

ESTIMACIÓN DE MASA DE LAS ESPECIES DE SPARASSODONTA (MAMMALIA, METATHERIA) DE EDAD SANTACRUCENSE (MIOCENO TEMPRANO) A PARTIR DEL TAMAÑO DEL CENTROIDE DE LOS ELEMENTOS APENDICULARES: INFERENCIAS PALEOECOLÓGICAS



MARCOS DARÍO ERCOLI¹ y FRANCISCO JUAN PREVOSTI¹

¹División Mastozoología, Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", Avenida Ángel Gallardo 470 - C1405DJR - Buenos Aires, Argentina. marcosdarioercoli@hotmail.com, protocyon@hotmail.com

Resumen. Los esparasodontes han sido descritos como diversos respecto a sus tamaños corporales, aunque pocos fueron los intentos para estimarlos. En este trabajo se calculó el tamaño del centroide de la vista anterior del húmero distal, lateral de la ulna proximal y articular proximal de la tibia. Estos datos en conjunto con la masa conocida de numerosos depredadores actuales (marsupiales y placentarios) permitieron obtener ecuaciones para estimar la masa de los Sparassodonta. Se realizaron análisis comparativos para cuantificar el efecto de la estructura filogenética. Se exploró la relación entre el tamaño del centroide, la filogenia y el hábito locomotor. El efecto de la filogenia fue significativo en todas las regresiones. En el análisis del húmero, se registró una importante relación entre el tamaño del centroide y los hábitos locomotores, sugiriéndose posibles causas adaptativas. A partir de las regresiones ajustadas de la ulna y la tibia, menos influenciadas por los hábitos locomotores, se obtuvieron los siguientes valores de masas: *Arctodictis sinclairi* Marshall, 39,9 kg; *Borhyaena tuberata* Ameghino, 36,4 kg; *Cladosictis patagonica* Ameghino, 6,6 kg; *Lycopsis longirostris* Marshall, 29,77 kg; *Prothylacynus patagonicus* Ameghino, 31,79 kg; *Sipalocyon gracilis* Ameghino, 2,11 kg; y *Thylacosmilus atrox* Riggs, 117,36 kg. Los valores obtenidos para *Borhyaena* y *Thylacosmilus* fueron mayores que los calculados en estudios previos, mientras que para *Pseudonotictis pusillus* Ameghino se obtuvo la primera estimación corporal conocida de 1,17 kg. Los resultados sugieren que el gremio de los depredadores santacrucenses se encontraba estructurado por el tamaño corporal y por otras variables como dieta y hábito locomotor.

Palabras clave. Tamaño corporal. Sparassodonta. Edad Santacrucense. Paleocología. Método comparativo.

Abstract. BODY-MASS ESTIMATION OF SPARASSODONTA SPECIES (MAMMALIA, METATHERIA) OF SANTACRUCIAN AGE (EARLY MIOCENE) BASED ON CENTROID SIZES OF POSTCRANIAL ELEMENTS: PALAEOECOLOGICAL INFERENCES. Sparassodonts have been described as a group with a large body-mass diversity, but few works had focused on body mass estimations. In this contribution, we calculated the centroid size of the anterior view of the distal humerus, lateral view of the proximal ulna, and proximal articular view of the tibia. This data together with the known body-mass for many current predators (marsupials and placentals) allowed us to derive new allometric equations to estimate body size in the Sparassodonta. We used comparative analyses to quantify the effect of the phylogenetic structure. The relationships between body mass, centroid size, and locomotory habits were explored. The phylogenetic effect was significant for all regressions. In the humerus analysis, we found an important relationship between body mass and locomotory habit, suggesting adaptive causes. We used the ulna and tibia regressions to predict body mass, since they were less influenced by locomotory habits. Our equations produced the following masses: *Arctodictis sinclairi* Marshall, 39.9 kg; *Borhyaena tuberata* Ameghino, 36.4 kg; *Cladosictis patagonica* Ameghino, 6.6 kg; *Lycopsis longirostris* Marshall, 29.77 kg; *Prothylacynus patagonicus* Ameghino, 31.79 kg; *Sipalocyon gracilis* Ameghino, 2.11 kg; and *Thylacosmilus atrox* Riggs, 117.36 kg. For *Borhyaena* and *Thylacosmilus*, we obtained values higher than previously published masses, while for *Pseudonotictis pusillus* Ameghino, we have made the first body mass estimation of 1.17 kg. The results suggest that the guild of the santacrucian predators was structured by the body mass and other variables, such as diet and locomotion.

Key words. Body-size. Sparassodonta. Santacrucian Age. Paleocology. Comparative method.

SPARASSODONTA (Mammalia) es un orden de Metatheria de América del Sur sin representantes actuales, conocido desde el Paleoceno temprano hasta el Plioceno medio (Tiupampense–Chapadmalalense) (Simpson, 1950, 1980; Marshall, 1978; Argot, 2004a; Forasiepi, 2009). Este grupo de mamíferos ocupó el nicho ecológico de los carnívoros terrestres previamente al ingreso de los carnívoros placentarios (Orden

Carnivora) durante el Gran Intercambio Biótico Americano (Plioceno tardío–Pleistoceno) (Marshall, 1978; Argot, 2004 a,b; Woodburne *et al.*, 2006; Soibelzon y Prevosti, 2007).

Durante la Edad Santacrucense (~16,3–17,5 Ma, Mioceno temprano; Flynn y Swisher, 1995) y específicamente en los depósitos de la Formación Santa Cruz se registra la mayor diversidad de los Sparassodonta, lo cual está asocia-

do a una gran disparidad ecológica del grupo, con especies descritas como de hábitos arborícolas a terrestres con cierto grado de cursorialidad (Sinclair, 1906; Argot, 2003a, 2004a) y con tamaños corporales, que varían entre 1 y más de 35 kg (Argot, 2003a; Wroe *et al.*, 2004). A partir del Mioceno medio (Edad Colloncurensis en Argentina y Laventense en Colombia), se cuenta con los primeros registros confiables de “marsupiales dientes de sable” (Thylacosmilidae), grupo que desde el Huayqueriense y hasta el Chapalmalense se encuentra representado por el altamente especializado *Thylacosmilus atrox* Riggs, 1933 (Argot, 2004b; Forasiepi, 2009; Forasiepi y Carlini, 2010).

Wroe *et al.* (1999) estimaron en 116 kg la masa corporal del holotipo de *Thylacosmilus atrox* a partir de la fórmula de Anyonge (1993), construida sobre la base de la circunferencia de la zona media de la diáfisis femoral como variable predictora. Asimismo, Wroe *et al.* (2003) estimaron para otros ejemplares de menor tamaño del mismo taxón una masa promedio de 26 kg, utilizando como variable predictora el volumen endocraneano. Posteriormente, Wroe *et al.* (2004) calcularon las masas corporales de los metaterios depredadores fósiles australianos y sudamericanos, incluyendo un gran número de Sparassodonta. En ese trabajo, los autores utilizaron diversas fuentes de datos y, como herramienta principal, la ecuación propuesta por Anderson *et al.* (1985), basada en la mínima circunferencia femoral construida a partir de una muestra taxonómicamente rica, pero poco abundante (*i.e.*, 33 especies de mamíferos cuadrúpedos). En los casos en que no se pudo aplicar esta primera ecuación, se utilizaron otras basadas en las medidas dentarias (*e.g.*, Myers, 2001). Así, la masa de *Arctodictis sinclairi* Marshall, 1978, fue estimada en 23,3 kg y la de *A. munizi* Mercerat, 1891, en 51,6 kg; *Borhyaena tuberata* Ameghino, 1887, con menor masa que *Prothylacynus patagonicus* Ameghino, 1891 (21,4 kg y 26,8 kg, respectivamente), mientras que para *Acyon tricuspdatum* Mercerat, 1891 (= *Anatherium defossus* Ameghino, 1887), 8,0 kg; *Acrocyon sectorius* Ameghino, 1887, 28,7 kg; *Cladosictis patagonica* Ameghino, 1887, 4 kg; *Lycopsis longirostris* Marshall, 1977, 12,8 kg; *Lycopsis torresi* Cabrera, 1927, 19,8 kg; *Perathereutes pungens* Ameghino, 1891, 2,5 kg; y *Thylacosmilus atrox*, 58 kg. Argot (2003a,b, 2004b,c) realizó una descripción morfológica detallada del postcráneo y estimó los tamaños corporales de un gran número de especies de Sparassodonta mediante los modelos de regresión de Anyonge (1993). Las variables predictoras fueron el perímetro de la zona media de la diáfisis, el largo proximodistal y la superficie articular distal del fémur, las cuales fueron medidas sobre

una muestra de 28 especies vivientes de Carnívora. Para el caso particular de *Thylacosmilus atrox* utilizó una submuestra compuesta por 14 especies de Felidae. Esta autora estimó nuevamente una masa corporal menor para *Borhyaena tuberata* que para *Prothylacynus patagonicus* (26 vs. 33 kg, valores promedio; Argot, 2003a), *Lycopsis longirostris* con 17,8 kg (Argot, 2004c), *Cladosictis patagonica* con 5,75 kg promedio (Argot, 2003c) y *Sipalocyon gracilis* Ameghino, 1887, con 3,0 kg promedio (Argot, 2003c). Para el caso de *Thylacosmilus atrox*, Argot (2004b) estimó su masa en aproximadamente 84,3 kg para el holotipo (FMNH 15431) y 48,5 kg para el paratipo (FMNH 14344). Los trabajos de estos autores son los únicos conocidos que utilizan elementos postcraneos para estimar la masa corporal en los Sparassodonta y ambos se basan exclusivamente en las medidas lineales del fémur. En el caso del taxón colhuehuapense *Arctodictis sinclairi* no existen estimaciones de masa corporal a partir de los elementos postcraneos, mientras que para el taxón santacrucense *Pseudonotictis pusillus* Ameghino, 1891, no existen aun estimaciones de ningún tipo.

Las estimaciones obtenidas hasta el momento sufren de una serie de limitaciones: por un lado, aquellas funciones construidas a partir de una muestra de carnívoros placentarios no incluyeron taxones estrechamente emparentados con los Sparassodonta (*e.g.*, Anyonge, 1993); mientras que en otros casos, sólo incluyeron metaterios vivientes, limitando en gran medida el rango de tamaños corporales abarcado (*e.g.*, Wroe *et al.*, 2003) y resultando en estimaciones cuya extrapolación resulta poco confiables para los esparasodontes de mayor tamaño (*e.g.*, *Arctodictis*, *Borhyaena*, *Lycopsis*, *Prothylacynus* y *Thylacosmilus*). Por otro lado, los esparasodontes poseen cráneos proporcionalmente grandes (Sinclair, 1906) con respecto a la mayoría de los carnívoros actuales; por lo tanto, las estimaciones basadas en medidas craneanas implicarían una desviación importante, haciendo necesario utilizar otros elementos, como fuera ya notado por otros autores (Van Valkenburgh, 1987; Argot, 2003a). Por último, en varios de estos trabajos no se consideró el sesgo introducido por la transformación logarítmica de los datos (*i.e.*, cálculo de factores de corrección; Smith, 1993) y en ninguno de ellos se tuvo en cuenta el error introducido por la falta de independencia de los datos debido a la estructura jerárquica de las relaciones filogenéticas (*i.e.*, aplicación de métodos comparativos; Harvey y Pagel, 1991; Diniz Filho *et al.*, 1998). Myers (2001) trató de explorar este último problema utilizando como variables predictoras medidas lineales craneanas y dentarias de metaterios vivientes y realizando análisis

anidados, incluyendo a distintos subgrupos taxonómicos. Sin embargo, el análisis realizado por este autor resultó poco exhaustivo dado que sólo exploró el efecto filogenético mediante la subdivisión del análisis a regresiones en grupos de nivel suprafamiliar (o combinaciones de estos), sin cuantificar los desvíos introducidos por la estructura de las relaciones filogenéticas a otras escalas.

Las estimaciones de las masas corporales de los taxones extinguidos permiten inferir el cambio del tamaño en un grupo a lo largo del tiempo, la relación con otras variables (*e.g.*, morfología, dieta, locomoción) en un contexto evolutivo, así como también explorar las relaciones paleoecológicas en las comunidades fósiles, tanto sean las relaciones tróficas como las interacciones intragremio (*e.g.*, Dayan *et al.*, 1989; Van Valkenburgh, 1990; Van Valkenburgh y Wayne, 1994; Van Valkenburgh y Hertel, 1998; Argot, 2004a; Wroe *et al.*, 2004; Prevosti y Vizcaíno, 2006; Stynder, 2009). Para el caso de los Sparassodonta santacruceses, un gran número de taxones están representados por restos craneanos y postcraneanos, lo que hace posible abordar esta problemática.

El objetivo de este trabajo es estimar la masa corporal de varios Sparassodonta a partir de elementos postcraneanos, contrastarlas con las estimaciones previamente publicadas y explorar la estructuración del gremio de los carnívoros de la Formación Santa Cruz (Mioceno temprano) a la luz de las estimaciones de masa obtenidas y otras variables de nicho.

MATERIALES Y MÉTODOS

Se analizaron elementos postcraneanos de 22 especímenes de ocho taxones de Sparassodonta con postcráneo preservado y 196 especímenes de 71 taxones de depredadores marsupiales y placentarios recientes (ver Tabla S1 del material suplementario). Entre los Sparassodonta, se analizaron los siguientes taxones: *Borhyaena tuberata*, *Cladosictis patagonica*, *Prothylacynus patagonicus*, *Pseudonotictis pusillus* y *Sipalocyon gracilis*, todos estos taxones presentes en la Edad Santacrucesense, así como también *Arctodictis sinclairi*, *Lycopsis longirostris* y *Thylacosmilus atrox*, de otras edades. Además, se incluyó una ulna aislada asignada por Kraglievich (1960) a *cf. Thylacosmilus* (MACN-Pv 10956, Edad Chapadmalense). Para la discusión se tuvieron en consideración cinco taxones santacruceses de los cuales no se conocen restos de los elementos postcraneanos o son muy fragmentarios (ver más abajo): *Acrocyon sectorius*, *Acyon tricuspdatum*, *Artodictis munizi*, *Lycopsis torresi* y *Perathereutes pungens*; para estos se utilizaron las estimaciones de Wroe *et al.* (2004) basadas en las fórmulas de Myers (2001), cuyas variables predictor

fueron el largo del primer molar superior (1UML), el largo de la hilera dentaria de los molares inferiores (LMRL) y superiores (UMRL) (ver Myers, 2001).

La estimación de masa de los taxones de Sparassodonta se realizó mediante el cálculo de modelos de regresiones lineales simples (por cuadrados mínimos) entre la variable de masa corporal y cada variable de tamaño (tamaño del centroide, ver más abajo). Las funciones fueron obtenidas a partir de la muestra de especímenes actuales, que incluyó miembros de nueve familias del Orden Carnívora (Canidae, Felidae, Herpestidae, Hyaenidae, Mephitidae, Mustelidae, Procyonidae, Ursidae y Viverridae), una familia del Orden Didelphiomorpha (Didelphidae) y tres familias del Orden Dasyuomorpha (Dasyuridae, Myrmecobiidae y Thylacinidae). Sólo se incluyeron ejemplares adultos y se procuró incluir machos y hembras de cada especie en igual proporción (ver Tabla S1 del material suplementario). Previo a los análisis de regresión, se controló la normalidad de las variables mediante la prueba Shapiro-Wilks (Legendre y Legendre, 1998). Las medidas fueron transformadas mediante el logaritmo natural.

Las variables elegidas fueron los tamaños del centroide de las configuraciones de *landmarks* o *semilandmarks* establecidas para representar diversos elementos postcraneanos: 1, vista anterior del extremo distal del húmero (AHu); 2, vista lateral del extremo proximal de la ulna (LUI); 3, vista articular proximal de la tibia (PTi) (Figs. 1.1–3, respectivamente). Los *landmarks* utilizados corresponden al tipo uno y dos de Bookstein (1991) y los *semilandmarks* al tipo tres (ver también Bookstein, 1997). Los *landmarks* empleados en el húmero delimitaron la zona articular distal (*landmarks* 1, 7, 16 y 21), mientras que otros fueron ubicados en la máxima extensión lateral del epicóndilo lateral (15), máxima extensión medial del epicóndilo medial (23) y máxima extensión proximal de la cresta del epicóndilo lateral (8). Los *landmarks* en la ulna delimitaron la extensión antero-posterior del margen proximal del olécranon (1 y 20), la extensión próximo-distal de la escotadura troclear (11 y 17), la máxima proyección en sentido anterior de los procesos ancóneo y coronoides (18 y 10, respectivamente) y la máxima proyección caudal de la escotadura radial (8). En la tibia fueron ubicados en la base de la tuberosidad tibial (23 y 24), el extremo anterior y posterior de los cóndilos articulares (1, 6, 11 y 16), la máxima proyección anterolateral del área intercondiloidea craneana (25), las intersecciones entre los bordes anteromedial y anterolateral de los cóndilos articulares medial y lateral respectivamente y el margen del área intercondiloidea craneal (22 y 26) y la máxima concavidad del margen posterior del área intercon-

diloidea caudal (21). En el caso de los *semilandmarks* se usó como criterio de deslizamiento la minimización de la energía de deformación (*Minimize Bending Energy*; Bookstein, 1997). Las configuraciones de *landmarks* o *semilandmarks* se obtuvieron mediante la edición de imágenes digitales de los distintos elementos utilizando los programas MakeFan (Sheets, 2003), TpsUtil y TpsDig (Rolhf, 2006). El tamaño del centroide, que representa el tamaño de cada estructura a partir de la raíz cuadrada de la suma de las distancias al cuadrado de cada *landmark* o *semilandmark* al centroide de la configuración, se obtuvo mediante el programa TpsRelw (Rolhf, 2007). El extremo distal del húmero y el proximal de la tibia fueron elegidos porque son estructuras que soportan directamente el peso corporal y de este modo deberían mostrar una buena correlación con la masa. La vista lateral del sector proximal de la ulna se incluyó por contar con numerosos datos y un análisis previo (Ercoli, 2010). Cabe destacar que esta última vista muestra una fuerte correlación y un bajo error de estimación y por lo tanto puede ser utilizado

para inferir tamaños corporales (Smith, 1981, 1993). El fémur no fue incluido por tener una representación más baja que la tibia entre los fósiles estudiados. De todas formas, la articulación distal del fémur y la proximal de la tibia muestran una alta covariación (Szalay y Sargis, 2001) por lo que deberían arrojar resultados similares.

Los valores de tamaño corporal de las especies vivientes (ver tabla S1 del material suplementario) fueron obtenidos mediante revisión bibliográfica, siendo la principal fuente de información la recopilación de Silva y Downing (1995) y secundariamente Currier (1983), Tumlison (1987), Lari-vière y Walton (1997), Murray y Gardner (1997), de Oliveira (1998), Hutchins *et al.* (2003a,b), Krausman y Morales (2005), Myers *et al.* (2006), Prevosti (2006) y Delciellos y Vieira (2009). En aquellos especímenes no determinados a nivel específico o en aquellos en que la masa de la especie no es conocida, la masa corporal asignada se obtuvo promediando las masas de las especies cogenéricas (ver Tabla S1 del material suplementario). En el caso de *Genetta genetta* se

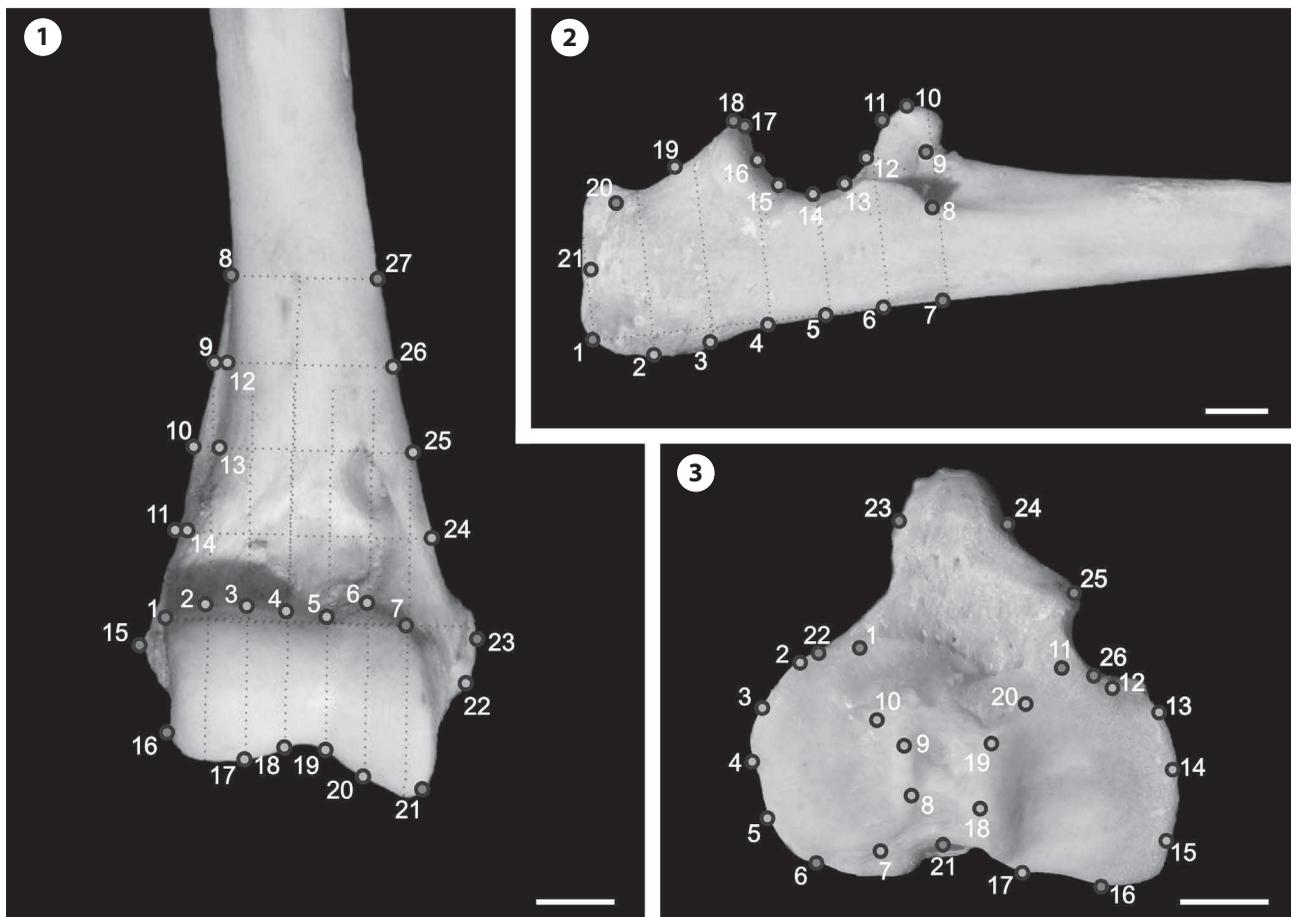


Figura 1: Ubicación de los *landmarks* (círculos gris oscuro) y *semilandmarks* (círculos gris claro) utilizados en el húmero (1), la ulna (2) y la tibia (3)/ Location of the landmarks (dark-gray circles) and semilandmarks (light-gray circles) used in humerus (1), ulna (2), and tibia (3).

TABLA 1. Parámetros de las funciones / function parameters

	Análisis del Húmero	Análisis de la Ulna	Análisis de la Tibia
Modelo sin ajuste por filogenia			
Coefficiente de ajuste (R ²)	0,899	0,946	0,958
F del Análisis de la varianza	607,31	975,37	721,89
p del Análisis de la varianza	< 0,0001	< 0,0001	< 0,0001
Intersección	-8,945 (-9,802/-8,088)	-7,545 (-8,152/-6,938)	-8,092 (-8,843/-7,341)
Pendiente	2,593 (2,383/2,803)	2,436 (2,280/2,592)	2,608 (2,410/2,806)
Modelo con ajuste por filogenia			
Intersección	-8,422	-7,675	-8,141
Pendiente	2,443	2,470	2,622
Datos de regresiones entre residuos			
Coefficiente de ajuste (R ²)	0,935	0,929	0,931
F del Análisis de la varianza	983,361	733,861	432,537
p del Análisis de la varianza	< 0,0001	< 0,0001	< 0,0001
Intersección	-0,030 (-0,120/0,060)	0,195 (0,101/0,289)	-0,002 (-0,131/0,127)
Pendiente	2,443 (2,288/2,599)	2,470 (2,287/2,653)	2,622 (2,365/2,879)
Corrección QLME para modelo sin ajuste	1,158	1,068	1,061
Corrección QLME para modelo con ajuste	1,216	1,087	1,037
%PE sin ajuste y sin corrección QLME			
Arborícolas	51,48%	16,89%	22,75%
Cursoriales	74,04%	23,17%	19,05%
Semifosoriales	29,47%	32,98%	30,55%
Terrestres	52,84%	35,99%	41,43%
Trepadores	39,05%	43,51%	31,28%
Total	49,35%	35,70%	29,35%
%PE con ajuste y sin corrección QLME			
Arborícolas	47,55%	15,89%	23,30%
Cursoriales	92,71%	23,75%	18,92%
Semifosoriales	26,47%	34,06%	31,24%
Terrestres	50,53%	37,10%	41,65%
Trepadores	42,40%	43,22%	31,53%
Total	54,17%	35,89%	29,53%
%PE sin ajuste y con corrección QLME			
Arborícolas	7,08%	6,89%	10,39%
Cursoriales	13,86%	27,70%	21,99%
Semifosoriales	9,70%	6,69%	5,10%
Terrestres	32,31%	3,07%	29,71%
Trepadores	24,00%	16,23%	10,84%
Total	21,08%	16,40%	16,59%
%PE con ajuste y con corrección QLME			
Arborícolas	6,51%	7,05%	10,15%
Cursoriales	12,43%	28,89%	21,54%
Semifosoriales	8,88%	6,85%	4,96%
Terrestres	24,88%	3,12%	29,31%
Trepadores	19,99%	16,97%	10,61%
Total	17,48%	17,10%	16,28%

Coefficientes de ajuste filogenético, valores de prueba de la significancia de la varianza explicada y parámetros de los modelos (incluyendo intervalos de confianza) para los análisis de regresiones simples sin y con ajuste filogenético, parámetros de los modelos para los análisis de regresiones simples con ajuste, factores QLME (Quasi-Maximum Likelihood Estimator) de corrección para los modelos sin y con ajuste filogenético y promedios de porcentajes de error de predicción (%PE total y por grupos) de los análisis de regresión sin/con ajuste y sin/con corrección logarítmica/ Adjustment factors, values of significance tests of the explained variance, and parameters of the models (including confidence intervals) for the simple regression analyses without and with the phylogenetic adjustment, parameters of the models for the simple regression analyses with phylogenetic adjustment, QLME (Quasi-Maximum Likelihood Estimator) correction factors for the models without and with the phylogenetic adjustment, and percentage of the prediction error (%PE total and by groups) of the simple regression analyses without/with phylogenetic adjustment and without/with log bias correction.

utilizaron los valores promedios de *G. servatina* (1,37 kg), *G. tigrina* (2,16 kg) y *G. rubiginosa* (2,5 kg) y para *Helogale percivale* se utilizaron los valores de *H. hirtula* (0,289 kg) y *H. parvula* (0,3 kg).

Para explorar la relación entre el tamaño corporal y los tipos locomotores, los especímenes vivientes fueron clasificados como arborícolas, cursoriales, semifosoriales, terrestres y trepadores, de acuerdo a la información disponible en la bibliografía (Taylor, 1970, 1972; Long, 1973; Van Valkenburgh, 1987; Hildebrand, 1988; Gompper, 1995; Ray, 1995; Strahan, 1995; Larivière y Walton, 1997; Gompper y Decker, 1998; Nowak, 1999; Presley, 2000; Larivière y Calzada, 2001; Hutchins *et al.*, 2003a,b; Wilson y Reeder, 2005; Polly, 2007). En estudios previos (Anderson *et al.*, 1985; Ercoli, 2010) se observó que la inclusión de especies acuáticas o semiacuáticas introduce un mayor error en las funciones predictoras de masa basadas en las medidas del esqueleto apendicular, debido a que estos taxones poseen miembros reducidos en relación a su cuerpo como parte de las adaptaciones a su estilo locomotor (Anderson *et al.*, 1985; Polly, 2007). Dado que, además, estos hábitos no son esperables para los Sparassodonta analizados (ver Marshall, 1976, 1978; Argot, 2001, 2002, 2003a,b, 2004a,b,c; Muizon y Argot, 2003; Ercoli, 2010), se excluyeron de este estudio a los representantes actuales con dicho hábito locomotor (*e.g.*, especies de Lutrinae).

Para evaluar la eficacia de cada función alométrica se calcularon los coeficientes de determinación (R^2) y el porcentaje de error de predicción (%PE, *Porcentual Prediction Error*; Van Valkenburgh, 1990) tanto para el total de la muestra por función, como para cada clase locomotora. El %PE se calcula como la sumatoria de las diferencias relativas entre los valores predichos y los conocidos de masa corporal (ver Smith, 1981). El %PE es considerado más robusto que el R^2 para evaluar la eficacia de cada función alométrica obtenida (ver Van Valkenburgh, 1990).

Para analizar el efecto de la estructura filogenética se llevó a cabo un análisis de regresiones de autovectores filogenéticos (PVR, *Phylogenetic Eigenvector Regression*; Diniz Filho *et al.*, 1998), que permite reconstruir las tres funciones predictoras teniendo en cuenta dicha influencia (funciones ajustadas). Las distancias filogenéticas requeridas por el método se calcularon sobre un árbol filogenético combinado (Fig. 2) obtenido a partir de resultados de estudios recientes (Krajewski y Westerman, 2003: topología del Orden Dasyuromorphia; Flynn *et al.*, 2005: arreglo de los grandes clados del Orden Carnivora; Gaubert *et al.*, 2005: topología de la Familia Vi-

verridae; Johnson *et al.*, 2006: topología de la Familia Felidae; Koepfli *et al.*, 2006: topología de la Familia Hyaenidae; Koepfli *et al.*, 2007: topología de la Familia Procyonidae; Koepfli *et al.*, 2008, Sato *et al.*, 2009 y Wolsan y Sato, 2009: topología de la Familia Mustelidae; Krause *et al.*, 2008: topología de la Familia Ursidae; Beck, 2008: relación de los grandes clados de Metatheria; Flores, 2009: topología de la Familia Didelphidae; Forasiepi, 2009: topología del Orden Sparassodonta; Patou *et al.*, 2009: topología de la Familia Herpestidae; Sato *et al.*, 2009: topología de la Superfamilia Musteloidea; Prevosti, 2010: topología de la Familia Canidae). La estimación de las distancias filogenéticas se basó en la asignación de valores enteros a los nodos, partiendo del taxón más alejado de la raíz (*i.e.*, separado de la raíz por la mayor cantidad de nodos) y creciendo hasta el nodo raíz. El procedimiento se repitió para los restantes clados hasta numerar todos los nodos (Fig. 2). Las distancias filogenéticas entre cada par de taxones se asignaron como el valor del nodo correspondiente al ancestro común más cercano entre ambos y de esta forma, las distancias entre los taxones pertenecientes a un grupo monofilético son siempre menores que la distancia entre alguno de estos y un taxón externo. Se realizó un análisis de coordenadas principales (PCO, *Principal Coordinates Analysis*; Gower, 1966) sobre la matriz de distancias filogenéticas y un análisis de vara partida (*Broken Stick*; Jackson, 1993) para seleccionar los ejes significativos. Estos últimos se utilizaron como variables independientes en las regresiones múltiples contra cada una de las variables (*i.e.*, masa, tamaño del centroide del húmero, ulna y tibia) para determinar si la variación de estas últimas podría ser explicada por la estructura filogenética de la muestra. De cada uno de estos análisis se extrajeron los residuos (porción de la varianza de los datos no explicada por la filogenia) con el fin de reconstruir rectas y ecuaciones de regresiones simples no sesgadas (*i.e.*, ajustadas) por la estructura filogenética (Garland e Ives, 2000).

Los valores de masas estimados para los taxones fósiles fueron corregidos (multiplicados por un factor de corrección) luego de la potenciación (*i.e.*, operación inversa al logaritmo, para transformar las estimaciones a kg), debido al desvío que produce esta operación (Smith, 1993). Para esto se seleccionó el factor de corrección QMLE (*Quasi-Maximum Likelihood Estimator*; Snowdon, 1991), debido a que la distribución tanto de los datos transformados por el logaritmo como de los residuos de las regresiones no fue significativamente distinta a una distribución normal (ver Snowdon, 1991; Smith, 1993). Por último, se calcularon los cocientes

entre los tamaños de los centroides con el fin de explorar como varió la relación entre estos en los distintos grupos de hábitos locomotores.

Los análisis estadísticos fueron realizados con los programas Statistica (StatSoft, Inc., 2001), PAST (Hammer *et al.*, 2001) y XLSTAT (Addinsoft, 2006).

Abreviaturas institucionales. **FMNH**, Field Museum of Natural History, Department of Geology, Chicago, USA; **MACN-A**, **MACN-Pv** y **MACN-Ma**, Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Colecciones “Ameghino”, Paleontología de Vertebrados y Mastozoología, Ciudad Autónoma de Buenos Aires, Argentina; **MLP**, Museo de La Plata, Colecciones de Mastozoología y Paleontología de Vertebrados, La Plata, Argentina; **MPM**, Museo Padre M. J. Molina, Colección de Paleontología de Vertebrados, Río Gallegos, Argentina; **UCMP**, University of California, Museum of Paleontology, Department of Paleontology, Berkeley, USA; **YPMPU**, Peabody Museum of Yale University, Division of Zoology and Vertebrate Paleontology, New Haven, USA.

RESULTADOS

Regresiones entre tamaño del centroide y masa corporal

Las regresiones de los tamaños del centroide del húmero, ulna y tibia respecto a la masa corporal (Fig. 3) resultaron significativas ($p < 0,05$), con R^2 : 0,899, 0,946 y 0,958, respectivamente. Los análisis de regresión teniendo en cuenta la estructura filogenética también resultaron significativos, con R^2 : 0,935, 0,929 y 0,931, respectivamente (Tab. 1).

Para las predicciones obtenidas a partir de las ecuaciones sin el ajuste filogenético y sin corrección del sesgo logarítmico, los %PE globales de los análisis del húmero, ulna y tibia, fueron 49,4%, 35,7% y 29,3%, mientras que luego del ajuste y la corrección, se observó una mejora del poder de predicción de todas las ecuaciones, especialmente en el caso del húmero, disminuyendo los %PE a 17,5%, 17,1% y 16,3%, respectivamente (Tab. 1).

Para el caso de las funciones del húmero (resultados corregidos), todos los grupos de hábito locomotor obtuvieron valores de %PE menores al 33% y 25% mediante la ecuación sin ajuste y con ajuste filogenético, respectivamente. Dichos valores fueron similares a los observados para las funciones de la ulna y tibia (Tab. 1). Sin embargo, en la figura 3.1 se observa un sesgo en función del hábito locomotor, siendo las especies arborícolas, semifosoriales y la mayoría de las especies trepadoras sobreestimadas en la masa corporal. Por otra parte, las masas corporales de todas las especies cursoriales

fueron subestimadas, mientras que los terrestres no obtuvieron un patrón claro de sobreestimación o subestimación, ubicándose en proporción similar a ambos lados de la recta.

Para el caso de las funciones del análisis de la ulna, la mayoría de los grupos de hábito locomotor (*i.e.*, arborícolas, semifosoriales, terrestres y trepadores) mostraron valores de %PE relativamente bajos para las ecuaciones sin ajuste y con ajuste (alrededor de 3% y 17% para ambas ecuaciones; Tab. 1), sin observarse ninguna tendencia general hacia una sobreestimación o subestimación para estos grupos locomotores en lo que respecta a las masas corporales (Fig. 3.2). Los cursoriales resultaron en ambas funciones con errores de predicción promedio moderados (23,7% y 28,9%PE, respectivamente), aunque la gran mayoría de sus representantes se ubicaron por debajo de la recta de regresión, siendo sobreestimados en peso, con la excepción de *Hyaena hyaena* (Fig. 3.2).

Para el caso de las funciones del análisis de la tibia, todos los grupos de hábito locomotor mostraron moderados a bajos valores de %PE, tanto para la ecuación sin ajuste como con ajuste filogenético (alrededor de 5,0% y 29,7% para ambas ecuaciones; Tab. 1). Como en el caso del análisis de ulna, no se observó una tendencia hacia una sobreestimación o subestimación por grupo locomotor en lo que respecta a las masas corporales (Fig. 3.3).

Los cocientes entre los tamaños del centroide del húmero y la ulna, húmero y tibia, y ulna y tibia se presentan en las figuras 4.1–3, respectivamente. Las relaciones entre el tamaño del centroide de la ulna y tibia mostraron poca variación entre los distintos grupos de hábito locomotor, mientras que los cocientes en los que el húmero se encuentra involucrado mostraron diferencias entre los valores medios aproximadamente tres veces mayores, obteniendo los cursoriales valores de cocientes bajos, mientras que los arborícolas y semifosoriales, valores elevados (Fig. 4).

Estimaciones de masas corporales en los Sparassodonta

Debido al sesgo reconocido para el húmero (Fig. 3) se emplearon, siempre que fue posible, las funciones de la ulna y la tibia para las estimaciones de la masa de los Sparassodonta, arrojando ambos resultados similares (Tab. 2). *Thylacosmilus atrox* (117,4 kg promedio de ambos análisis) resultó ser el taxón analizado de mayor masa estimada, seguido por *Arctodictis sinclairi* (39,9 kg obtenido en función de la ulna), *Borhyaena tuberata* (36,4 kg promedio de ambos análisis), *Prothylacynus patagonicus* (31,8 kg promedio de ambos análisis), *Lycopsis longirostris* (20,7 kg obtenido en función de

la ulna), *Cladosictis patagonica* (6,6 kg promedio de ambos análisis) y *Sipalocyon gracilis* (2,1 kg obtenido en función de la ulna). El análisis del húmero mostró grandes diferencias respecto a las estimaciones obtenidas a partir de la ulna y tibia (excepto en el caso de *Arctodictis sinclairi*), siendo *Prothylacynus* y *Lycopsis* predichos con una mayor masa que *Borhyaena*, tanto en las estimaciones con y sin ajuste (Tab. 2).

DISCUSIÓN

Características de las funciones obtenidas y comparación con estudios previos

Las funciones basadas en la vista distal del húmero no corregidas por el sesgo logarítmico obtuvieron valores de %PE notablemente mayores a los obtenidos por las restantes funciones, indicando una baja precisión para las estimaciones de masa (Tab. 1), aunque dentro del rango de los valores

esperables para este tipo de análisis (e.g., 15% a 97% en Van Valkenburgh, 1990; 4 a 41% en Myers, 2001). Luego de corregir el sesgo logarítmico, los errores de predicción disminuyeron marcadamente, indicando la presencia de importantes desvíos introducidos por la transformación de la variable dependiente (Smith, 1993). En el caso de las funciones construidas a partir de los datos de la ulna y tibia, los desvíos debidos a dicha transformación resultaron considerablemente menores. Los bajos valores de error de predicción obtenidos luego de la corrección por el sesgo logarítmico para todas las regresiones fueron menores que los típicamente obtenidos a partir de los estimadores craneanos (Van Valkenburgh, 1990) o dentarios (Van Valkenburgh, 1990; Damuth y MacFadden, 1990), coincidiendo con lo observado por Myers (2001), quien recalcó que las medidas de elementos postcraneanos, y especialmente aquellas tomadas sobre los miembros, suelen ser predictores más precisos del tamaño corporal que sus contrapartes cráneo-dentarias.

En el análisis del húmero, al tener en cuenta los valores de %PE (Tab. 1) y la ubicación de los representantes de los distintos grupos ecológicos con respecto a la recta de regresión (Fig. 3.1), la mayoría de los grupos ecológicos se distribuyeron en forma alternativa hacia uno u otro lado de la recta de regresión. Esto pone en evidencia la presencia de una fuerte relación entre el hábito locomotor y el tamaño del extremo distal del húmero, introduciendo un importante sesgo al estimar los tamaños corporales mediante esta ecuación. Las especies arborícolas, semifosoriales y muchas de las especies trepadoras poseen el extremo distal del húmero más grande respecto a lo esperado según su tamaño corporal, mientras que las especies cursoriales mostraron la tendencia opuesta. El menor tamaño del extremo distal del húmero en especies cursoriales se debe a la reducción de las zonas de fijación de los músculos pronadores, supinadores, flexores y extensores de la articulación húmero-ulna/radio, así como de flexores y extensores del carpo y de los dígitos. Estos músculos se insertan en los epicóndilos y la cresta del epicóndilo lateral y su reducción se relaciona con una restricción de los movimientos al plano sagital con una consecuente pérdida de habilidad en la manipulación (Hildebrand, 1984; Van Valkenburgh, 1987). Los arborícolas, semifosoriales y muchos trepadores mostraron la tendencia opuesta, debido al gran desarrollo de las zonas de fijación de estos grupos musculares necesarios en la actividad trepadora y/o cavadora. Las relaciones entre los cocientes de los tamaños del centroide mostraron el mismo patrón, observándose importantes alteraciones de las proporciones entre el húmero y la ulna, y el húmero y la tibia para

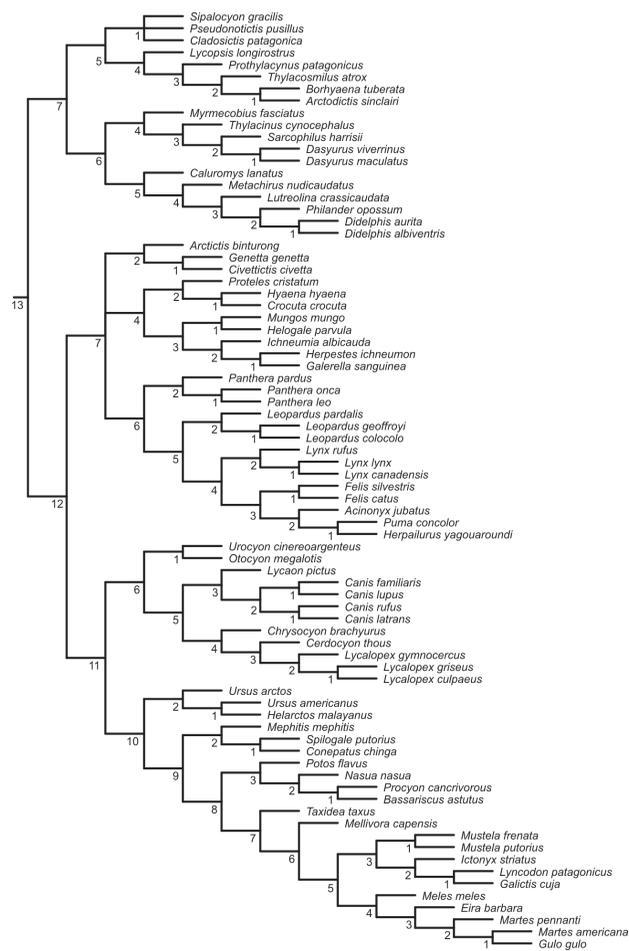


Figura 2: Árbol filogenético compuesto por las hipótesis filogenéticas más robustas disponibles representando las relaciones entre los taxones actuales y fósiles estudiados/ *Phylogenetic tree constructed from the most robust phylogenetic hypotheses available and showing the relationships among the extant and extinct taxa.*

los distintos grupos ecológicos. Por otro lado, en el cociente entre la ulna y la tibia, los sesgos introducidos por los hábitos locomotores fueron menores (Fig. 4.2–3).

Para el caso de los análisis de la ulna y la tibia, todos los grupos (excepto los cursoriales en el caso de la ulna) se distribuyeron a ambos lados de la recta de regresión, siendo los %PE de cada grupo locomotor bajos y similares (Tab. 1, Figs. 3.2–3.3). La forma del sector proximal de la ulna en vista lateral y de la tibia en vista proximal articular han sido descritas como importantes indicadores del hábito locomotor debido al desarrollo relativo de las siguientes estructuras: proyección proximodistal y anteroposterior del olécranon, curvatura de la diáfisis ulnar, proyección de la tuberosidad tibial y forma de los cóndilos articulares tibiales (Van Valkenburgh, 1987; Argot, 2001, 2002, 2003a,b, 2004a,b, c; Szalay y Sargis, 2001; Candela y Picasso, 2008). Sin embargo, estos cambios de forma en los distintos grupos locomotores no fueron acompañados por los cambios en el tamaño global de estas vistas para los grupos estudiados, excepto en la ulna de los cursoriales, donde la extensión posterior del olécranon generó un leve incremento del tamaño del centroide. Esta disposición posiblemente favorece una mayor fuerza de palanca del tríceps braquial durante la extensión de la articulación húmero-ulna/radio (Van Valkenburgh, 1987; Taylor, 1989; Argot, 2001a, 2003a,b, 2004a,b,c; Candela y Picasso, 2008).

La estrecha relación entre el hábito locomotor y el desarrollo del tamaño del extremo distal del húmero produjo sobreestimaciones y subestimaciones de la masa corporal en los análisis del tamaño del centroide para los distintos grupos locomotores (Figs. 3.1 y 4.1–2), afectando sólo levemente la magnitud del error de predicción porcentual de dichas es-

timaciones en comparación con las obtenidas a partir de la ulna y la tibia (tanto calculada por grupo locomotor como para toda la función en su conjunto; Tab. 1). En consecuencia, en los casos en que los taxones analizados puedan ser considerados de hábitos locomotores generalizados (*i.e.*, terrestres no cursoriales o trepadores ocasionales) o no se cuente con otras estructuras como la tibia o ulna, es posible utilizar al húmero como un estimador del tamaño corporal (ver más adelante). Sin embargo, en algunas especies fósiles, especialmente en aquellas que presentan una conspicua reducción o expansión de las estructuras distales (*i.e.*, epicóndilos y crestas), es recomendable utilizar sólo las estimaciones obtenidas a partir de la ulna y/o la tibia en caso de contarse con las mismas dado el sesgo que producen las funciones que utilizan el húmero. Por otro lado, estas discrepancias pueden ser entendidas como interesantes indicadores de hábitos locomotores, complementarios a los estudios de cambio de forma (Ercoli, 2010).

En todas las regresiones existieron casos de taxones que mostraron valores de masa diferentes a los esperados en función de los tamaños del centroide. Estas desviaciones pudieron deberse a múltiples factores: restricciones fisiológicas al tamaño, adaptaciones a distintos comportamientos o estrategias de caza (*e.g.*, miembros anteriores más desarrollados en félidos), variabilidad intraespecífica, errores instrumentales, deficiencia en los datos bibliográficos utilizados o de las limitaciones impuestas por la metodología implementada (Van Valkenburgh, 1990; Gordon, 2003). Wroe *et al.* (1999) y Argot (2003a,b, 2004b,c) utilizaron las funciones propuestas por Anyonge (1993) construidas a partir de medidas del fémur de las especies de Carnivora. Estas funciones mostraron elevados coeficientes de ajuste (R^2 cercanos o su-

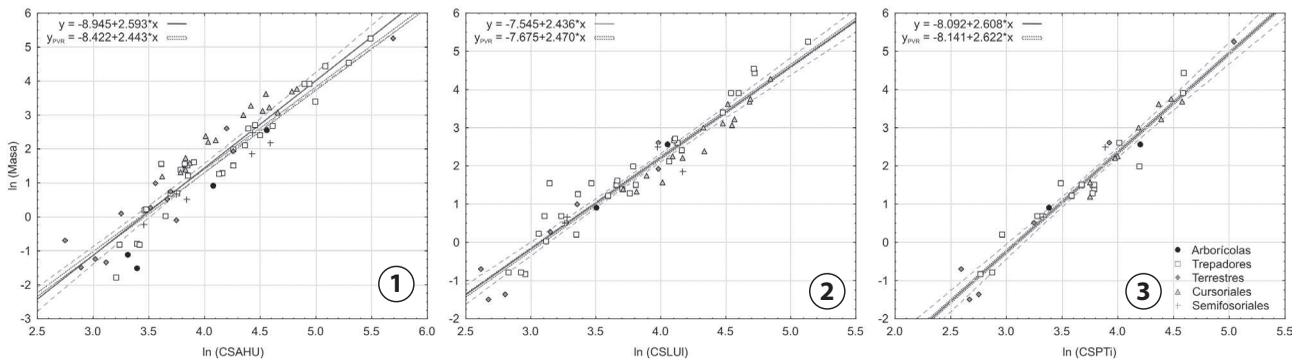


Figura 3: Gráficos bivariados y líneas de regresión obtenidas previamente (recta negra) y posteriormente (línea discontinua) al ajuste filogenético entre el tamaño del centroide y la masa corporal transformadas por el logaritmo natural para el húmero (1), la ulna (2) y la tibia (3), indicándose los grupos de hábito locomotor y las ecuaciones correspondientes/ *Bivariate graphics and regression lines between the centroid size and the body mass, transformed by the natural logarithm, obtained before (black line) and after (stippled line) the phylogenetic adjustment, for humerus (1), ulna (2), and tibia (3), showing the locomotory groups and the corresponding equations.*

periores a 0,95) y relativamente bajos errores de predicción (entre 22% y 27%PE, superiores a los aquí presentados). Sin embargo, aunque las especies actuales pueden ser cercanas funcionalmente a los Sparassodonta, dichas ecuaciones fueron construidas a partir de pocos taxones y pertenecientes exclusivamente al Orden Carnivora. Esta restricción puede influenciar negativamente la estimación de la masa de los Sparassodonta, muy diferentes en morfología y distantes filogenéticamente (ver Myers, 2001). Para el caso de la estimación de la masa del holotipo de *Thylacosmilus atrox*, Wroe *et al.* (1999) asumieron una sección circular del fémur para calcular el perímetro del mismo (variable predictora) a partir del diámetro medido por Riggs (1934), lo que puede considerarse como una fuente de error adicional.

Wroe *et al.* (2003) utilizaron el volumen endocraneano como variable predictora del tamaño corporal, medida sobre 32 marsupiales australianos, mientras que Wroe *et al.* (2004) utilizaron la ecuación de Anderson *et al.* (1985) y, cuando no fue posible, las ecuaciones de Myers (2001) corregidas, basadas en medidas cráneo-dentarias de 38 marsupiales australianos. Los diseños de muestreo restringiendo los análisis dentro del grupo de los marsupiales permitieron a estos autores disminuir la influencia filogenética pero limitó el número de taxones en la muestra y, a su vez, sólo permitió incluir a las especies de *Macropus* como únicos representantes mayores a 30 kg. *Macropus* es un taxón especializado tanto en la dieta como en la locomoción (herbívoros y saltadores bípedos; Maynard Smith y Savage, 1955; Polly, 2007) y no puede ser considerado un análogo funcional a los Sparassodonta, situación poco conveniente al realizar las estimaciones de

masa de estos últimos (Anderson *et al.*, 1985; Myers, 2001). Al mismo tiempo, varios Sparassodonta (*e.g.*, *Thylacosmilus*) quedaron fuera del rango de la regresión debido al mayor tamaño con respecto a *Macropus*. Por último, Wroe *et al.* (2004) utilizaron la ecuación de Anderson *et al.* (1985), basada en la circunferencia mínima del fémur, medidas sobre una muestra taxonómicamente rica aunque poco representada y sin tener en cuenta el sesgo introducido debido a la estructura filogenética de las especies.

Las funciones presentadas en este trabajo presentan varias ventajas y pueden considerarse como más robustas con respecto a las obtenidas en los trabajos previos: se encaró el diseño de muestreo incluyendo a los taxones funcional y/o filogenéticamente cercanos a los Sparassodonta, incluyendo tanto a los depredadores Metatheria como Eutheria y aislando la componente filogenética de la estructura de los datos, en lugar de reducir el muestreo a taxones cercanamente emparentados. Por otra parte, la introducción de un factor de corrección del sesgo logarítmico, no aplicado en varios de los trabajos previos (*e.g.*, Argot, 2003a,b, 2004b,c), permitió reducir el error de las funciones obtenidas.

Estimaciones de masas corporales de los Sparassodonta

Arctodictis sinclairi sólo pudo ser incluido en las regresiones realizadas a partir del húmero y la ulna. Las estimaciones obtenidas en ambos casos fueron similares: 39,7 kg en el caso del análisis del húmero y 39,9 kg en el análisis de la ulna (Tabs. 2 y 4), superando ampliamente la estimación de Wroe *et al.* (2004) de 23,3 kg (valor que queda por fuera de los intervalos de confianza aquí obtenidos). Wroe *et al.*

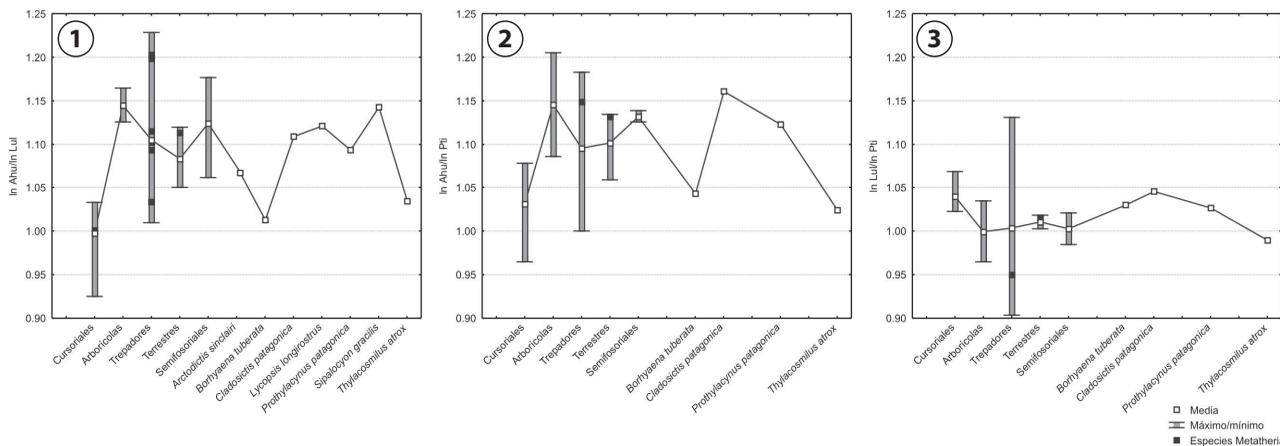


Figura 4: Cocientes de tamaños del centroide del húmero sobre la ulna (1), el húmero sobre la tibia (2) y la ulna sobre la tibia (3). Se muestra la media, máximo, mínimo, los valores obtenidos para las especies de marsupiales en cada grupo ecológico y los valores obtenidos para las especies fósiles/ Centroid size ratio of humerus related to ulna (1), humerus related to tibia (2), and ulna related to tibia (3), showing the mean, maximum, minimum, the values obtained for marsupials species from each ecological group, and the values obtained for fossil species.

Tabla 2 – Estimaciones por espécimen / estimates for each specimen

Especimen	CS	Masa estimada (kg)	Límites del IC (95%)		Masa estimada* (kg)	Masa estimada** (kg)
Arctodictis sinclairi (MLP 85-VII-3-1)	CSAHu	40,10	32,23	49,88	32,61	39,67
Borhyaena tuberata (MACN-A 2074-2078)	CSAHu	22,41	18,67	26,89	18,85	22,93
Borhyaena tuberata (MACN-A 6203-6265)	CSAHu	19,50	16,37	23,22	16,54	20,11
Cladosictis patagonica (MACN-A 6288-6298)	CSAHu	11,21	9,67	13,00	9,82	11,94
Cladosictis patagonica (MPM 4326)	CSAHu	8,91	7,75	10,25	7,91	9,62
Cladosictis patagonica (MPM 4329)	CSAHu	3,54	3,10	4,03	3,31	4,03
Cladosictis patagonica (YPMPU 15702)	CSAHu	14,58	12,43	17,11	12,58	15,30
Lycopsis longirostrus (UCMP 38061)	CSAHu	35,19	28,53	43,41	28,84	35,08
Prothylacynus patagonicus (YPMPU 15700)	CSAHu	45,44	36,23	56,99	36,69	44,63
Pseudonotictis pusillus (MLP 11-26)	CSAHu	0,95	0,79	1,14	0,96	1,17
Sipalocyon gracilis (MACN-A 5938-5948)	CSAHu	3,55	3,11	4,04	3,32	4,04
Sipalocyon gracilis (MPM 4316)	CSAHu	2,30	2,00	2,65	2,21	2,69
Thylacosmilus atrox (FMNH P 14531)	CSAHu	71,33	55,15	92,27	56,12	68,27
Arctodictis sinclairi (MLP 85-VII-3-1)	CSLUI	35,81	30,87	41,53	36,70	39,89
Borhyaena tuberata (YPMPU 15701)	CSLUI	35,66	30,75	41,36	36,55	39,73
Cladosictis patagonica (MPM 4326)	CSLUI	7,05	6,40	7,75	7,061	7,67
Cladosictis patagonica (MPM 4329)	CSLUI	4,29	3,89	4,73	4,269	4,64
Cladosictis patagonica (YPMPU 15046)	CSLUI	4,74	4,31	5,22	4,727	5,14
Cladosictis patagonica (YPMPU 15170)	CSLUI	5,66	5,14	6,22	5,650	6,14
Cladosictis patagonica (YPMPU 15702)	CSLUI	12,93	11,62	14,38	13,065	14,20
Lycopsis longirostrus (UCMP 38061)	CSLUI	18,81	16,69	21,20	19,113	20,77
Prothylacynus patagonicus (MACN-A 5931-5937)	CSLUI	23,17	20,38	26,34	23,609	25,66
Prothylacynus patagonicus (MACN-A 706-720)	CSLUI	29,62	25,77	34,05	30,283	32,91
Prothylacynus patagonicus (YPMPU 15700)	CSLUI	31,74	27,53	36,60	32,483	35,30
Sipalocyon gracilis (MPM 4316)	CSLUI	1,97	1,75	2,22	1,941	2,11
<i>cf.</i> Thylacosmilus (MACN-Pv 10925)	CSLUI	85,83	70,64	104,28	89,058	96,79
Borhyaena tuberata (MACN-A 9343)	CSPTi	31,80	26,53	38,11	31,92	33,11
Cladosictis patagonica (MPM 4326, 1)	CSPTi	4,84	4,29	5,47	4,82	5,00
Cladosictis patagonica (MPM 4326, 2)	CSPTi	5,59	4,95	6,31	5,57	5,78
Cladosictis patagonica (MPM 4333)	CSPTi	3,86	3,41	4,37	3,84	3,99
Prothylacynus paragonicus (YPMPU 15700)	CSPTi	28,31	23,78	33,71	28,40	29,46
Thylacosmilus atrox (FMNH P 14344)	CSPTi	131,60	100,38	172,51	132,96	137,92

Medias y límites de los intervalos de confianza sin ajuste filogenético (IC, 95%), medias obtenidas luego del ajuste filogenético (*) y medias obtenidas luego del ajuste filogenético y modificadas por el factor de corrección QLME (**) para las predicciones de las masas corporales de los especímenes fósiles a partir del tamaño del centroide del húmero, ulna y tibia (CSAHu, CSLUI y CSPTi, respectivamente) / Means and limits of confidence intervals without phylogenetic adjustment (IC, 95%), means obtained after the phylogenetic adjustment (*) and means obtained after the phylogenetic adjustment and the application of the correction factor QLME (**) for predictions of body masses of fossil specimens using humerus centroid size, ulna and tibia (CSAHu, CSLUI, and CSPTi respectively).

(2004) estimaron para *A. munizi* una masa de 51,6 kg, un valor considerablemente mayor que el aquí obtenido para *A. sinclairi*. Este valor es esperable dado que *A. munizi* posee dimensiones lineares en el cráneo y la dentición que son consistentemente mayores a las de *A. sinclairi* (ver Marshall, 1978; Forasiepi *et al.*, 2004). La similitud entre las estimaciones realizadas a partir del húmero y la ulna, así como el valor del cociente de los tamaños de los centroides (Fig. 4.1), coinciden con lo esperado para el hábito locomotor terrestre generalizado propuesto para el taxón (Marshall, 1978; Argot, 2004a; Forasiepi, 2009; Ercoli, 2010). Las masas de dos especímenes de *Borhyaena tuberata* fueron estimadas en 39,7 kg y 33,1 kg (36,4 kg promedio) según las funciones basadas en la ulna y la tibia, respectivamente. Argot (2003a), propuso una masa corporal de aproximadamente 23 kg (entre 19 kg y 29 kg según las distintas ecuaciones), basándose en la longitud proximo-distal del fémur, el perímetro de la diáfisis femoral y la superficie articular distal, mientras que Wroe *et al.* (2004) estimaron en 21,4 kg, basándose en la circunferencia mínima del fémur. Aunque existió superposición entre los valores máximos estimados por Argot (2003a) y los mínimos estimados en este trabajo con la tibia sin corrección por el sesgo logarítmico (Tab. 2), las predicciones previas son considerablemente menores a las aquí presentadas (se encuentran por fuera de los intervalos de confianza obtenidos). Esto podría deberse en parte a que en el estudio de Argot (2003a), el desvío introducido en la transformación logarítmica de la variable estimada no fue corregido, resultando en una subestimación de la masa predicha (Smith, 1993). Los valores obtenidos con la función del húmero son consistentemente menores a los obtenidos por las restantes funciones (20,1 kg y 22,9 kg; Tab. 2), lo que podría estar relacionado al sesgo introducido por los tipos locomotores (*vide supra*). Esta subestimación es congruente con los cocientes de tamaños del centroide y el hábito locomotor inferido para esta especie (*i.e.*, terrestre con cierto grado de cursorialidad; Argot, 2003a; Ercoli, 2010).

Las masas de los tres ejemplares de *Prothylacynus patagonicus* incluidos en la función basada en la ulna fueron estimadas en 25,7 kg (subadulto MACN-A 5931-5937), 32,9 kg y 35,3 kg (34,1 kg promedio para los ejemplares adultos). Para el único espécimen de la especie incluido en el análisis de la tibia, se obtuvo una estimación de 29,4 kg (adulto), valores similares a los 33 kg (promedio entre 27 kg y 37 kg, según distintas ecuaciones) propuestos por Argot (2003a) y a los 26,8 kg propuestos por Wroe *et al.* (2004), sobre la base de las medidas del fémur. Las estimaciones de estos dos autores

se encuentran dentro del intervalo de confianza del valor aquí predicho (Tab. 2). El único ejemplar incluido en el análisis del húmero (YPMPU 15700, también incluido en los demás análisis) obtuvo una estimación notablemente mayor (44,6 kg; Tab. 2). Este valor podría ser una sobreestimación coincidiendo con lo observado en la relación entre los tamaños del centroide del húmero y la tibia o la ulna (*i.e.*, valor elevado indicando un húmero proporcionalmente grande), siendo congruente con lo esperado en función de la asignación de *Prothylacynus* a la categoría de locomoción trepadora o arbórea (Marshall, 1978; Muizon, 1998; Argot, 2003a; Vieira y Astúa de Moraes, 2003).

El único ejemplar estudiado de *Lycopsis longirostris* (subadulto) sólo pudo ser incluido en las funciones basadas en el húmero y la ulna. Con la función basada en este último elemento se obtuvo una masa corporal de 20,8 kg (Tabs. 2 y S2 del material suplementario), estimación similar a la propuesta por Argot (2004c) de 17,1 kg, pero considerablemente mayor a la obtenida por Wroe *et al.* (2004) de 12,8 kg, la cual se encuentra fuera del intervalo de confianza de la predicción aquí propuesta. En la regresión obtenida a partir del húmero, el tamaño corporal asignado a *L. longirostris* resultó mucho mayor (35,1 kg). Tanto la proporción entre el húmero y la ulna, como el resultado mayor de la estimación de la masa a partir del húmero que el obtenido a partir de la ulna, coincidirían con lo esperado para un taxón trepador, como fuera sugerido por Argot (2004c). Sin embargo, es necesario tener en cuenta que este espécimen es un subadulto (Marshall, 1977), por lo cual la masa del adulto sería algo mayor. Para el caso de *Lycopsis torresi*, Wroe *et al.* (2004) estimaron una masa similar a la aquí propuesta para *L. longirostris* (19,4 kg; ver Tabs. 2 y S2 del material suplementario) a partir de la longitud de la hilera de los molares superiores y las fórmulas de Myers (2001).

Cladosictis patagonica pudo ser representado ampliamente en este trabajo. Cuatro de los cinco ejemplares incluidos en el análisis de la ulna obtuvieron valores de masa cercanos: 4,6 kg para el caso de un ejemplar subadulto (MPM 4329), 5,1 kg, 6,1 kg y 7,7 kg para los adultos, y 14,2 kg para un ejemplar (YPMPU 15702) de talla notablemente mayor (Tab. 2). En el análisis de la tibia, los tres ejemplares incluidos obtuvieron: 4,0 kg, 5,0 kg y 5,8 kg (promedio de 4,9 kg, todos ellos adultos; Tab. 2), valores similares a los observados en las predicciones a partir de ulna. Argot (2003b) propuso una masa corporal de 3,5 kg a 8 kg promedio según el espécimen, mientras que Wroe *et al.* (2004) obtuvieron una estimación de 4 kg (ambas estimaciones basadas en medidas lineales del fémur). Ambas predicciones son similares a las aquí obtenidas

y quedan contenidas dentro de los intervalos de confianza. Los cuatro ejemplares de *C. patagonica* incluidos en el análisis del húmero (tres de los cuales fueron también considerados en los análisis previos) obtuvieron valores muy disímiles y, en general, mucho mayores que los predichos con la ulna y la tibia (Tab. 2): 4,0 kg (MPM 4329, espécimen subadulto): 9,6 kg, 11,9 kg y 15,3 kg (10,2 kg en promedio). Nuevamente, es posible relacionar estas diferencias con los sesgos introducidos por el hábito locomotor, de acuerdo a las proporciones del tamaño del centroide y los hábitos inferidos para *C. patagonica* como intermedio entre terrestre y trepador (Argot, 2003b) o netamente trepador (Ercoli, 2010).

Sipalocyon gracilis fue incluido solamente en las funciones del húmero y la ulna. Mediante la segunda función se obtuvo una estimación de masa corporal de 2,1 kg (Tab. 2), valor que se encontró dentro del rango estimado por Argot (2003b) de 1 kg a 5 kg. Con la función del húmero se obtuvo un valor mayor (3,4 kg; fuera del intervalo de confianza de la estimación de ulna), valor esperable si se tiene en cuenta las habilidades trepadoras de este taxón (*sensu* Argot, 2003b).

Thylacosmilus atrox (FMNH 14344) fue incluido en la función de la tibia, obteniéndose una estimación de 137,9 kg; mientras que en el caso del ejemplar MACN-Pv 10925, una ulna aislada asignada tentativamente a *Thylacosmilus* (ver Kraglievich, 1960), se obtuvo una masa de 96,8 kg (117,4 kg promedio entre ambas predicciones; Tab. 2 y S2 del material suplementario). Aunque ambas estimaciones fueron dife-

rentes, existe una importante superposición de los intervalos de confianza (entre 92,6 kg y 103,4 kg). Argot (2004b), a partir del ejemplar FMNH 14344, obtuvo estimaciones menores: 47,5 kg y 49,5 kg (según dos ecuaciones basadas en las medidas del fémur). Para el holotipo de la especie (FMNH 14531), Argot (2004b), obtuvo estimaciones más elevadas (82–86,7 kg promedio para la función construida a partir de Carnivora y Felidae respectivamente), mientras que Wroe *et al.* (1999) estimaron la masa en 116 kg (mediante la ecuación basada en Felidae y el diámetro máximo femoral estimado), valores que se acercan a los aquí obtenidos para el ejemplar tentativamente referido a *Thylacosmilus*. Sin embargo, es necesario recordar que el holotipo es un espécimen que presenta dimensiones lineares notablemente mayores a los aquí estudiados (Riggs, 1934). Wroe *et al.* (2003) y Wroe *et al.* (2004) estimaron un promedio de 26 kg y 58 kg para dos cráneos más pequeños que el holotipo, sin aclarar los especímenes analizados. Nuevamente en ambos trabajos se obtuvieron valores muy inferiores a las estimaciones aquí propuestas y ubicados fuera de los intervalos de confianza (Tab. 2). La gran variabilidad de las estimaciones propuestas para *Thylacosmilus* podría deberse, a la variación de tamaños corporales existente entre los especímenes conocidos (Riggs, 1934; Wroe *et al.*, 1999; Argot, 2004b) y a los diferentes diseños de muestreo y tipos de análisis de datos empleados en cada uno de los trabajos.

La utilización de ecuaciones construidas sobre la base de

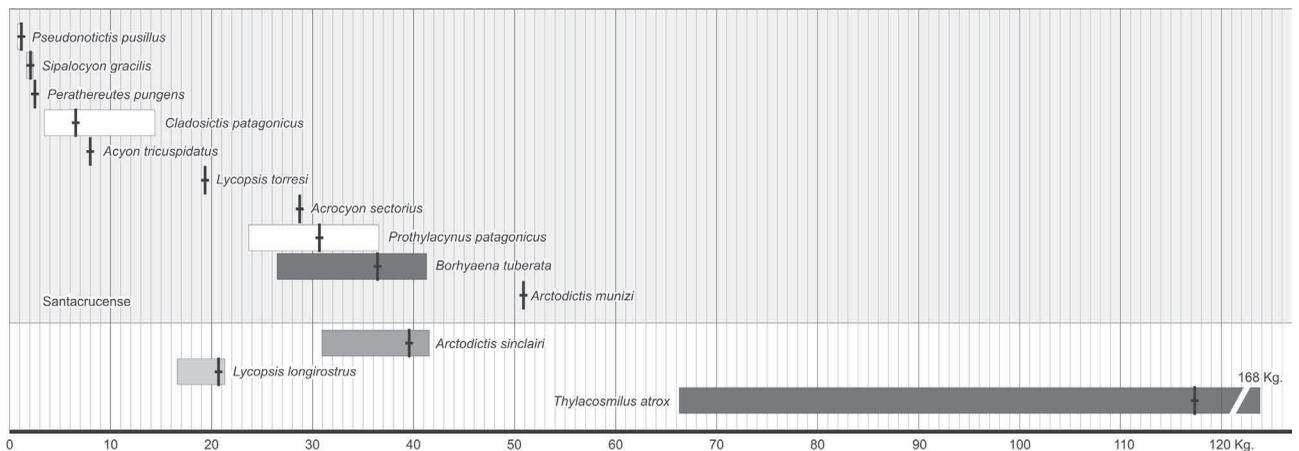


Figura 5: Diversidad de masas corporales y hábitos locomotores de los Sparassodonta. Los rangos de masa corporal fueron estimados a partir de las funciones de la ulna y/o la tibia con excepción de *Pseudonotictis pusillus*, estimado a partir del húmero. Los hábitos locomotores se representan mediante un gradiente, desde trepadores (blanco) a terrestres con algún grado de cursorialidad (gris más oscuro) (Argot, 2003a,b, 2004a,b,c; Ercoli, 2010). Las barras negras indican medias de las estimaciones a partir de elementos del postcráneo y estimaciones obtenidas por Wroe *et al.* (2004) para especies sin postcráneo preservado (*Acyon tricuspoidatus*, *Acrocyon sectorius*, *Arctodictis munizi*, *Lycopsis torresi* y *Peratheresutes pungens*) / Diversity of body masses and locomotory habits in Sparassodonta. The body mass range was estimated using the ulna and/or tibia, except for *Pseudonotictis pusillus* which was estimated using the humerus. The locomotory habits are shown by a color gradient from scansorial (white) to terrestrial with some degree of cursoriality (darkest gray); intermediate colors indicate intermediate locomotory habits (Argot, 2003a,b, 2004a,b,c; Ercoli, 2010). Black bars indicate the estimated means using postcranial elements and the estimations obtained by Wroe *et al.* (2004) for species without preserved postcranial (*Acyon tricuspoidatus*, *Acrocyon sectorius*, *Arctodictis munizi*, *Lycopsis torresi* and *Peratheresutes pungens*).

especímenes pertenecientes al Orden Carnivora (Anyonge, 1993) para estimar la masa de *Thylacosmilus*, como en los análisis de Argot (2004b) podría resultar discutible. *Thylacosmilus* se encuentra distante filogenéticamente a los carnívoros placentarios vivos y las modificaciones estructurales postcraneanas sugieren diferencias funcionales. Wroe *et al.* (2003, 2004), en cambio, utilizaron ecuaciones construidas sobre la base de los marsupiales australianos, las cuales presentan el problema ya comentado de la escasa representación de taxones superiores a los 30 kg y la diferente especialización locomotora (Maynard Smith y Savage, 1955; Polly, 2007). En el análisis del húmero, pese a que el holotipo posee medidas lineales mucho mayores a los demás especímenes, la predicción de la masa corporal de *T. atrox* fue menor en comparación con los valores anteriores (68,3 kg; Tab. 2), mientras que las proporciones entre el húmero y los otros elementos fueron bajas (sólo alcanzados por algunos trepadores placentarios y cursoriales placentarios y marsupiales). Ambos resultados son concordantes con lo esperado para las especies terrestres generalizadas o con algún grado de cursorialidad (Argot, 2004b; Ercoli, 2010), por lo cual la predicción de la función del húmero puede ser entendida como una subestimación de la masa corporal para este taxón.

Pseudonotictis pusillus sólo pudo ser incluido en la regresión realizada a partir del análisis del húmero, obteniéndose un valor de 1,2 kg (Tab. 2). Estudios previos (Argot, 2003b; Ercoli, 2010) sugieren que este taxón poseía habilidades trepadoras (*i.e.*, trepadores o arborícolas), por lo que es probable que el valor de masa obtenido esté sobreestimado.

Estructuración del gremio de los mamíferos depredadores de la Formación Santa Cruz

Varios trabajos basados en las comunidades vivientes y las asociaciones fósiles (*e.g.*, Van Valkenburgh, 1985; Dayan *et al.*, 1989; Creel *et al.*, 2001; Caro y Stoner, 2003) sugirieron que el gremio de los mamíferos carnívoros continentales tiende a estructurarse de manera tal de evitar superposición en las zonas adaptativas (Johnson *et al.*, 1996; Palomares y Caro, 1999; Creel *et al.*, 2001; Caro y Stoner, 2003). Las diferencias de tamaño, hábitos locomotores y alimentación permitirían la coexistencia de varias especies en un mismo ecosistema, minimizando de esta manera la competencia. En el caso de los carnívoros, esto implicaría el consumo de diferentes tipos de alimentos, lo cual estaría condicionado por el tamaño corporal, la morfología craneo-dentaria y apendicular (Van Valkenburgh, 1985, 2007). A su vez, el uso diferencial de microambientes y/o diferencias en los patrones de ac-

tividad a lo largo del día (*e.g.*, especies nocturnas *vs* diurnas) facilitarían la coexistencia de especies del mismo gremio.

Teniendo en cuenta los valores de tamaño corporal obtenidos y compilados en este trabajo, se pudo observar una separación bastante clara entre las distintas especies de esparassodontes santacrucenses (Fig. 5). *Arctodictis munizi* sería el depredador de mayor tamaño conocido en la Formación Santa Cruz (≈ 52 kg), *Borhyaena tuberata* (≈ 36 kg) y *Prothylacynus patagonicus* (≈ 32 kg) habrían seguido en tamaño. La masa de *Lycopsis torresi* fue estimada en aproximadamente 19 kg, un valor mayor a lo estimado para *Cladosictis patagonica* (≈ 7 kg) y menor al de *Prothylacynus patagonicus*. Por último, *Pseudonotictis pusillus* (≈ 1 kg), tendría una masa notablemente menor a los demás taxones, incluso a *Sipalocyon gracilis* (≈ 2 kg). Dentro de los Sparassodonta santacrucenses sin postcráneo conocido, *Acrocyon sectorius*, con 28,7 kg (*sensu* Wroe *et al.*, 2004), habría sido algo menor que *Prothylacynus patagonicus*; *Acyon tricuspdatum* habría poseído 8 kg (*sensu* Wroe *et al.*, 2004), una masa intermedia entre la estimada para *Lycopsis torresi* y la media de *Cladosictis patagonica*, aunque dentro del rango cubierto por los especímenes de éste último taxón; y *Peratheres pungens* habría tenido una masa intermedia entre *Cladosictis patagonica* y *Sipalocyon gracilis* (2,5 kg; Fig. 5, barras negras).

Los Sparassodonta santacrucenses cubrieron un amplio espectro de valores de masa corporal entre 1 y más de 50 kg presentando muy poca superposición, considerando tanto los valores medios como los mínimos y los máximos. Las especies con valores de masa más cercanos entre sí presentarían diferencias en cuanto a los hábitos locomotores y la dieta, como pudo ser el caso para *Borhyaena tuberata*-*Prothylacynus patagonicus* (Muizon y Argot, 2003; Argot, 2003a, 2004a) y al menos en dieta para *Prothylacynus patagonicus*-*Acrocyon sectorius*, y tal vez *Acyon tricuspdatum*-*Cladosictis patagonica* (Marshall, 1977, 1979, 1981). Esto indicaría una segregación de zonas adaptativas entre las especies de carnívoros santacrucenses, sin registrarse dos especies con hábitos y tamaño similares, algo que coincide con lo esperado en un proceso de diferenciación de nicho donde el desplazamiento de caracteres permitiría la coexistencia, minimizando la competencia interespecífica (Van Valkenburgh, 1985, 1987).

CONCLUSIONES

Los análisis de cocientes entre los tamaños del centroide, los errores de predicción en función de los hábitos locomotores y los gráficos de regresiones permitieron identificar las mejores funciones de regresión para la estimación de las

masas corporales. Para el caso de los fósiles, las predicciones de las masas corporales más confiables se obtuvieron con las funciones construidas a partir de la ulna y la tibia dado que aquellas construidas sobre la base del húmero se encuentran mayormente influenciadas por el hábito locomotor. La construcción de funciones a partir de los tamaños del centroide de los distintos elementos apendiculares, no sesgadas por la influencia de la estructura filogenética (*i.e.*, amplia muestra taxonómica y ajuste mediante PVR) ni por la transformación logarítmica (*i.e.*, aplicación de factor de corrección QLME), permitió obtener predicciones más confiables y precisas (bajos %PE) que las previamente utilizadas para las especies de Sparassodonta y pueden ser utilizadas para estimar tamaños corporales en otros linajes de depredadores extinguidos.

Las masas corporales de *Arctodictis sinclairi*, *Borhyaena tuberculata* y *Thylacosmilus atrox* resultaron mayores que las previamente propuestas por otros autores; mientras que para *Cladosictis patagonica*, *Lycopsis longirostris*, *Prothylacynus patagonicus* y *Sipalocyon gracilis* resultaron similares. La aplicación del cálculo del tamaño del centroide permitió estimar por primera vez la masa corporal de *Pseudonotictis pusillus* en 1 kg aproximadamente.

Sobre la base de las estimaciones aquí planteadas, los Sparassodonta santacruceses habrían presentado un claro patrón de diferenciación de masas corporales, cubriendo un amplio espectro con un bajo grado de solapamiento, lo cual podría interpretarse como un factor crucial para la reducción de la competencia interespecífica dentro del gremio.

AGRADECIMIENTOS.

A D. Flores (MACN-Ma), A. Kramarz (MACN-A y MACN-Pv); I. Olivares y D. Verzi (MLP Sección Mastozoología), M. Reguero y L. Pomi (MLP División Paleontología de Vertebrados) y W. Joyce (YPMPU) por permitirnos acceder a los materiales depositados en las colecciones a su cargo. G. Cassini, D. Flores, A. Forasiepi, L. Soibelzon, N. Toledo y S. Vizcaíno por parte del material fotográfico analizado. A. Álvarez, A. Candela, A. Concheyro, A. Forasiepi y C. Marsicano y a los revisores C. Argot y un revisor anónimo, por sus importantes aportes y comentarios. Al CONICET por el apoyo económico (PIP 112 200801 01054).

BIBLIOGRAFÍA

Addinsoft. 2006. XLSTAT-PLS. Excel interface. Addinsoft, United Kingdom.

Ameghino, F. 1887. Enumeración sistemática de las especies de mamíferos fósiles coleccionados por Carlos Ameghino en los terrenos eocenos de la Patagonia austral y depositados en el Museo La Plata. *Boletín del Museo de La Plata* 1: 1–26.

Ameghino, F. 1891. Nuevos restos de mamíferos fósiles, tratados en el artículo IV anterior por German Burmeister. *Revista Argentina de Historia Natural* 1: 259–270.

Anderson, J.F., Hall-Martin, A. y Russell, D.A. 1985. Long bone circumfer-

ence and weight in mammals, birds, and dinosaurs. *Journal of Zoology* 207: 53–61.

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

Argot, C. 2001. Functional-adaptive anatomy of the forelimb in the Didelphidae, and the paleobiology of the Paleocene marsupials *Mayulestes ferox* and *Pucadelphys andinus*. *Journal of Morphology* 247: 51–79.

Argot, C. 2002. Functional-adaptive anatomy of the hindlimb in the Didelphidae, and the paleobiology of the Paleocene marsupials *Mayulestes ferox* and *Pucadelphys andinus*. *Journal of Morphology* 253: 76–108.

Argot, C. 2003a. Functional adaptation of the postcranial skeleton of two Miocene borhyaenoids (Mammalia, Metatheria), *Borhyaena* and *Prothylacynus*, from South America. *Palaeontology* 46: 1213–1267.

Argot, C. 2003b. Postcranial functional adaptations in the South American Miocene borhyaenoids (Mammalia, Metatheria): *Cladosictis*, *Pseudonotictis* and *Sipalocyon*. *Alcheringa* 27: 303–356.

Argot, C. 2004a. Evolution of South American mammalian predator (Borhyaenoidea): anatomical and paleobiological implications. *Zoological Journal of the Linnean Society* 140: 487–521.

Argot, C. 2004b. Functional-adaptive features and paleobiologic implications of the postcranial skeleton of the late Miocene sabretooth borhyaenoid *Thylacosmilus atrox* (Metatheria). *Alcheringa* 28: 229–266.

Argot, C. 2004c. Functional-adaptive analysis of the postcranial skeleton of a Laventan borhyaenoid, *Lycopsis longirostris* (Marsupialia, Mammalia). *Journal of Vertebrate Paleontology* 24: 689–708.

Beck, R.M.D. 2008. A dated phylogeny of marsupials using a molecular supermatrix and multiple fossil constraints. *Journal of Mammalogy* 89: 175–189.

Bookstein, F.L. 1991. *Morphometric tools for landmark data. Geometry and biology*. Cambridge University Press. Nueva York, 435 p.

Bookstein, F.L. 1997. Landmark methods for forms without landmarks: morphometrics of group differences in outline shape. *Medical Image Analysis* 1: 225–243.

Cabrera, A. 1927. Datos para el conocimiento de los dasyuroideos fósiles argentinos. *Revista del Museo de La Plata* 30: 271–315.

Candela, A.M. y Picasso, M.B.J. 2008. Functional anatomy of the limbs of Erethizontidae (Rodentia, Caviomorpha): indicators of locomotor behavior in Miocene porcupines. *Journal of Morphology* 269: 552–593.

Caro, T.M. y Stoner, C.J. 2003. The potential for interspecific competition among African carnivores. *Biological Conservation* 110: 67–75.

Creel, S., Spong, G. y Creel, N. 2001. Interspecific competition and the population biology of extinction-prone carnivores. En: J.L. Gittleman, S.M. Funk, D.W. Macdonald y R.K. Wayne (Eds.), *Carnivore Conservation*, Cambridge University Press, Cambridge, p. 35–60.

Currier, M.J.P. 1983. *Felis concolor*. *Mammalian Species* 200: 1–7.

Damuth, J. y MacFadden, B.J. 1990. Introduction: body size and its estimation. En: J. Damuth y B.J. MacFadden (Eds.), *Body Size in Mammalian Paleobiology*. Cambridge University Press, Cambridge, p. 1–10.

Dayan, T., Tchernov, E., Yom-Tov, Y. y Simberloff, D. 1989. Ecological character displacement in Saharo-Arabian *Vulpes*: outfoxing Bergmann's rule. *Oikos* 55: 263–272.

Delciellos, A.C. y Vieira, M.C. 2009. Allometric, phylogenetic, and adaptive components of climbing performance in seven species of didelphid marsupials. *Journal of Mammalogy* 90: 104–113.

Diniz-Filho, J.A.F., Ramos de Sant'Ana, C.E. y Bini, L.M. 1998. An eigenvector method for estimating phylogenetic inertia. *Evolution* 52: 1247–1262.

Ercoli, M.D. 2010. [Estudio de los hábitos locomotores en los Borhyaenoidea (Marsupialia, Sparassodonta) de la Formación Santa Cruz (Mioceno Infe-

- rior de la provincia de Santa Cruz) a partir de la diferenciación morfológica en depredadores vivientes. Tesis de Licenciatura, Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires, 145 p. [Inédito].
- Flores, D.A. 2009. Phylogenetic analyses of postcranial skeletal morphology in didelphid marsupials. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 320: 1–81.
- Flynn, J.J. y Swisher III, C.C. 1995. Cenozoic South American land mammals ages correlation to global geochronologies. En: W.A. Berggren, D.V. Kent, M.P. Aubry, y J. Hardenbol (Eds.), *Geochronology Time Scales and Global Stratigraphic Correlation. Society for Sedimentary Geology, Special Publication* 54, p. 317–333.
- Flynn, J.J., Finarelli, J.A., Zehr, S., Hsu, J. y Nedbal, M.A. 2005. Molecular phylogeny of the Carnivora (Mammalia): assessing the impact of increased sampling on resolving enigmatic relationships. *Systematic Biology* 54: 317–337.
- Forasiepi, A.M. 2009. Osteology of *Arctodictis sinclairi* (Mammalia, Metatheria, Sparassodonta) and phylogeny of Cenozoic metatherian carnivores from South America. *Monografías del Museo Argentino de Ciencias Naturales* 6: 1–174.
- Forasiepi, A.M. y Carlini, A.A. 2010. New thylacosmilid (Mammalia, Metatheria, Sparassodonta) from the Miocene of Patagonia, Argentina. *Zootaxa* 2552: 55–68.
- Forasiepi, A.M., Goin, F.J. y Tauber, A.A. 2004. Las especies de *Arctodictis* Mercerat 1891 (Metatheria, Borhyaenidae), grandes carnívoros del Mioceno de América del Sur. *Revista Española de Paleontología* 19: 1–22.
- Garland, T.Jr. y Ives, A.R. 2000. Using the past to predict the present: confidence intervals for the regression equations in phylogenetic comparative methods. *The American Naturalist* 155: 346–364.
- Gaubert, P., Wozencraft, W.C., Cordeiro-Estrela, P. y Veron, G. 2005. Mosaics of convergences and noise in morphological phylogenies: what's in a viverrid-like carnivoran? *Systematic Biology* 54: 865–894.
- Gompper, M.E. 1995. *Nasua narica*. *Mammalian Species* 487: 1–10.
- Gompper, M.E. y Decker, D.M. 1998. *Nasua nasua*. *Mammalian Species* 580: 1–9.
- Gordon, C.L. 2003. A first look at estimating body size in dentally conservative marsupials. *Journal of Mammalian Evolution* 10: 1–21.
- Gower, J.C. 1966. Some distance properties of latent root and vector methods used in multivariate analysis. *Biometrika* 53: 325–338.
- Hammer, Ø., Harper, D.A.T. y Ryan, P.D. 2001. PAST: Palaeontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica* 4, 9 p.
- Harvey, P.H. y Pagel, M.D. 1991. *The comparative methods in evolutionary biology*. Oxford University Press, Oxford, 238 p.
- Hildebrand, M. 1984. Rotations of the leg segments of three fast-running cursors and an elephant. *Journal of Mammalogy* 65: 718–720.
- Hildebrand, M. 1988. *Analysis of vertebrate structure*, 3ª edición. Wiley & Sons. Nueva York, 701 p.
- Hutchins, M., Kleiman, D.G., Geist, V. y McDade, M.C. 2003a. *Grzimek's animal life encyclopedia, volume 12: mammals I*, 2ª edición, Farmington Hills (MI): Gale Group, Nueva York, 361 p.
- Hutchins, M., Kleiman, D.G., Geist, V. y McDade, M.C. 2003b. *Grzimek's animal life encyclopedia, volume 14: mammals III*, 2da edición, Farmington Hills (MI): Gale Group, Nueva York, 490 p.
- Jackson, D.A. 1993. Stopping rules in principal components analysis: a comparison of heuristic and statistical approaches. *Ecology* 74: 2204–2214.
- Johnson, W.E., Fuller, T.K. y Franklin, W.L. 1996. Sympatry in canids. A review and assessment. En: J.L. Gittleman (Ed.), *Carnivore Behavior, Ecology, and Evolution, Volume 2*. Cornell University Press, Ithaca-Nueva York, p. 189–218.
- Johnson, W.E., Eizirik, E., Pecon-Slattery, J., Murphy, W.J., Antunes, A. y Teeling, E. 2006. The late Miocene radiation of modern Felidae: a genetic assessment. *Science* 311: 73–77.
- Koepfli, K.P., Jenks, S.M., Eizirik, E., Zahirpour, T. Van Valkenburgh, B. y Wayne, R.K. 2006. Molecular systematics of the Hyaenidae: Relationships of a relictual lineage resolved by a molecular supermatrix. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 38: 603–620.
- Koepfli, K.P., Gompper, M.E., Eizirik, E., Ho, C.-C., Linden, L., Maldonado, J.E. y Wayne, R.K., 2007. Phylogeny of the Procyonidae (Mammalia: Carnivora): molecules, morphology and the Great American Interchange. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 43: 1076–1095.
- Koepfli, K.P., Kanchanasaka, B., Sasaki, H., Jacques, H., Louie, K.D.Y., Hoai, T., Dallas, J.F., Geffen, E., Gutleb, A., Sung-Yong, H., Heggberger, T.M., LaFontaine, L., Mason, C., Melisch, R., Ruiz-Olmo, J., Santos-Reis, M., Sidorovich, V.E., Stubbe, M. y Wayne, R.K. 2008. Establishing the foundation for an applied molecular taxonomy of otters in Southeast Asia. *Conservation Genetics* 9: 1589–1604.
- Kraglievich, J.L. 1960. Marsupiales tilacosmilinos de la fauna de Chapadmalal. *Publicaciones del Museo Municipal de Ciencias Naturales de Mar del Plata* 1: 53–72.
- Krajewski, C., y Westerman, M. 2003. Molecular systematics of Dasyuromorphia. En: M. Jones, C. Dickman y M. Archer (Eds.), *Predators with Pouches: The Biology of Carnivorous Marsupials*. CSIRO Publications, Melbourne, p. 3–20.
- Krause, J., Unger, T., Nocon, A., Malaspina, A.-S., Kolokotronis, S.-O., Stillr, M., Soibelzon, L., Spriggs, H., Dear, P., Briggs, A., Bray, S., O'Brien, S., Rabeder, G., Matheus, P., Cooper, A., Slatkin, M., Pääbo, S. y Hofreiter, M. 2008. Mitochondrial genomes reveal an explosive radiation of extinct and extant bears near the Miocene-Pliocene boundary. *BMC Evolutionary Biology* 8: 1471–2148.
- Krausman, P.R. y Morales, S.M. 2005. *Acinonyx jubatus*. *Mammalian Species* 771: 1–6.
- Larivière, S. y Walton, L.R. 1997. *Lynx rufus*. *Mammalian Species* 563: 1–8.
- Larivière, S. y Calzada, J. 2001. *Genetta genetta*. *Mammalian Species* 680: 1–6.
- Legendre, P. y Legendre, L. 1998. *Numerical Ecology*, 2da edición. Elsevier, Amsterdam, 853 p.
- Long, C.A. 1973. *Taxidea taxus*. *Mammalian Species* 26: 1–4.
- Marshall, L.G. 1976. Evolution of the Thylacosmilidae, extinct saber-tooth marsupials of South America. *PaleoBios* 23: 1–30.
- Marshall, L.G. 1977. A new species of *Lycopsis* (Borhyaenidae, Marsupialia) from the La Venta Fauna (Miocene) of Colombia, South America. *Journal of Paleontology* 51: 633–642.
- 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. 1979. Review of the Prothylacyninae, an extinct subfamily of South American “dog-like” marsupials. *Fieldiana Geology, New Series* 3: 1–49.
- Marshall, L.G. 1981. Review of the Hathyliacyninae, an extinct subfamily of South American “dog-like” marsupials. *Fieldiana Geology, New Series* 7: 1–120.
- Maynard Smith, J. y Savage, R.J.G. 1955. Some locomotory adaptations in mammals. *Journal of Linnean Society* 42: 602–622.
- Mercerat, A. 1891. Caracteres diagnósticos de algunas especies de Creodontia conservados en el Museo de La Plata. *Revista del Museo de La Plata* 2: 51–56.
- Muizon, C. de. 1998. *Mayulestes ferox*, a borhyaenoid (Metatheria, Mammalia) from the early Palaeocene of Bolivia. Phylogenetic and palaeobiologic implications. *Geodiversitas* 20: 19–142.

- Muizon, C. de y Argot, C. 2003. Comparative anatomy of the Tiupampa didelphimorphs; an approach to locomotory habits of early marsupials. En: M. Jones, C. Dickman y M. Archer (Eds.), *Predators with Pouches: The Biology of Carnivorous Marsupials*, CSIRO Publications, Melbourne, p. 43–62.
- Murray, J.L. y Gardner, G.L. 1997. *Leopardus pardalis*. *Mammalian Species* 548: 1–10.
- Myers, T.J. 2001. Marsupial body mass prediction. *Australian Journal of Zoology* 49: 99–118.
- Myers, P., Espinosa, R., Parr, C.S., Jones, T., Hammond, G.S., Dewey, T.A. 2006. The Animal Diversity Web (online). Accessed September 10, 2009. World Wide Web: <http://animaldiversity.org>.
- Nowak, R.M. 1999. *Walker's mammals of the world*, 6^a edición. Johns Hopkins University Press, Baltimore, 1936 p.
- Oliveira, T.G. de 1998. *Herpailurus yagouaroundi*. *Mammalian Species* 578: 1–6.
- Palomares, F. y Caro, T.M. 1999. Interspecific killing among mammalian carnivores. *The American Naturalist* 153: 493–508.
- Patou, M.L., Mclenachan, P.A., Morley C.G., Couloux, A., Cruaud, C., Jennings, A.P. y Veron, G. 2009. Molecular phylogeny of the Herpestidae (Mammalia, Carnivora) with a special emphasis on the Asian Herpestes. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 53: 69–80.
- Polly, D. 2007. Limbs in mammalian evolution. En: B.K. Hall (Ed.), *Fins into Limbs Evolution, Development and Transformation*. University of Chicago Press, Chicago y London, p. 245–268.
- Presley, S.J. 2000. *Eira barbara*. *Mammalian Species* 636: 1–6.
- Prevosti, F.J. 2006. New material of Pleistocene cats (Carnivora, Felidae) from Southern South America, with comments on biogeography and the fossil record. *Geobios* 39: 679–694.
- Prevosti, F.J. 2010. Phylogeny of the large extinct South American canids (Mammalia, Carnivora, Canidae) using a “total evidence” approach. *Cladistics* 26: 1–29.
- Prevosti, F.J. y Vizcaíno, S.F. 2006. Paleoecology of the large carnivore guild from the late Pleistocene of Argentina. *Acta Paleontologica Polonica* 51: 407–422.
- Ray, J.C. 1995. *Civettictis civetta*. *Mammalian Species* 488: 1–7.
- Riggs, E.S. 1933. Preliminary description of a new marsupial sabertooth from the Pliocene of Argentina. *Field Museum of Natural History, Geological Series* 6: 61–66.
- Riggs, E.S. 1934. A new marsupial saber-tooth from the Pliocene of Argentina and its relationships to other South American predacious marsupials. *The American Philosophical Society* 24: 1–31.
- Rohlf, F.J. 2006. TpsDig, ver. 2.1. Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook, Stony Brook.
- Rohlf, F.J. 2007. TpsRelw, ver. 1.45. Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook, Stony Brook.
- Sato, J.J., Wonsan, M., Minami, S., Hosoda, T., Shinaga, M.H., Hiyama, K., Yamaguchi, Y. y Suzuki, H. 2009. Deciphering and dating the red panda's ancestry and early adaptive radiation of Musteloidea. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 53: 907–922.
- Sheets, H.D. 2003. IMP-Integrated Morphometrics Package. Buffalo, N.Y.: Department of Physics, Caisius College.
- Silva, M. y Downing, J.A. 1995. *Mammalian body masses*. CRC Press, Boca Raton, 359 p.
- Simpson, G.G. 1950. History of the fauna of Latin America. *American Scientist* 38: 361–389.
- Simpson, G.G. 1980. *Splendid isolation. The curious history of South American Mammals*. Yale University Press, New Haven, 266 p.
- Sinclair, W.J. 1906. Marsupialia. En: *Reports of the Princeton University Expeditions to Patagonia 1896–1899*. Mammalia of the Santa Cruz Beds. IV (III). Pierpoint Morgan-Princeton University, Princeton, p. 333–460.
- Smith, R.J. 1981. Interpretation of correlations in intraspecific and interspecific allometry. *Growth* 45: 291–297.
- Smith, R.J. 1993. Logarithmic transformation bias in allometry. *American Journal of Physical Anthropology* 90: 215–228.
- Snowdon, P. 1991. A ratio estimator for bias correction in logarithmic regressions. *Canadian Journal of Forest Research* 21: 720–724.
- Soibelzon, L. y Prevosti, F. 2007. Los carnívoros (Carnivora, Mammalia) terrestres del Cuaternario de América del Sur. En: G. X Pons y D. Vicens (Eds.), *Geomorfología Litoral i Quaternari. Homenatge a D. Joan Cuenda Barceló*. Monografies de la Societat d'Història Natural de les Balears, Palma de Mallorca, p. 49–68.
- StatSoft, Inc. 2001. STATISTICA 6.0 (data analysis software system). World Wide Web: <http://www.statsoft.com>.
- Strahan, R. 1995. *Mammals of Australia*. Smithsonian Institution Press, Washington D.C., 756 p.
- Stynder, D.D. 2009. Tooth crown form as an indicator of niche partitioning among late Miocene/early Pliocene hyenas from ‘E’ Quarry, Langebaanweg, South Africa. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 283: 148–159.
- Szalay, F.S. y Sargis, E.J. 2001. Model-based analysis of postcranial osteology of marsupials from the Palaeocene of Itaboraí (Brazil) and the phylogenetics and biogeography of Metatheria. *Geodiversitas* 23: 139–302.
- Taylor, M.E. 1970. Locomotion in some east African viverrids. *Journal of Mammalogy* 51: 42–51.
- Taylor, M.E. 1972. *Ichneumia albicauda*. *Mammalian Species* 12: 1–4.
- Taylor, M.E. 1989. Locomotor adaptations by carnivores. En: J.L. Gittleman (Ed.), *Carnivore Behavior, Ecology, and Evolution*. Cornell University Press, Nueva York, p. 382–409.
- Tumlison, R. 1987. *Felis lynx*. *Mammalian Species* 269: 1–8.
- Van Valkenburgh, B. 1985. Locomotor diversity within past and present guilds of large predatory mammals. *Paleobiology* 11: 406–428.
- Van Valkenburgh, B. 1987. Skeletal indicators of locomotor behavior in living and extinct carnivores. *Journal of Vertebrate Paleontology* 7: 162–182.
- Van Valkenburgh, B. 1990. Skeletal and dental predictors of body mass in carnivores. En: J. Damuth y B.J. MacFadden (Eds.), *Mammalian Paleobiology: Estimation and Biological Implications*. Cambridge University Press, Nueva York, p. 181–205.
- Van Valkenburgh, B. 2007. Déjà vu: the evolution of feeding morphologies in the Carnivora. *Integrative and Comparative Biology* 47: 147–163.
- Van Valkenburgh, B. y Wayne, R.K. 1994. Shape divergence associated with size convergence in sympatric east african jackals. *Ecology* 75: 1567–1581.
- Van Valkenburgh, B. y Hertel, F. 1998. The decline of North American predators during the late Pleistocene. *Illinois State Museum Scientific Papers* 27: 357–374.
- Vieira, E.M. y Astúa de Moraes, D. 2003. Carnivory and insectivory in Neotropical marsupials. En: M. Jones, C. Dickman y M. Archer (Eds.), *Predators with Pouches: The Biology of Carnivorous Marsupials*. CSIRO, Melbourne, p. 271–284.
- Wilson, D.E. y Reeder, D.A.M. 2005. *Mammal species of the world. A taxonomic and geographic reference*, 3^a edición. Johns Hopkins University Press, Baltimore, 2142 p.
- Wolsan, M. y Sato, J. 2009. Multilocus DNA phylogeny of Mustelidae and the ancestry of South American species. 10th International Mammalogical Congress (Mendoza). *Abstracts* p. 59–60.

- Woodburne, M., Cione, A.L. y Tonni, E.P. 2006. Central American provincialism and the Great American Biotic Interchange. En: O. Carranza-Castañeda y E.H. Lindsay (Eds.), *Advances in Late Tertiary Vertebrate Paleontology in Mexico and the Great American Biotic Interchange*. Publicación Especial del Instituto de Geología y Centro de Geociencias de la Universidad Nacional Autónoma de México DF, p. 73–101.
- Wroe, S., Myers, T.J., Wells, R.T. y Gillespie, A. 1999. Estimating the weight of the Pleistocene marsupial lion, *Thylacoleo carnifex* (Thylacoleonidae: Marsupialia): implications for the ecomorphology of a marsupial super-predator and hypotheses of impoverishment of Australian marsupial carnivore faunas. *Australian Journal of Zoology* 47: 489–498.
- Wroe, S., Myers, T., Seebacher, F., Kear, B., Gillespie, A., Crowther, M. y Salisbury, S. 2003. An alternative method for predicting body mass: the case of the Pleistocene marsupial lion. *Paleobiology* 29: 403–411.
- Wroe, S., Argot, C. y Dickman, C. 2004. On the rarity of big fierce carnivores and primacy of isolation and area: tracking large mammalian carnivore diversity on two isolated continents. *Proceedings of the Royal Society London* 271: 1203–1211.

doi: 10.5710/AMGH.v48i4(347)

Recibido: 2 de junio de 2010

Aceptado: 21 de febrero de 2011