the United States National Museum* 96: 335-347.
- Giannini, N. y Goloboff, P. 2007. Correlación filogenética de respuesta demorada: un método para determinar la covariación de caracteres continuos. *Darwiniana Suplemento Resúmenes* 45: 28-29.
- Goin, F.J. y Pascual, R. 1987. News on the biology and taxonomy of the marsupials Thylacosmilidae (late Tertiary of Argentina). *Anales de la Academia Nacional de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* 39: 219-256.
- Gonyea, W.J. 1976. Behavioral implications of saber-toothed felid morphology. *Paleobiology* 2: 332-342.
- Goodall, C. 1991. Procrustes methods in the statistical analysis of shape. *Journal of the Royal Statistical Society, Series B* 53: 285-339.
- Hatcher, J.B. 1895. Discovery, in the Oligocene of South Dakota, of *Eusmilus*, a genus of saber-toothed cat new to North America. *American Naturalist* 29: 1091-1093.
- Johnson, W.E., Eizirik, E., Pecon-Slattery, J., Murphy, W.J., Antunes, A., Teeling, E. y O'Brien, S.J. 2006. The Late Miocene Radiation of Modern Felidae: A Genetic Assessment. *Science* 311: 73-77.
- Kaup, J.J. 1833. Description d'ossements fossiles de mammifères inconnus jusqu'à present qui se trouvent au Muséum grand-ducal de Darmstadt. *Second Cahier* 4: 1-31.
- Kurtén, B. 1963. Notes on some Pleistocene mammal migrations from the Palaearctic to the Nearctic. *Eiszeitaler und Gegenwart* 14: 96-103.
- Leidy, J. 1851. Sin título. *Proceedings of the Academy of Sciences of Philadelphia* 5: 329-330.
- Leidy, J. 1853. Description of an extinct species of American lion: *Felis atrox*. *Transactions of the American Philosophical Society, New Series* 10: 319-321.
- Leidy, J. 1854. Remarks on a new species of mammal of ebraska, *Dinictis felina*. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 7: 127.
- Leidy, J. 1858. Notice of remains of extinct vertebrate, 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 to the expedition. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 1857: 20-29.
- Leidy, J. 1868. Notice of some vertebrate remains from Hardin County, Texas. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 1868: 174-176.
- Lund, P.W. 1842. Blik paa Brasiliens Dyreverden för sidste Pordomvaeltning. Fjerde Afhandling: Forstsaettelse af Pattedyrene. *Danske vidensk. Selsk.* 9: 137-209.
- Macdonald, J.R. 1948. A new species of Pseudaelurus from the lower Pliocene of Nebraska. *University of California Publications in Geological Sciences* 28: 45-52.
- Marshall, L. 1976. Evolution of Thylacosmilidae, extinct sabertooth marsupials of South America. *Paleobios* 23: 1-30.
- Martin, L.D. 1989. Fossil history of the terrestrial Carnivora. En: J.L. Gittleman (ed.), *Carnivore Behavior, Ecology, and Evolution*, Vol. 1, Cornell University Press, Ithaca, pp. 536-568.
- Martin, L.D. 1998. Felidae. En: C.M. Janis, K.M. Scott y L.L. Jacobs (eds.), *Evolution of Tertiary Mammals of North America: Volume 1, Terrestrial Carnivores, Ungulates, and Ungulate like Mammals*, Cambridge University Press, New York, pp. 236-242.
- Martin, L.D., Schultz, C.B. y Schultz, M.R. 1988. Saber-toothed cats from the Plio-Pleistocene of Nebraska. *Transactions of the Nebraska Academy of Science* 16: 153-163.
- Martin, L.D., Babiarz, J.P., Naples, V.L. y Hearst, J. 2000. Three ways to be a Saber-Toothed cat. *Naturwissenschaften* 87: 41-44.
- Matthew, W.D. 1909. The Carnivora and Insectivora of the Bridger Basin, middle Eocene, *Memoirs of the American Museum of Natural History* 9: 291-567.
- Matthew, W.D. 1910. The phylogeny of the Felidae. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 27: 289-316.
- McHenry, C.R., Wroe, S., Clausen, P.D., Moreno, K. y Cunningham, E. 2007. Supermodeled sabercat, predatory behavior in *Smilodon fatalis* revealed by high-resolution 3D computer simulation. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104: 16010-16015.

- Meachen-Samuels, J. y Van Valkenburgh, B. 2009. Craniodental indicators of preys size preference in the Felidae. *Biological Journal of the Linnean Society* 96: 784-799.
- Meade, G.E. 1965. The saber-toothed cat, *Dinobastis serus*. *Bulletin of the Texas Memorial Museum* 2: 24-60.
- Merriam, J.C. 1905. A new sabre-tooth from California *Bulletin of the Department of Geology* 4: 171-175.
- Merriam, J. y Stock, C. 1932. The Felidae of Rancho La Brea. *Carnegie Institution of Washington Publication* 422: 1-231.
- Muñiz, F.J. 1845. Descripción del *Muñifelis bonaerensis*. *Gaceta Mercantil* 6603: 1-2.
- Noble, V.E., Kowalski, E.M. y Ravosa, M.J. 2000. Orbital orientation and the function of the mammalian postorbital bar. *Journal of Zoology* 250: 405-418.
- Pérez, S.I., Bernal, V. y González, P. 2006. Differences between sliding semi-landmark methods in geometric morphometrics, with an application to human craniofacial and dental variation. *Journal of Anatomy* 208: 769-784.
- Radinsky, L.B. 1982. Evolution of skull shape in carnivores. 3. The origin and early radiation of the modern families. *Paleobiology* 8: 177-193.
- Ravosa, M.J., Hylander, W.L., Noble, V.E., Johnson, K.R. y Kowalski, E.M. 2000. Masticatory stress, orbital orientation and the evolution of the primate postorbital bar. *Journal of Human Evolution* 38: 667-693.
- Riggs, E.S. 1934. A new marsupial saber-tooth from the Pliocene of Argentina and its relationships to other South American predacious marsupials. *Transactions of the American Philosophical Society* 24: 1-32.
- Rohlf, F.J. 1999. Shape Statistics: Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks. *Systematic Zoology* 39: 40-59.
- Rohlf, F.J. 2006. *TpsDig, ver. 2.1*. Dept. of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook, Stony Brook.
- Rohlf, F.J. 2007a. *TpsRelw, ver. 1.45*. Dept. of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook, Stony Brook.
- Rohlf, F.J. 2007b. *TpsRegr, ver. 1.34*. Dept. of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook, Stony Brook.
- Rohlf, F.J. 2008. *TpsUtil, ver. 1.40*. Dept. of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook, Stony Brook.
- Rothwell, T. 2003. Phylogenetic systematics of North American *Pseudaelurus* (Carnivora, Felidae). *American Museum Novitates* 3403: 1-64.
- Salesa, M.J., Antón, M., Turner, A. y Morales, J. 2005a. Aspects of the functional morphology in the cranial and cervical skeleton of the sabretoothed cat *Paramachairodus ogygia* (Kaup, 1832) (Felidae, Machairodontinae) from the Late Miocene of Spain: implications for the origins of the machairodont killing bite. *Zoological Journal of the Linnean Society* 144: 363-377.
- Salesa, M.J., Antón, M., Turner, A. y Morales, J. 2005b. El origen de los félidos macairodontinos: aspectos funcionales de la anatomía craneo-cervical de *Paramachairodus ogygia* (Kaup, 1832) (Felidae, Machairodontinae) de Batallones-1 (Vallesiense, MN 10). *Revista Española de Paleontología* 20: 133-141.
- Schaller, G.B. 1972. *The Serengeti Lion: A study of predator-prey relations*, University of Chicago Press, Chicago, 480 pp.
- Schultz, C.B., Schultz, M.R. y Martin, L.D. 1970. A new tribe of sabertoothed cats (Barbourofelini) from the Pliocene of North America. *Bulletin of the Nebraska State Museum* 9: 1-31.
- Sheets, H.D. 2003. *IMP-Integrated Morphometrics Package*. Buffalo, New York: Department of Physics, Caisius College.
- Sinclair, W.J. 1921. A new *Hoplophoneus* from the Titanotherium Beds. *Proceedings of the American Philosophical Society* 60: 96-98.
- Slater, G.J. y Van Valkenburgh, B. 2008. Long in the tooth: evolution of sabertooth cat cranial shape. *Paleobiology* 34: 403-419.
- Stayton, C.T. 2006. Testing hypotheses of convergence with multivariate data: morphological and functional convergence among herbivorous lizards. *Evolution* 60: 824-841.
- Sunquist, M.E. y Sunquist, F. 2002. *Wild cats of the world*, University of Chicago Press, Chicago, 452 pp.
- Therrien, F. 2005. Feeding behaviour and bite force of sabretoothed predators. *Zoological Journal of the Linnean Society* 145: 393-426.
- Thorpe, M.R. 1922. Some Tertiary Carnivora in the Marsh collection, with descriptions of new forms. *American Journal of Science* 3: 432-455.
- Turner, A. y Antón, M. 1997. *The big cats and their fossil relatives: an illustrated guide to their evolution and natural history*. Columbia University Press, New York, 234 pp.
- Van Valkenburgh, B. 2007. Déjà vu: the evolution of feeding morphologies in the Carnivora. *Integrative and Comparative Biology* 47: 147-163.
- Werdelin, L. 1986. Comparison of skull shape in marsupial and placental carnivores. *Australian Journal of Zoology* 34: 109-117.
- Wroe, S., McHenry, C. y Thomason, J. 2005. Bite club: comparative bite force in big biting mammals and the prediction of predatory behavior in fossil taxa. *Proceedings of the Royal Society of London B* 272: 619-625.

Recibido: 12 de mayo de 2009.

Aceptado: 2 de diciembre de 2009.

Apéndice 1

Especímenes estudiados e instituciones en que se encuentran/ specimens studied and institutions where they are stored.

Instituciones/institutions. AMNH: American Museum of Natural History, Division of Paleontology; BIOPSI: Babiarz Institute of Paleontological Studies; FMNH Ma: Field Museum of Natural History, Department of Mammalogy; FMNH P: Field Museum of Natural History, Department of Geology; IMNH: Idaho Museum of Natural History; MACN: Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", Colección Nacional de Paleovertebrados MACN-Ma: Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia, Colección Nacional de Mastozoología; MLP: Museo de La Plata, División Paleontología Vertebrados; MMP: Museo Municipal de Ciencias Naturales "Lorenzo Scaglia" (Mar del Plata); TMM: Texa Memorial Museum; UF: Florida Museum of Natural History; USMN Ma: National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Mammalogy; USMN: National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Paleobiology; YPM: Yale Peabody Museum.

Especímenes/specimens. *L. geoffroyi*: MACN Ma 34.335; MACN Ma 29.242; MACN Ma 22099; MACN Ma 14590; *L. pardalis*: MACN Ma 51.73; MACN Ma 13464; MACN Ma 13068; MACN Ma 50.100; *L. wiedii*: MACN Ma 19148; MACN Ma 50.95; MACN Ma 50.97; MACN Ma 50.94; MACN Ma 52.26; MACN Ma 51.121; *L. tigrina*: MACN Ma 51.137; MACN Ma 48.294; MACN Ma 51.142; MACN Ma 52.56; *L. colocolo*: MACN Ma 22928; MACN Ma 16489; MACN Ma 30-8; MACN Ma 15582; MACN Ma 23176; MACN Ma 4.288; *H. yagouaroundi*: MACN Ma 18586; MACN Ma 18-7; MACN Ma 40.190; MACN Ma 52.59; *Puma concolor*: MACN Ma 13048; MACN Ma 47.2; MACN Ma 32.80; MACN Ma 53.59; *P. onca*: MACN Ma 29.911; MACN Ma 26.217; MACN Ma 38.265; MACN Ma 21622; *P. leo*: MACN Ma 22.3; MACN Ma 32.341; MACN Ma 23.1; MACN Ma 25.158; MACN Ma 30.197; *P. pardus*: FMNH Ma 1446; FMNH Ma 135077; YPM 2671; YPM 3309; *P. tigris*: FMNH Ma 31152; FMNH Ma 31153; YPM 2657; YPM 1; *F. catus*: MACN Ma 33.27;

MACN Ma 33.21; MACN Ma 22920; *N. nebulosa*: FMNH Ma 75831; FMNH Ma 54304; USNM Ma 198705; USNM Ma 49944; *U. uncia*: FMNH Ma 122235; FMNH Ma 127297; USNM Ma 241212; USNM Ma 176048; *A. jubatus*: FMNH Ma 34669; FMNH Ma 29634; YPM 2661; YPM 1058; *Lynx canadensis*: FMNH Ma 138825; FMNH Ma 138831; YPM 1096; YPM R1853; *Lynx lynx*: FMNH Ma 51820; *Lynx rufus*: FMNH Ma 138831; FMNH Ma 84432; YPM 5042; YPM 1095; YPM 1478; *Leptailurus serval*: YPM 2338; *Barbourofelis lovei*: UF 37000; *Dinictis felina*: YPM PU13582; YPM PU13587; *Homotherium ischyryus*: IMNH-900-11862; *Homotherium serum*: TMM 933-3582; AMNH FAM 142492; AMNH FAM 142497; TMM 933-1; *Hoplophoneus dakotensis*: YPM PU11079; *Hoplophoneus mentalis*: YPM PU12515; *Hoplophoneus primaevus*: YPM PU12749; YPM PU12957; YPM PU13628; *Nimravides*: UF 206577; USNM 4819; *Nimravus brachyops*: YPM 15706; YPM 10044; YPM PU10045; *Panthera atrox*: UF S/N° (replica); *S. fatalis*: YPM 12964; MACN 11264; YPM 11532; *S. gracilis*: UF 81724; *S. populator*: MACN 11554; MACN 18057; MACN 46; MLP 10-10; MMP 1611; MACN 5273; *Xenosmilus hodsonae*: BIOPSI 101; UF 60000; *Thylacosmilus atrox*: FMNH P14531.