



Revisión taxonómica de *Parahyaenodon argentinus* Ameghino y sus implicancias en el conocimiento de los grandes mamíferos carnívoros del Mio-Plioceno de América de Sur

Analía M. FORASIEPI¹⁻², Agustín G. MARTINELLI² y Francisco J. GOIN³

Abstract. TAXONOMIC REVISION OF *PARAHYAENODON ARGENTINUS* AMEGHINO AND ITS IMPLICANCES FOR THE KNOWLEDGE OF THE MIO-PLIOCENE LARGE CARNIVOROUS MAMMALS OF SOUTH AMERICA. *Parahyaenodon argentinus*, from the Late Miocene-Early Pliocene of Monte Hermoso (Buenos Aires Province, Argentina), was recognized by Ameghino in 1904, who regarded it as Hyaenodontidae (Eutheria, Creodonta). Based on its dental features, later authors assigned *P. argentinus* to Borhyaeninae (Metatheria, Sparassodonta, Borhyaenidae). Thus, this taxon would have represented the last known borhyaenid. A new analysis of the type and only known specimen led us to reassign *P. argentinus* to Procyonidae (Eutheria, Carnivora). In this context, the biochron of Borhyaeninae extends up just to Late Miocene (Huayquerian Age), being cf. *Borhyaena* and possibly *Eutemnodus* the last known representatives of this subfamily. Based on these results and in the first records of carnivorous placental immigrants in South America, it is evident that there was no "competitive displacement" between metatherian and eutherian carnivores: there is a gap of no less than four Ma between the extinction of the last Borhyaeninae and the arrival of their alleged ecological counterparts, the Carnivora.

Resumen. *Parahyaenodon argentinus*, del Mioceno Tardío-Plioceno Temprano de Monte Hermoso (provincia de Buenos Aires, Argentina) fue dado a conocer por Ameghino en 1904 como un Hyaenodontidae (Eutheria, Creodonta). Sobre la base de sus caracteres dentarios, autores posteriores consideraron a *P. argentinus* como un Borhyaeninae (Metatheria, Sparassodonta, Borhyaenidae), lo que representaría el registro más tardío conocido para la subfamilia. Un nuevo análisis del ejemplar tipo y único material conocido de esta especie permitió reasignar a *P. argentinus* a los Procyonidae (Eutheria, Carnivora). De este modo el biocrón de los Borhyaeninae se extiende sólo hasta fines del Mioceno (Edad Huayqueriense), siendo cf. *Borhyaena* y, posiblemente *Eutemnodus* los últimos representantes de la subfamilia. A la luz de estos resultados, y teniendo en cuenta los primeros registros de inmigrantes placentarios carnívoros en América del Sur, resulta evidente entonces que no ocurrieron "desplazamientos competitivos" entre unos y otros: existe un lapso de aproximadamente cuatro Ma entre la extinción de los Borhyaeninae y la aparición de sus supuestos equivalentes ecológicos, los Carnivora.

Key words. Competitive displacements. *Parahyaenodon argentinus*. Procyonidae. Borhyaenidae. Monte Hermoso Formation. South America.

Palabras clave. Desplazamientos competitivos. *Parahyaenodon argentinus*. Procyonidae. Borhyaenidae. Formación Monte Hermoso. América del Sur.

Introducción

Los extintos representantes de la subfamilia Borhyaeninae (Metatheria, Sparassodonta, Borhyaenidae) se encuentran entre los metaterios sudamericanos de mayor tamaño conocidos para América del

Sur. Su arquitectura dentaria es netamente carnífera, y algunas formas presentan adaptaciones hacia hábitos osífragos (Marshall, 1977, 1978; Goin, 1995). Durante el Terciario ocuparon la zona adaptativa correspondiente a los grandes mamíferos depredadores de los ecosistemas terrestres en América del Sur (e.g., Marshall, 1977, 1978, 1982; Simpson, 1980).

Con excepción de los notablemente especializados Thylacosmilidae, el registro plioceno de *Parahyaenodon argentinus* Ameghino representaría la última aparición de un metaterio carnívoro de gran tamaño en América del Sur (pero véase más abajo). La aparición posterior, casi inmediata en el registro fósil, de carnívoros placentarios inmigrantes de tamaño similar y origen holártico (e.g., Canidae,

¹Anatomical Sciences and Neurobiology, University of Louisville, 500 S. Preston, Louisville, KY 40292, USA

²Sección Paleontología de Vertebrados, Museo Argentino de Ciencias Naturales 'Bernardino Rivadavia'. Av. Ángel Gallardo 470, 1405 Buenos Aires, Argentina.

borhyaena@hotmail.com, agustin_martinelli@yahoo.com.ar

³División Paleontología Vertebrados, Museo de La Plata. Paseo del Bosque s/n, 1900 La Plata, Argentina.

fgoin@museo.fcnym.unlp.edu.ar

Felidae) dio lugar a interpretaciones diversas en torno al papel ecológico que habrían cumplido los carnívoros placentarios en relación a los carnívoros metaterios, así como también en torno a las causas de la extinción de los Sparassodonta. Conceptos tales como los de “desplazamiento competitivo”, “reemplazo” o “enriquecimiento” estuvieron frecuentemente en el centro del debate (véase Simpson, 1950, 1969, 1971, 1980; Patterson y Pascual, 1968, 1972; Reig, 1981; Marshall, 1977, 1978, 1982; Webb, 1985).

Parahyaenodon argentinus fue reconocido por Ameghino sobre la base de dos caninos, un premolar, un incisivo, varios elementos del pie izquierdo, un fragmento de isquion y dos vértebras caudales (figura 1) procedentes de sedimentos de la Formación Monte Hermoso (Ameghino, 1904a). La especie fue entonces incluida en la Familia Hyaenodontidae, Suborden Creodonta. En ese mismo trabajo y en otro posterior, Ameghino (1904b) estableció fuertes semejanzas entre *P. argentinus* y el género *Hyaenodon* Laizer y Parieu (Creodonta, Hyaenodontidae) sobre la base de la morfología del astrágalo. Cabe destacar que Ameghino incluía entre los Sarcobora a mamíferos de hábitos carnívoros tanto euterios como metaterios (e.g., Ameghino, 1889). Así, consideró dentro de este grupo a los Pedimana (Didelphidae y Microbiotheridae), Dasyura, Insectivora, Carnivora, Pinnipedia, Creodonta y Sparassodonta. Ameghino agrupó originalmente a los esparasodontes y creodontes en el grupo de los Creodonta, aunque luego los separó (Ameghino, 1894), si bien explicitó relaciones de descendencia entre ellos (Ameghino, 1906). Con posterioridad, Rovereto (1914) sin modificar la sistemática propuesta por Ameghino, identificó erróneamente algunos elementos esqueléticos de *P. argentinus*. Tal como se evidencia en la lámina XI de su trabajo, las Figs. 4a (“escafoides”), 4b, c, f y h (“falanges”) ilustran, por el contrario, un navicular (Fig. 4a), una vértebra caudal posterior (4b), un ectocuneiforme (4c) y dos metápodos (4f y 4h). Lucas Kraglievich fue el primero en considerar como metaterios (Marsupialia en Kraglievich, 1934) a *P. argentinus* y a la mayoría de los Creodonta de Ameghino. No obstante, consideró a *Parahyaenodon* un género dudoso que podría resultar sinónimo de otro taxón ya conocido para esta localidad (Kraglievich, 1934). Posteriormente Ringuelet (1966) incluyó a *P. argentinus* en la Familia Borhyaenidae, Subfamilia Borhyaeninae, estableciendo sus comparaciones con el tarso de *Thylacosmilus* Riggs. Sin dudar de su posición taxonómica, y sobre la base exclusiva de los caracteres dentarios, Marshall (1978: 66-68) estableció afinidades entre *Parahyaenodon* y los géneros santacruceses *Acrocyon* Ameghino y *Borhyaena* Ameghino y, en la discusión de ese mismo trabajo (Marshall, 1978: 69; véase también la Fig. 14) con el género huayquerien-

se *Eutemnodus* Burmeister. Otras referencias a *Parahyaenodon argentinus* como Metatheria (Borhyaenidae, Borhyaeninae) fueron hechas tomando como base las conclusiones de Marshall (1978) y de autores previos (e.g., Kraglievich y Olazábal, 1959; Marshall, 1976, 1977, 1981a, 1982; Marshall *et al.*, 1983, 1990; Mones, 1986; Berman, 1994; Goin, 1995; Pascual *et al.*, 1996; McKenna y Bell, 1997).

Una nueva revisión del tipo y único ejemplar de *P. argentinus* reveló afinidades con los Eutheria, hecho que motivó la realización de este trabajo. Se han comparando los elementos esqueléticos y dentarios conocidos de *P. argentinus* con aquellos de metaterios (Sparassodonta) y euterios carnívoros (Procyonidae) con el objetivo de reevaluar su posición sistemática (véase Apéndice). En segundo lugar se discuten aspectos vinculados con las últimas apariciones de borieninos en el registro fósil sudamericano. Finalmente, y a luz de los resultados obtenidos, se comentan hipótesis previas sobre supuestos fenómenos de “desplazamiento competitivo” entre los grandes mamíferos carnívoros Metatheria y Eutheria de fines del Terciario.

Abreviaturas. MACN: Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Buenos Aires (A: Colección Nacional Ameghino; Ma: Colección Nacional de Mastozoología; Pv: Colección Nacional de Paleontología de Vertebrados); MLP: Museo de La Plata (Pv: División Paleontología Vertebrados; Zv: División Zoología Vertebrados); FMNH: Field Museum of Natural History, Chicago; I/i, C/c, P/p, incisivos, caninos y premolares superiores e inferiores respectivamente.

Paleontología sistemática

Clase MAMMALIA Linnaeus, 1758
Orden CARNIVORA Bowdich, 1821
Familia PROCYONIDAE Gray, 1825

Género *Parahyaenodon* Ameghino, 1904a

Parahyaenodon argentinus Ameghino, 1904a
Figuras 1-2

Holotipo. MACN-Pv 8073: incisivo con la corona fracturada, canino superior izquierdo completo, corona del canino inferior izquierdo, premolar casi completo, huesos del pie izquierdo, fragmento de isquion y dos vértebras caudales distales. Tanto la textura como la coloración de los restos pertenecientes al holotipo son claramente homogéneas, lo que indica su exhumación en un mismo nivel estratigráfico. Por otra parte, las proporciones y dimensiones de los materiales dentarios y postcraneos (véase más abajo) concuerdan con su pertenencia a un mismo individuo, tal como fuera oportunamente señalado por Ameghino (1904a).

Localidad, horizonte y edad. Monte Hermoso, provincia de Buenos Aires, Argentina; Formación Monte Hermoso (Ameghino, 1904a); Mioceno Tardío-

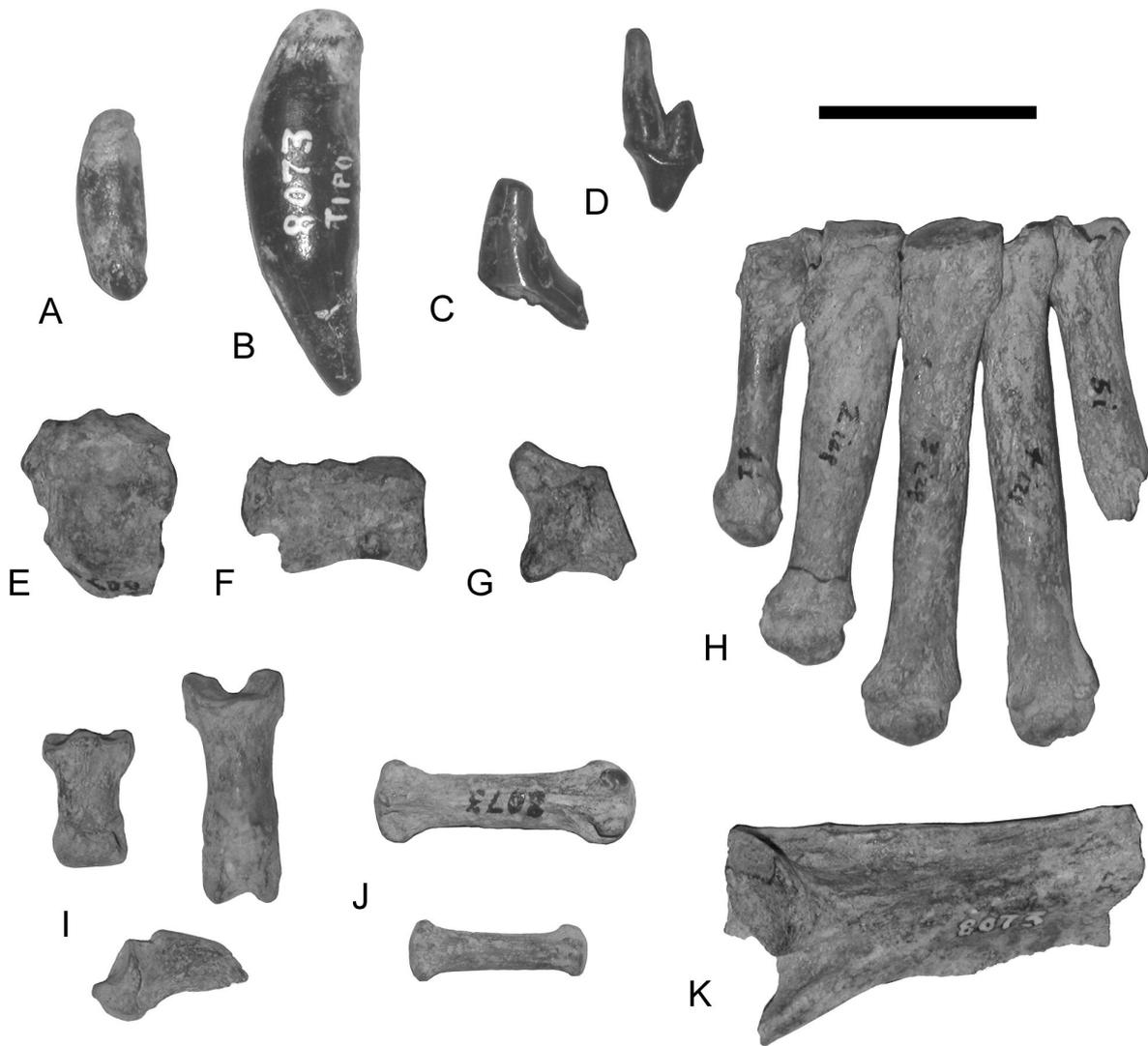


Figura 1. *Parahyaenodon argentinus* Ameghino (MACN-Pv 8073). **A**, incisivo superior en vista labial / *upper incisor in labial view*; **B**, canino superior izquierdo en vista labial / *left upper canine in labial view*; **C**, canino inferior izquierdo en vista labial / *lower canine in labial view*; **D**, premolar en vista lingual / *premolar in lingual view*; **E**, navicular en vista proximal / *navicular in proximal view*; **F**, ectocuneiforme en vista medial / *ectocuneiform in medial view*; **G**, entocuneiforme en vista medial / *entocuneiform in medial view*; **H**, metatarsos en vista anterior / *metatarsals in anterior view*; **I**, falanges proximal, distal y ungueal / *proximal, distal, and ungual phalanges*; **J**, dos vértebras caudales distales / *two distal caudal vertebrae*; **K**, fragmento izquierdo de isquion en vista lateral / *left fragment of isquion in lateral view*. La escala representa 20 mm / *scale bar represents 20 mm*.

Plioceno Temprano (Piso/Edad Montehermosense; véase Kraglievich, 1934; Cione y Tonni, 2001).

Descripción y comparaciones

Dentición (figuras 1.A-D). El incisivo es un diente robusto; la corona es de contorno suboval; la raíz es fuerte, comprimida y con un surco poco profundo en la cara mesial. El ápice de la corona está desgastado con una faceta oblicua mesialmente y algo roto en el extremo mesial. Sobre la cara posterolabial del diente existe una cresta muy desgastada; esta estructura está ausente en los esparasodontes, mientras que es-

tá presente en los I3 de varios prociónidos (*e.g.*, *Procyon* Storr). Teniendo en cuenta el aspecto plano de su cara mesial y la orientación oblicua de la faceta de desgaste, este elemento podría corresponder al incisivo izquierdo más distal (un I3 izquierdo, tal como fue considerado por Marshall, 1978).

El canino superior está casi completo. El capuchón de esmalte cubre el tercio distal del diente y su contacto con la raíz es recto; en los esparasodontes, el contacto entre ambas estructuras es sinuoso. Sobre la cara anterior y posterior del canino superior de *P. argentinus* existen crestas apenas desarrolladas. La raíz es algo globosa, lisa y no muestra surcos o costillas en su superficie, como ocurre en varios borieninos (*e.g.*,

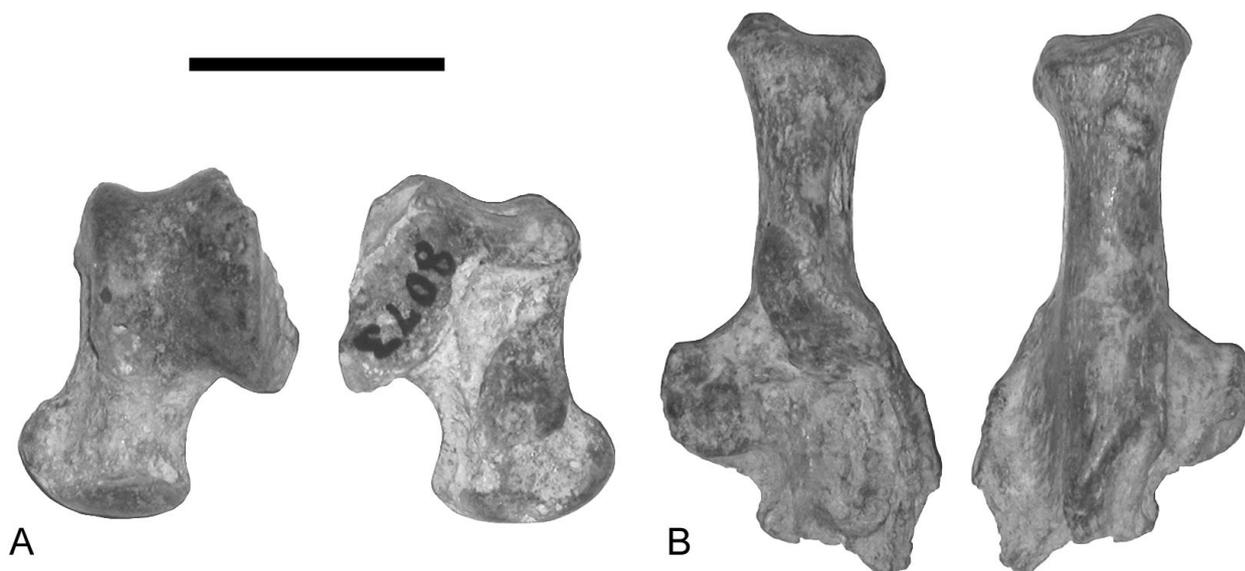


Figura 2. *Parahyaenodon argentinus* Ameghino (MACN-Pv 8073). **A**, astrágalo izquierdo / left astragalus; **B**, calcáneo izquierdo en vistas dorsal y plantar / left calcaneum, in dorsal and plantar views. La escala representa 20 mm / scale bar represents 20 mm.

Pharsophorus Ameghino, *Borhyaena* y *Artodictis* Mercerat). El canino inferior de *P. argentinus* sólo ha preservado la mitad apical de la corona. La cara anterior es casi plana mientras que la posterior es cóncava; sobre la superficie posterolabial existe una fuerte faceta de desgaste. Por la orientación de estas facetas, ambos caninos corresponden a elementos izquierdos.

El premolar está casi completo; presenta una cúspide principal asimétrica con dos crestas escasamente desarrolladas sobre la cara anterior y posterior. La corona es más angosta anteriormente, mientras que posterolingualmente se desarrolla un pequeño talón. Si bien fue descrito originalmente como un premolar inferior (Ameghino, 1904a), podría incluso corresponder a un premolar superior izquierdo, tal como fue notado por Marshall (1978). Finalmente, la morfología del premolar de *P. argentinus* recuerda tanto aquella de los borieninos como la de los prociónidos (e.g., *Cyonasua* Ameghino y *Procyon* Storr), si bien debe señalarse que en los P/p2-3 de algunos ejemplares de *Cyonasua* existe una pequeña cúspide posterior a la cúspide principal, la cual está ausente en el premolar preservado de *P. argentinus*.

En todos los dientes preservados de *P. argentinus* se observa, bajo lupa binocular e iluminación tangencial, una alternancia de bandas claras y oscuras; dicho patrón se corresponde con una *schmeltzmuster* conformada por bandas de Hunter-Schreger (e.g., Clemens, 1997). Estas bandas dan mayor resistencia al esmalte y están presentes tanto en los Carnívora (Stefen, 1997) como en los Borhyaenidae

(“Prothylacyninae” y Borhyaeninae; Koenigswald y Goin, 2000).

Pie (figuras 1.E-I y 2). Se ha preservado el pie izquierdo casi completo: astrágalo, calcáneo, navicular, entocuneiforme, ectocuneiforme, los cinco metatarsianos, cinco falanges proximales, cuatro distales y cuatro ungueales. Se describen con mayor detalle el astrágalo y el calcáneo dado que su compleja morfología permite una mejor confrontación con los elementos homólogos de los taxones bajo estudio.

La morfología del tarso de *P. argentinus* remite inmediatamente a la de los euterios (se acentúan las similitudes con los Carnívora Procyonidae). Por el contrario, sus diferencias con las estructuras homólogas de los Sparassodonta (e.g., Argot, 2004) son manifiestas. Por este motivo, a continuación se enfatizan las diferencias con estos últimos.

Astrágalo (figuras 2.A y 3). Es de tamaño similar al de *Borhyaena* y *Cyonasua*, y algo mayor que el de *Procyon*. En vista dorsal predomina la faceta astragalotibial lateral, la cual forma una tróclea en forma de polea, con el borde lateral más agudo que el medial, como resulta frecuente en los carnívoros; por el contrario, en los Sparassodonta -al igual que la mayoría de los metaterios excepto macropódidos (Horovitz, 2000)- esta faceta es plana. La presencia del borde medial de la tróclea en forma de cresta observado en *Parahyaenodon* es un carácter sinapomórfico que comparten Carnívora y Creodonta (Wyss y Flynn, 1993). En *P. argentinus* la faceta fibular se desarrolla sobre la superficie lateral del astrágalo, es decir a 90° de la faceta astragalotibial lateral; por el contrario, en los es

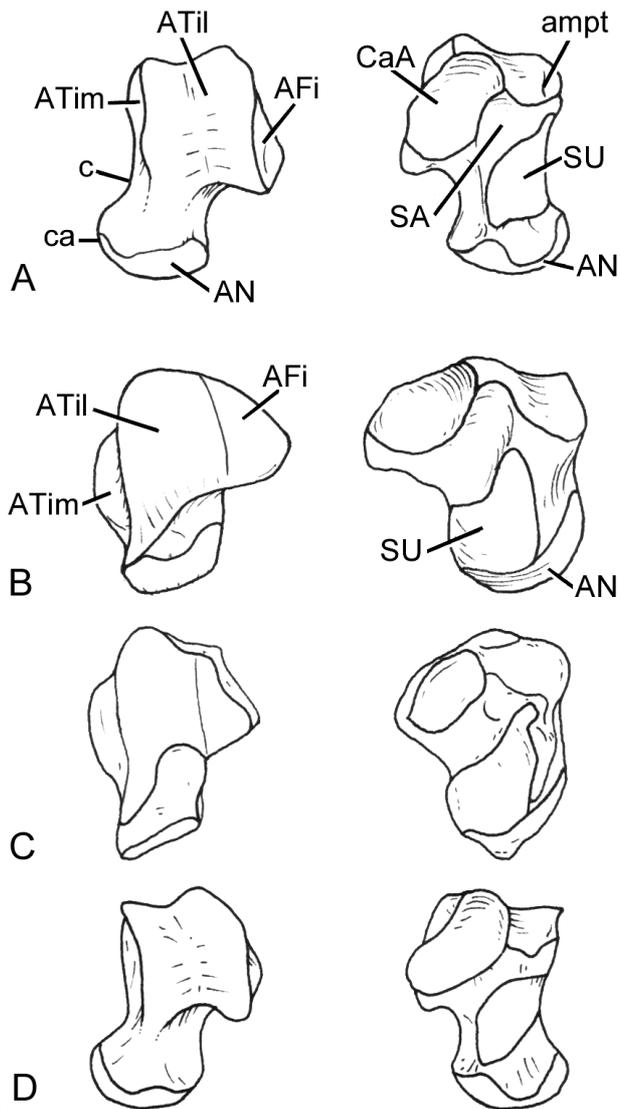


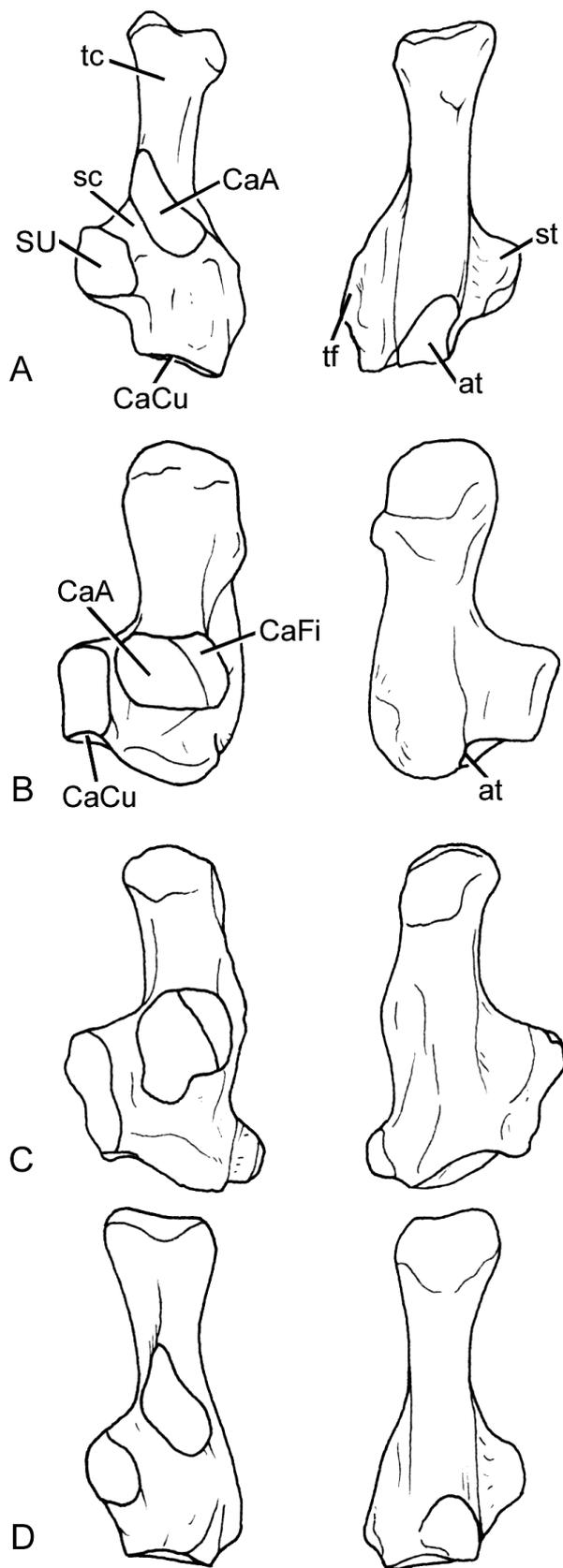
Figura 3. Comparación del astrágalo en vista dorsal y plantar de: / comparison of the astragalus in dorsal and plantar views: **A**, *Parahyaenodon argentinus* Ameghino (MACN-Pv 8073); **B**, *Arctodictis sinclairi* Marshall (MLP-Pv 85-VII-3-1); **C**, *Sipalocyon gracilis* Ameghino (modificado de Szalay, 1994 / after Szalay, 1994), y / and **D**, *Procyon cancrivorus* Cuvier (MACN-Ac 32-142). Los ejemplares no están en escala / the specimens are not at the same scale. **Abreviaturas / abbreviations:** facetas articulares / articular facets: **AFi**; faceta astragalofibular / astragalofibular facet; **AN**, faceta astragalonavicular / astragalonavicular facet; **ATil**, faceta astragalotibial lateral / lateral astragalotibial facet; **ATim**, faceta astragalotibial medial / medial astragalotibial facet; **CaA**, faceta calcaneoastragalar / calcaneoastragalar facet; **SA**, surco astragal / astragal groove; **SU**, faceta sustentacular / sustentacular facet. Detalles morfológicos / morphological details: **ampt**, tubérculo astragaloplantar medial / astragal medial plantar tuberosity; **c**, cuello / neck; **ca**, cabeza astragal / astragal head.

parasodontes esta faceta se desarrolla dorsalmente y es continua con la faceta astragalotibial lateral. La faceta astragalotibial medial en *P. argentinus* está desarrollada directamente sobre la superficie medial del

astrágalo; en los esparasodontes, además, existe un reborde óseo distal que limita la articulación del maléolo tibial. La cabeza astragal en *P. argentinus* es ancha y está bien diferenciada del cuello; en los esparasodontes y en los restantes metaterios, por el contrario, la cabeza resulta tan ancha como el cuello (Horovitz, 2000). La cabeza astragal en *P. argentinus* está comprimida dorsoplantarmente y se ubica en forma excéntrica con respecto al borde medial de la faceta astragalotibial lateral; en los esparasodontes, en cambio, la cabeza es más globosa y su borde medial se alinea con el borde medial de la faceta astragalotibial lateral. La faceta astragalonavicular en *P. argentinus* es suavemente convexa, más alta en la región lateral. Sobre el borde lateral del cuello se desarrolla una cresta que se dirige plantarmente; dicha cresta está ausente en los esparasodontes comparados. En vista ventral, la faceta sustentacular de *P. argentinus* es suavemente convexa, con forma de gota, con el eje mayor inclinado en sentido posterolateral- anteromedial y no contacta con la faceta astragalonavicular. En los esparasodontes la faceta sustentacular es relativamente más amplia y contacta distolateralmente con la faceta astragalonavicular. La faceta calcaneoastragalar en *P. argentinus* es fuertemente cóncava, rectangular y con el eje mayor paralelo al eje de la faceta sustentacular; en los esparasodontes, por el contrario, la faceta calcaneoastragalar está comparativamente menos desarrollada y con el eje mayor casi perpendicular al eje anteroposterior del hueso. La tuberosidad astragaloplantar media en *P. argentinus* está bien marcada y separada tanto de la faceta sustentacular como de la calcaneoastragalar; en los esparasodontes esta tuberosidad es comparativamente menos saliente. En algunos de los esparasodontes comparados (e.g., *Thylacosmilus* y *Sipalocyon* Ameghino) la faceta sustentacular se continúa sobre la tuberosidad astragaloplantar media. El surco astragal en *P. argentinus* es amplio y poco profundo; sobre él abren pequeños forámenes vasculares. El canal astragal abre en la superficie posterior de la faceta astragalotibial, sobre un surco horizontal, tal como fue señalado por Ameghino (1904b, 1906). La presencia del canal astragal varía en los distintos taxones (Horovitz, 2000). Entre los esparasodontes está presente en *Sipalocyon*, mientras que, a juzgar por la evidencia disponible, estaría ausente en *Thylacosmilus*.

Medidas. Largo anteroposterior: 25,3 mm; ancho de la tróclea: 13,5 mm; ancho de la cabeza: 14,4 mm.

Calcáneo (figuras 2.B y 4). El túber está comprimido lateromedialmente; el borde medial es más prominente que el lateral y el surco posterior para el músculo gastrocnemius está suavemente marcado. La fa-



ceta calcaneoastragalar se ubica en la mitad del hueso; es convexa, anteroposteriormente elongada y se expone dorsomedialmente; en los esparasodontes es de aspecto cuadrangular, dispuesta transversalmente al eje anteroposterior del hueso y expuesta dorsalmente. No se observa la faceta calcaneofibular en *P. argentinus*; por el contrario, en los esparasodontes esta faceta se ubica lateral a la faceta calcaneoastragalar. La faceta sustentacular en *P. argentinus* es de aspecto circular; su extremo posterior se encuentra a la altura del borde anterior de la faceta calcaneoastragalar y anteriormente está separada de la faceta calcaneocuboidal; en los esparasodontes en cambio, la faceta sustentacular es más amplia, extendiéndose desde un punto medio de la faceta calcaneoastragalar hasta la faceta calcaneocuboidal anteriormente. El surco calcaneal en *P. argentinus*, el cual separa la faceta sustentacular de la calcaneoastragalar, es poco profundo. La faceta calcaneocuboidal en *P. argentinus* resulta casi plana y está expuesta distomedialmente (en *Procyon* se encuentra directamente sobre la cara distal); en los esparasodontes la faceta calcaneocuboidal es relativamente más cóncava y al igual que en *P. argentinus*, expuesta distomedialmente. El tubérculo fibular en *P. argentinus* es robusto y se extiende posteriormente a modo de cresta hasta contactar dorsalmente con la faceta calcaneoastragalar. Por el contrario, en los taxones confrontados (tanto prociónidos como esparasodontes) existe una muesca entre ambas estructuras. En *P. argentinus*, sobre la superficie medial de la faceta sustentacular se observa un surco profundo para la inserción del ligamento calcaneonavicular (Szalay, 1994). El tubérculo plantar anterior está bien desarrollado, con una superficie plana sobre el extremo distal, posiblemente para la inserción del ligamento calcaneocuboidal; en los esparasodontes este tubérculo es de menor desarrollo. En la vista plantar del calcáneo de *P. argentinus*, sobre el borde lateral del tallo sustentacular se desarrolla un surco para el pasaje del tendón del músculo flexor (digitorum) fibular (Szalay, 1977), surco no evidente en los esparasodontes.

Figura 4. Comparación del calcáneo en vista dorsal y plantar de: / comparison of the calcaneum in dorsal and plantar views: **A**, *Parahyaenodon argentinus* Ameghino (MACN-Pv 8073); **B**, *Arctodictis sinclairi* Marshall (MLP-Pv 85-VII-3-1); **C**, *Sivalocyon gracilis* Ameghino (modificado de Szalay, 1994 / after Szalay, 1994); **D**, *Procyon cancrivorus* Cuvier (MACN-Ac 32-142). Los ejemplares no están en escala / the specimens are not at the same scale. **Abreviaturas / abbreviations:** facetas articulares / articular facets: **CaA**, faceta calcaneoastragalar / calcaneoastragalar facet; **CaCu**, faceta calcaneocuboidal / calcaneocuboid facet; **CaFi**, faceta calcaneofibular / calcaneofibular facet; **SU**, faceta sustentacular / sustentacular facet. **Detalles morfológicos / morphological details:** **at**, tubérculo plantar anterior / anterior plantar tuberosity; **sc**, surco calcaneal / calcaneal groove; **st**, tallo sustentacular / sustentaculum tali; **tc**, tuber calcis; **tf**, tubérculo fibular / fibular tuberosity.

Medidas. Largo anteroposterior: 42,6 mm; ancho máximo latero-medial: 19,7 mm; longitud del túbulo calcáneo: 26,5 mm; altura del túbulo calcáneo: 14,3 mm.

Los restantes elementos del pie de *P. argentinus* también difieren sustancialmente de aquellos de los esparasodontes. En el navicular de *P. argentinus* la faceta astragalonavicular es plana y subcircular, mientras que en los esparasodontes esta faceta es marcadamente cóncava y en forma de medialuna. El ectocuneiforme en *P. argentinus* presenta proximalmente sólo una faceta para la articulación con el navicular; en los esparasodontes comparados, por el contrario existen dos superficies para la articulación con el cuboides y el navicular. Los metatarsianos de *P. argentinus* son relativamente más largos y gráciles que en los esparasodontes, con la superficie medial proximal algo más cóncava y con la quilla media plantar más marcada; de la misma manera, las falanges unguales de *P. argentinus* son relativamente más gráciles y sin un surco en el ápice, rasgo presente en algunos borieninos (e.g. *Borhyaena* y *Arctodictis*).

El pie de *P. argentinus* es muy similar al de *Procyon* difiriendo de éste en algunos detalles anatómicos menores: (1) el desarrollo relativo del tubérculo plantar en el ectocuneiforme y navicular (más grande en *Procyon*); (2) la morfología de las superficies articulares (por ejemplo, la faceta para el navicular del ectocuneiforme es triangular en *P. argentinus* y rectangular en *Procyon*; la faceta para el metatarsiano I en el entocuneiforme es más cóncava en *Parahyaenodon*); (3) los metápodos y las falanges son comparativamente más cortos y más robustos en *Parahyaenodon* que en *Procyon*, (4) los tubérculos de los extensores están más marcados en *Parahyaenodon*, (5) la carilla articular proximal del metatarsiano I se ubica en este último en el plano sagital, mientras que en *Procyon* es oblicua; finalmente, (6) sobre la cara anterior de la diáfisis del metatarsiano V existe una cresta en *Parahyaenodon*, la que está ausente en *Procyon*.

Las dos vértebras caudales posteriores y el fragmento de isquion izquierdo (figuras 1.J-K) no aportan caracteres significativos para la determinación taxonómica del ejemplar. Sin embargo, cabe destacar que las vértebras son, a diferencia de las de los esparasodontes, relativamente más elongadas y con los bordes laterales rectos. El isquion, por su parte, presenta una cresta dorsal similar a la de los prociónidos, cresta que está ausente en los esparasodontes.

Resultados

Si bien Ameghino estableció afinidades de *P. argentinus* con los Creodonta, son revisores posteriores lo ubican entre los metaterios, sin reanalizar el material disponible, especialmente los elementos del tar-

so. Marshall (1978) infiere relaciones filogenéticas entre *P. argentinus* y los borieninos basándose exclusivamente en rasgos de la dentición. Si bien ésta presenta varias diferencias con aquélla de los borieninos, son los elementos tarsales los que muestran más claramente las afinidades de *Parahyaenodon*, esta vez no con metaterios sino con euterios.

La orientación de la faceta astragalofibular del astrágalo a 90° de la faceta astragalotibial lateral y la cabeza astragalar bien diferenciada del cuello representan sinapomorfías de Eutheria (Horovitz, 2000). Otro rasgo como la faceta astragalotibial en forma de polea resulta frecuente en euterios; dicha morfología fue adquirida independientemente en placentarios y en algunos grupos de marsupiales australianos (e.g., algunos macropódidos, vombatiformes y dasyuromorfos; véase Horovitz, 2000). Otro carácter sinapomórfico del tarso de Carnivora y Creodonta observado en *Parahyaenodon* es la presencia del borde medial de la tróclea en forma de cresta (Wyss y Flynn, 1993). Entre los euterios, los restos dentarios de *P. argentinus* sugieren afinidades con los Carnivora, en particular por el desarrollo de los caninos. Entre estos últimos, el tamaño y morfología de los elementos dentarios se asemejan más a aquellos de los Procyonidae (grupo *Cyonasua*).

En definitiva, los resultados de nuestro análisis permiten reasignar el material tipo (y único ejemplar conocido) de *Parahyaenodon argentinus* a los Eutheria. En segundo lugar, la morfología dentaria preservada en este ejemplar es claramente compatible con su asignación a los Carnivora Procyonidae, en concordancia con el registro fósil conocido de este taxón.

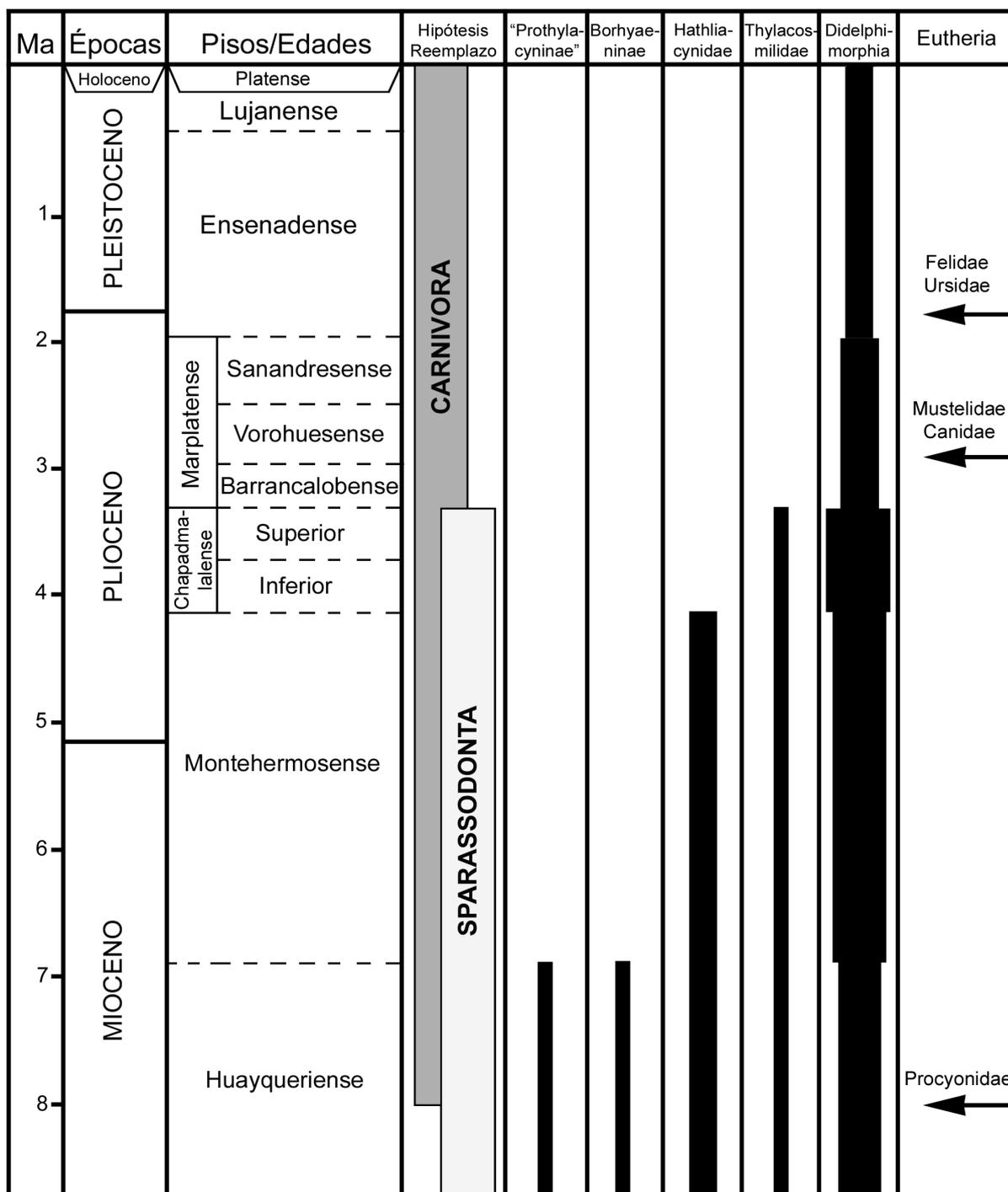
Discusión

Los primeros Carnivora sudamericanos y el caso de Tetraprothomo Ameghino

Los primeros registros de Carnivora en América del Sur corresponden a prociónidos, cuyos restos más antiguos provienen del Mioceno Tardío (Edad Huayqueriense; Linares, 1981; véase el cuadro 1). Actualmente se reconocen dos géneros válidos para el Terciario sudamericano: *Cyonasua* y *Chapalmalania* Ameghino. Las especies de *Cyonasua* son de mediano tamaño y se registran desde tiempos huayquerienses hasta ensenadenses (Berman, 1994). Por el contrario, las especies de *Chapalmalania* son de tamaño considerablemente mayor, más robustas y de aspecto similar al de un oso. Sus restos son conocidos al menos para las Edades Chapalmalalense y Marplatense (Berman, 1994).

Entre los Procyonidae, *Parahyaenodon* podría resultar un sinónimo junior de *Cyonasua*. El tamaño de

Cuadro 1. El cuadro muestra los últimos registros de Sparassodonta (se excluyen a los Proborhyaenidae por ser exclusivos del Paleógeno, y a los Hondadelphidae por ser una familia monoespecífica del Mioceno Tardío de Colombia), de Didelphimorphia carnívoros y el arribo de los Carnívora inmigrantes. A la izquierda del cuadro se representa la "hipótesis de desplazamiento competitivo", donde los últimos Sparassodonta coexisten con los primeros Carnívora. A la derecha se distinguen los grupos de metaterios carnívoros (Sparassodonta y Didelphimorphia), y en el extremo derecho, los primeros registros de los Carnívora inmigrantes. De este modo se deduce que el lapso que media entre los últimos metaterios carnívoros nativos y el arribo de los supuestos equivalentes ecológicos euterios es considerable en cada uno de los casos. El grosor de la línea en negro representa el número de géneros para cada Piso/Edad / *The table shows the last record of the Sparassodonta (being excluded the Proborhyaenidae registered in the Paleogene, and the Hondadelphidae, a monospecific family from the Late Miocene of Colombia), the carnivorous Didelphimorphia, and the arrival of the immigrant Carnívora. The left part of the table represents the "competitive displacement hypothesis" where the last Sparassodonta are found together with the first Carnívora. The right part of the table shows the different groups of carnivorous metatherians (Sparassodonta and Didelphimorphia), and in the right most portion, the first record of the Carnívora immigrants are shown. Therefore, the time between the last native carnivorous metatherian and the arrival of the inferred ecological counterparts is considerable in each case. The width of the black line represents the number of genera in each Stage/Age.*



aquél se corresponde con el de las especies de este último y la morfología dentaria y tarsal muestran coincidencias. Sin embargo, preferimos no innovar en la taxonomía de *Parahyaenodon argentinus* hasta tanto no se realice una revisión de todos los materiales y especies asignables al grupo *Cyonasua* (véase Linares, 1981; Berman, 1994).

En síntesis, los prociónidos hasta ahora conocidos para la Edad Montehermosense son *Cyonasua clausa* Ameghino, *Parahyaenodon argentinus* y *Tetraprothomo argentinus* Ameghino. Este último se conoce sólo por su material tipo, un fémur originalmente descrito por Ameghino (1908) como perteneciente a un homínido ancestral al género *Homo* Linnaeus. Su posición sistemática fue discutida por varios autores, habiéndoselo considerado alternativamente como un Felidae (Hrdlicka, 1912), un Creodonta (Rovereto, 1914) o un Procyonidae (Bordas, 1942). Esta última asignación fue posteriormente discutida por Kraglievich y Reig (1954) y Kraglievich y Olazábal (1959), quienes resaltaron la falta de comparaciones entre este material y elementos homólogos de los esparasodontes. De este modo, los autores implícitamente sugieren la posibilidad de que el tipo y único ejemplar conocido de *Tetraprothomo argentinus* pudiera pertenecer a un Sparassodonta de Edad Montehermosense. Elucidada ya la identidad de *Parahyaenodon argentinus*, *Tetraprothomo* sería entonces, eventualmente, el último registro conocido de un Borhyaeninae. Por este motivo hemos comparado el fémur de *T. argentinus* con el de prociónidos: *Cyonasua*, *Procyon* y el fémur de un prociónido indeterminado de la Formación Chapadmalal (MACN-Pv 6237), así como también con los esparasodontes *Borhyaena* y *Thylacosmilus* (e.g., Sinclair, 1906 y Riggs, 1934), a los efectos de determinar sus afinidades taxonómicas.

El fémur de *T. argentinus* comparte con los prociónidos los siguientes caracteres: (1) el trocánter menor forma un tubérculo (en los esparasodontes forma una cresta); (2) la epífisis distal es anteroposteriormente gruesa (más comprimida en los esparasodontes); y (3) el surco patelar y la fosa intercondilar son profundas (en los esparasodontes son más planas). Si bien estos rasgos podrían no ser sinapomorfías diagnósticas de los prociónidos, sino caracteres derivados entre los euterios, resulta evidente que no corresponden a un esparasodonte. De acuerdo con las similitudes ya señaladas con los prociónidos comparados, preferimos mantener la asignación taxonómica propuesta por Bordas (1942) y considerar a *T. argentinus* como un Procyonidae.

Los últimos Sparassodonta

Como consecuencia de la reasignación taxonómica

de *Parahyaenodon argentinus* a los Procyonidae, el biocrón de la subfamilia Borhyaeninae se extiende hasta el Mioceno Tardío (Edad Huayqueriense). De niveles de esta edad proceden restos muy fragmentarios asignables a los Borhyaeninae *Eutemnodus* y cf. *Borhyaena* (Marshall, 1978).

Eutemnodus americanus fue reconocido por Bravard en 1850 (fide Bravard, 1858) sobre la base de un M² derecho aislado incompleto (MACN-Pv 4975; figura 5.A); el autor señala asimismo la existencia de algunos fragmentos del esqueleto para este mismo ejemplar (Bravard, 1858), elementos no ubicados en las colecciones del MACN al momento de esta revisión. *E. americanus* procede de la Formación Entre Ríos (Mioceno Tardío, Edad Huayqueriense) de la provincia de Entre Ríos. Su compleja historia taxonómica fue resumida por Patterson (1934). Además del tipo han sido asignados a esta especie otros dos especímenes (Burmeister, 1885, 1891): MACN-Pv 3990, un M² ó M³ izquierdo fragmentario (figura 5.B) y MACN-Pv 3991, un M⁴ izquierdo muy deteriorado (figura 5.C). Un análisis de estos ejemplares nos lleva a considerar con dudas a *E. americanus* como un Borhyaeninae debido al carácter fragmentario del material disponible. Marshall (1978) reconoce otras dos posibles especies: *E. (?) acutidens* Rovereto y *E. (?) propampina* Burmeister. El tipo de *Eutemnodus (?) acutidens* (= *Acrohyaenodon acutidens* Rovereto, 1914; MACN-Pv 2932, figura 5.D) proviene de Andalgalá, provincia de Catamarca y pareciera corresponder en realidad a un tilacosmílido: el fragmento preservado de la rama mandibular izquierda es bajo, por detrás del trigónido del M⁴ persiste una pequeña cúspide (sin otro vestigio de talónido), y la corona está relativamente bien comprimida en sentido lateral. Por otra parte, el único ejemplar adicional referido a esta especie por Marshall (1978; FMNH 14407), proveniente de Puerta del Corral Quemado, provincia de Catamarca, pareciera corresponder más bien a un protilacinino que a un borienino. El M⁴ presenta un pequeño talónido, estructura que es vestigial o ausente en los Borhyaeninae. Finalmente, el tipo y único ejemplar referido a *Eutemnodus (?) propampina* (= "*Felis*" *propampina* Burmeister, 1885; véase Marshall, 1978), MACN-Pv 2495 (figura 5.E), consiste en una rama mandibular izquierda edéntula, aislada y fragmentaria proveniente de capas "mesopotamias" (Formación Entre Ríos, Edad Huayqueriense, Mioceno Tardío; véase Cione *et al.*, 2000). Sólo conserva los alvéolos de los últimos tres molares, los que son de dimensiones semejantes. A juzgar por la ubicación del último alvéolo, muy próximo al proceso coronoides, podría tratarse de un individuo subadulto. La rama mandibular es baja, grácil, con un engrosamiento en el margen lateral a la altura del alvéolo posterior del anteúltimo molar y del último

molar; por el contrario, la cara medial de la rama mandibular es plana. La presencia de la porción más anterior del proceso angular estaría indicando una afinidad metateria, tal como fuera interpretado por Marshall (1978). No obstante, la gracilidad de la rama mandibular y el tamaño similar de los alvéolos del último molar, son rasgos que recuerdan más a los "Prothylacyninae" que a los Borhyaeninae.

En síntesis, *Eutemnodus americanus* es aquí referido a ?Borhyaeninae, mientras que los restantes ejemplares asignados previamente y de manera tentativa a *Eutemnodus* podrían corresponder a la familia Thylacosmilidae y/o a la subfamilia "Prothylacyninae".

Por último, del Huayqueriense de la provincia de Entre Ríos (Formación Entre Ríos) fue colectado un fragmento mandibular izquierdo con el M2 completo (MACN-Pv 13207; figura 5.F) tentativamente referido a *Borhyaena* sp. (Marshall, 1978). Nuestra revisión del ejemplar apoya su asignación a los Borhyaeninae; su tamaño y morfología recuerda aquella de las especies de *Borhyaena*, si bien entendemos necesaria una revisión de la taxonomía del género a los efectos de precisar la asignación de este ejemplar.

En conclusión, el biocrón de los Borhyaeninae se extiende, a juzgar por el registro fósil conocido, hasta el Mioceno Tardío, Edad Huayqueriense. Si bien *E. americanus* es sólo tentativamente referido a esta subfamilia, el ejemplar MACN-Pv 13207, sea o no asignable a *Borhyaena*, es indudablemente referible a los Borhyaeninae.

Por otra parte, los últimos registros de los "Prothylacyninae" datan del Huayqueriense de Entre Ríos con el género *Stylocynus* Mercerat (e.g., Marshall, 1979, 1982). Con esto se destaca que, a partir de los datos del registro fósil disponible, el biocrón de la familia Borhyaenidae se extiende hasta la Edad Huayqueriense. Por su parte, los Hathliacynidae se registran hasta la Edad Montehermosense con los géneros *Notocynus* Mercerat y *Borhyaenidium* Pascual y Bocchino (e.g., Marshall, 1981b, 1982), mientras que los Thylacosmilidae lo hacen hasta la Edad Chapadmalalense, con el género *Thylacosmilus* (= *Achlysictis*; Goin y Pascual, 1987; Goin, 1995; véase también el Apéndice 1).

Sobre los supuestos "desplazamientos competitivos" entre carnívoros Metatheria y Eutheria

Las similitudes morfológicas compartidas entre carnívoros euterios y metaterios condujo a varios autores a considerarlos como ejemplos clásicos de convergencia evolutiva (e.g., Simpson, 1949, 1971, 1980). Pares ecológicos fueron mencionados entre los Thylacosmilidae y los Felidae Machairodontinae; los

Hathliacynidae y los Mustelidae y/o Canidae; los Borhyaeninae y los Canidae y/o Felidae; por último, los "Prothylacyninae" con los Procyonidae y/o Ursidae (Marshall, 1976, 1977, 1978, 1979). El reconocimiento de dichos pares ecológicos obliga a analizar el lapso de coexistencia temporal y espacial de ambos grupos taxonómicos: "when ecological vicars met, one or the other generally became extinct" (Simpson, 1950: 397). La idea de un desplazamiento competitivo entre los carnívoros metaterios nativos sudamericanos y euterios inmigrantes norteamericanos parece haber predominado al menos hasta principios de la década del '80 (e.g., Simpson, 1950, 1969, 1971, 1980; Patterson y Pascual, 1972: 291-292) y mantenido por algunos autores recientemente (e.g., Werdelin, 1987). Al respecto, Patterson y Pascual (1972) señalan: "Direct competition there was, but mainly within one adaptive zone, the carnivore. The borhyaenid marsupials disappear at the end of the Montehermosan time, displaced by placental carnivores (...). Every one of the five families of carnivores reached South America to the complete discomfiture of their southern vicars". Sin embargo, varios autores recientemente criticaron las hipótesis de desplazamientos competitivos dado que: 1) no se pueden explicar los importantes lapsos temporales que median entre la extinción de los distintos grupos de metaterios carnívoros y la aparición de los carnívoros placentarios; 2) no explican la declinación gradual de todas las familias de Sparassodonta en tiempos previos al arribo de los placentarios y, finalmente, 3) en muchos casos la semejanza morfológica entre carnívoros metaterios y euterios es sólo superficial; por lo tanto, el establecimiento de pares ecológicos debiera evaluarse con mayor cautela (Marshall 1977, 1978; Bond, 1986; Pascual y Bond, 1986; Goin, 1989; 1995; Ortiz Jaureguizar, 1989, 2001; Marshall y Cifelli, 1990; Alberdi *et al.*, 1993).

En una primera y general aproximación, el registro fósil de Carnívora y Sparassodonta en el Mioceno sudamericano pareciera sustentar la idea de un desplazamiento competitivo (*sensu* Krause, 1986): la extinción del último de los Sparassodonta (los Thylacosmilidae) se produjo hacia el Chapadmalalense Tardío (Kraglievich, 1960; Marshall, 1977; Goin y Pascual, 1987) mientras que la aparición de los primeros Carnívora data del Huayqueriense (Patterson y Pascual, 1972; Linares, 1981; Bond, 1986; cuadro 1). Según este panorama, en donde ambos grupos taxonómicos coexisten evidenciándose una disminución en la riqueza específica de los Sparassodonta contra un aumento en los Carnívora, podría argumentarse un fenómeno de competencia. Sin embargo, cuando se analiza cada grupo de Metatheria y Eutheria en sus distintos subgrupos de postulada equivalencia ecológica se resalta la debilidad de tal argumento: en la mayoría de los casos, es-

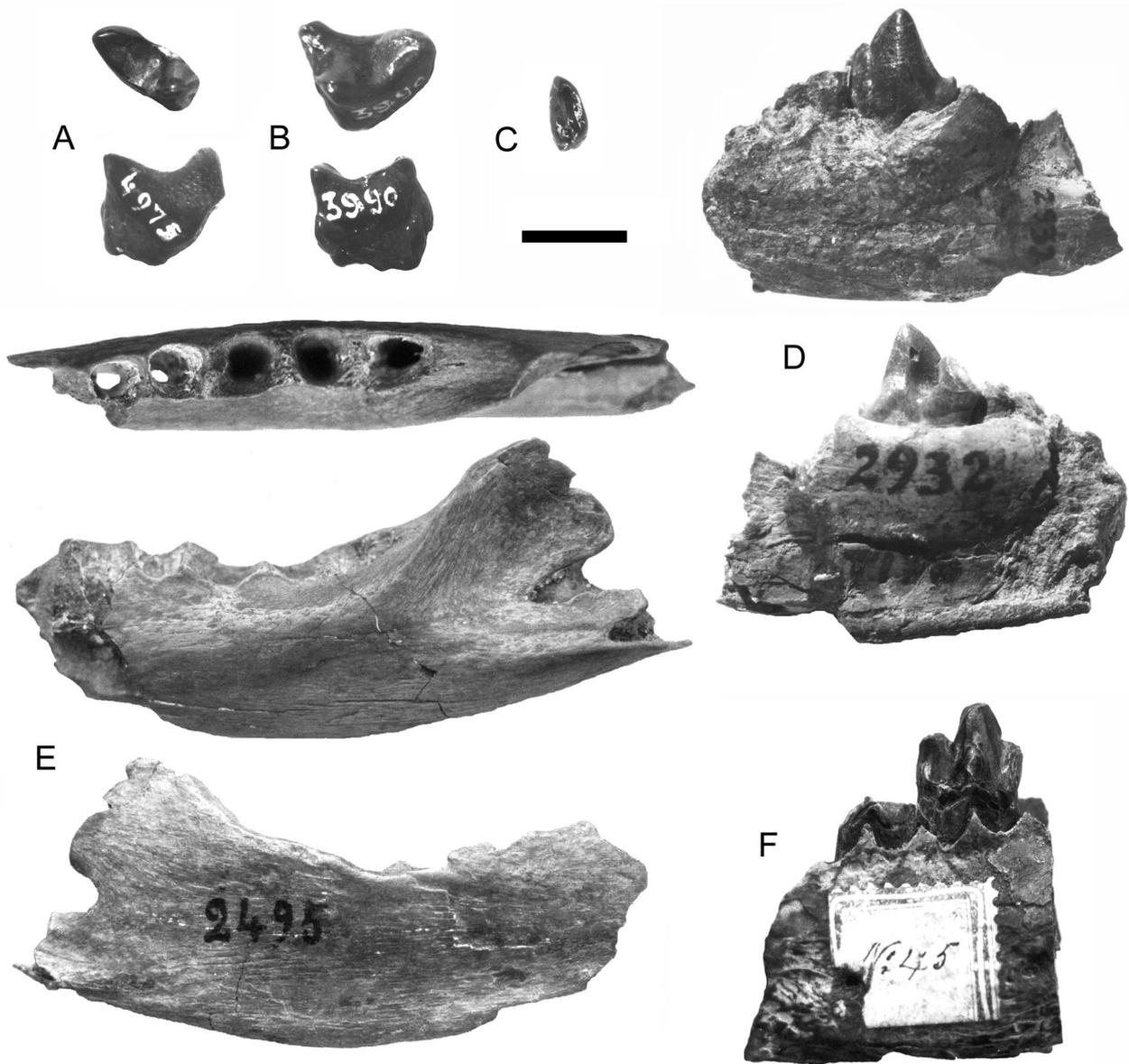


Figura 5. *Eutemnodon americanus* Bravard y Pommel: **A**, MACN-Pv 4975, un M2 derecho en vistas oclusal (arriba) y posterolingual (abajo) / a right M2 in occlusal and posterolingual views; **B**, MACN-Pv 3990, un M2 ó M3 izquierdo en vistas oclusal (arriba) y lingual (abajo) / a left M2 or M3 in occlusal and lingual views; **C**, MACN-Pv 3991, un M4 izquierdo en vistas oclusal y posterior / a left M4 in occlusal and posterior views. **E.** (?) *acutidens* Rovereto: **D**, MACN-Pv 2932, fragmento mandibular izquierdo con un M4 en vista labial (arriba) y lingual (abajo) / left mandibular fragment with a M4 in labial and lingual views. **E.** (?) *propampina* Burmeister: **E**, MACN-Pv 2495, fragmento mandibular izquierdo en vistas oclusal (arriba), labial (al medio) y lingual (abajo) / left mandibular fragment in occlusal, labial and lingual views. cf. *Borhyaena*: **F**, MACN-Pv 13207, fragmento mandibular izquierdo con un M2 en vista labial / left mandibular fragment with a M2 in occlusal view. La escala representa 10 mm / scale bar represents 10 mm.

tos subgrupos no coexisten entre sí. El lapso temporal que media entre (1) la desaparición de los Thylacosmilidae y el primer registro de un Felidae Machairodontinae (e.g., *Smilodon* Lund, Edad Ensenadense, Pascual *et al.*, 1996; Cione y Tonni, 2001) es no menor al millón y medio de años; (2) el último registro de Hathliacynidae y el primer

Mustelidae (e.g., *Conepatus* Gray y *Galictis* Bell; Edad Vorohuense, Pascual *et al.*, 1996; Cione y Tonni, 2001) y Canidae (e.g., *Protocyon* Giebel y *Pseudalopex* Burmeister; Edad Vorohuense, Berta, 1987; Cione y Tonni, 2001) es de alrededor de un millón de años; (3) la desaparición del último Borhyaeninae y el primer registro de Canidae (véase más arriba) oscila entre

cuatro millones de años, mientras que con el primer registro de un Felidae Felinae (e.g., *Felis* Linnaeus, Edad Ensenadense, Pascual *et al.*, 1996; Cione y Tonni, 2001) es algo más de cinco millones de años. Por su parte, los "Prothylacyninae" han sido equiparados con los Procyonidae y/o Ursidae por presentar una morfología molar que sugiere hábitos alimentarios más omnívoros que otros representantes del grupo (Marshall, 1977, 1978, 1979). El lapso temporal que media entre los últimos protilacíninos más decididamente omnívoros (i.e., *Stylocynus paranensis*, Marshall, 1977, 1978, 1979) y el registro de los primeros Ursidae (e.g., *Arctotherium* Burmeister, Edad Ensenadense, Cione y Tonni, 2001; Soibelzon, 2004) es de algo más de cinco millones de años. Por último, los "Prothylacyninae" y Procyonidae sólo coexisten durante el Huayqueriense en América del Sur; de este modo, si se acepta una relación ecológica entre ambos grupos, un desplazamiento competitivo podría haber ocurrido sólo entre ellos durante el Mioceno Tardío.

En resumen, aun aceptando la existencia de los pares ecológicos propuestos entre carnívoros metaterios y euterios, la evidencia empírica no apoya la hipótesis de que desplazamientos competitivos causaron la extinción de la mayoría de los grupos de metaterios carnívoros sudamericanos. Por lo tanto, la relación entre carnívoros euterios y metaterios en América del Sur debiera considerarse como un fenómeno de reemplazo oportunista (*sensu* Krause, 1986), donde los euterios carnívoros ocuparon la zona adaptativa de los metaterios esparasodontes.

Por último, cabe destacar que las equivalencias ecológicas propuestas entre carnívoros euterios y metaterios son en muchos casos sólo superficiales (Goin, 1989; 1995; Ortiz Jaureguizar, 1989). De no aceptarse dichas equivalencias ecológicas resulta incluso inadecuado evaluar la extinción de los Sparassodonta como producto de un desplazamiento competitivo. Por ejemplo, algunos Borhyaeninae muestran una morfología molar que sugiere hábitos osífragos (Goin, 1995; Forasiepi *et al.*, 2004), propios de una actividad carroñera, con lo cual podría postularse una posible, aunque superficial, equivalencia ecológica con los Hyaenidae. No obstante, no existieron ni existen Hyaenidae en América del Sur, por lo que parece más razonable postular que la zona adaptativa propia de los borieninos osífragos desapareció con ellos.

Extinción de los últimos Borhyaeninae

Sobre la extinción de los últimos Sparassodonta se han considerado también posturas alternativas al modelo de desplazamiento competitivo entre meta-

terios y euterios carnívoros. Con respecto a los Hathliacynidae, Goin (1989) postuló la existencia de un "endo-reemplazo" (desplazamiento competitivo por parte de los propios metaterios; véase también Marshall, 1977, 1978, 1982; Pascual y Bond, 1986; Ortiz Jaureguizar, 1989, 2001; Alberdi *et al.*, 1995; Pascual *et al.*, 1996). Varios linajes de Didelphimorphia (Didelphidae y Sparassocynidae) desarrollaron claras adaptaciones carnívoras durante el lapso Mioceno Tardío-Plioceno (Goin, 1991, 1995; Goin y Pardiñas, 1996), los cuales posiblemente hayan influenciado en forma directa en la declinación y posterior extinción de los Hathliacynidae, ocupando en lo sucesivo zonas adaptativas similares (cuadro 1).

Con respecto a los Borhyaeninae, sin embargo, pocos argumentos sólidos son conocidos en relación a las posibles causas de su declinación y extinción. Algunos autores (Marshall, 1977, 1978, 1982; Reig, 1981; Marshall y Cifelli, 1990) han supuesto que las grandes aves cursoriales fororracoideas habrían estado directamente relacionadas con la extinción de los grandes Borhyaenidae. Esta hipótesis, sin embargo, fue cuestionada por varios autores (e.g., Patterson y Pascual, 1968, 1972; Bond y Pascual, 1983) dado que aves fororracoideas y metaterios esparasodontes debieron haber ocupado diferentes zonas adaptativas conforme a sus diferencias morfológicas. Asimismo, en el registro fósil se observa un extenso lapso temporal (desde la Edad Itaboraiense, momento en que se registran por primera vez los Phororhacoidea, Alvarenga y Höfling, 2003; hasta la Edad Huayqueriense, momento en que desaparecen del registro los Borhyaeninae; véase más arriba) y geográfico en el cual ambos grupos coexisten, y un sincronismo en el acmé (Edad Santacruceña, Tonni, 1980, Pascual y Bond, 1986; Alberdi *et al.*, 1993) por lo cual resulta altamente cuestionable postular a los fororracoideos como la causa de extinción de los grandes boriénidos.

Una propuesta alternativa señala que la extinción de los últimos Borhyaeninae podría estar relacionada con los cambios ambientales y consecuentes recambios faunísticos acontecidos en América del Sur durante el Mioceno Tardío-Plioceno en relación al levantamiento de la Cordillera de los Andes (Pascual y Odreman Rivas, 1971; Patterson y Pascual, 1972; Pascual *et al.*, 1985, 1996; Ortiz Jaureguizar, 1998, 2001; Marshall y Cifelli, 1990; Pascual y Ortiz Jaureguizar, 1990; Alberdi *et al.*, 1995). Es probable que al igual que otros componentes del subciclo faunístico Pansantacruceño (*sensu* Ortiz Jaureguizar, 1986; Pascual y Ortiz Jaureguizar, 1990) los Borhyaeninae se extingan de las latitudes australes para el Mioceno Tardío, manteniéndose sólo de manera relictual en regiones extrapatagónicas al menos hasta el Huayqueriense (e.g., provincia de Entre Ríos, Formación Entre Ríos).

Conclusiones

El ejemplar tipo de *Parahyaenodon argentinus* no corresponde a un Metatheria sino a un Eutheria asignable a los prociónidos (Carnivora, Procyonidae); entre los representantes de esta familia muestra mayores similitudes con los integrantes del "grupo" *Cyonasua*.

El fémur de *Tetraprothomo argentinus* también pertenece a un Procyonidae, tal como fue sugerido previamente por Bordas (1942).

Los últimos borieninos conocidos (Metatheria, Borhyaenidae, Borhyaeninae) datan del Huayqueriense (Mioceno Tardío). El más moderno representante de este grupo es el ejemplar MACN-Pv 13207, el cual, sea o no asignable a *Borhyaena*, es indudablemente referible a los Borhyaeninae. Por su parte, *Eutemnodus americanus* es referido aquí sólo tentativamente a esta subfamilia.

La evidencia disponible sugiere que el modelo de "desplazamientos competitivos" entre los metaterios esparasodontes y los euterios carnívoros debe ser tomado con cautela para explicar las causas de la extinción de los primeros. Para el caso particular de los Borhyaeninae, y como consecuencia de la reasignación de *Parahyaenodon argentinus* -y, por lo tanto, de la retracción temporal del biocrón de este grupo-, este modelo resulta inaplicable, debiéndose buscar entonces otras causas alternativas para explicar su extinción.

Agradecimientos

Expresamos nuestros agradecimientos a M. Bond (Museo de La Plata), I. Horovitz (Los Angeles Museum, California), F. Prevosti (Museo de La Plata) y G.W. Rougier (University of Louisville, KY) por los valiosos comentarios realizados; a A. Kramarz, J. Bonaparte (Museo Argentino de Ciencias Naturales, Buenos Aires), M. Reguero, S. Bargo (Museo de La Plata), W. Simpson y J. Flynn (FMNH, Chicago) por su disponibilidad para consultar las colecciones a su cargo, y a J. Blanco, por los dibujos de las figuras 3 y 4. Agradecemos a los árbitros E. Ortiz Jaureguizar (Museo Paleontológico E. Feruglio, Trelew), L. Soibelzon (Museo de La Plata) y al Comité Editor de *Ameghiniana* por los valiosos comentarios que ayudaron a mejorar el manuscrito original.

Bibliografía

Alberdi, M.T., Ortiz Jaureguizar, E. y Prado, J.L. 1995. Evolución de las comunidades de mamíferos del Cenozoico superior de la Provincia de Buenos Aires, Argentina. *Revista Española de Paleontología* 10: 30-36.

Alberdi, M.T., Bonadonna, E.P., Cerdeño, E., Prado, J.L. y Tonni, E.P. 1993. Recambio faunístico en el Cuaternario de Argentina. *Documents des Laboratoires de Géologie de Lyon* 125: 17-27.

Alvarenga, H.M.F. y Höfling, E. 2003. Systematic revision of the Phorusrhacidae (Aves: Ralliformes). *Papéis Avulsos de Zoologia* 43: 55-91

Ameghino, F. 1889. Contribución al conocimiento de los mamífe-

ros fósiles de la República Argentina, obra escrita bajo los auspicios de la Academia Nacional de Ciencias de la República Argentina para presentarlo a la Exposición Universal de París de 1889. *Academia Nacional de Ciencias (Córdoba), Actas* 6: 1-1027.

Ameghino, F. 1894. Enumération synoptique des espèces de mammifères fossiles des formations éocènes de Patagonie. *Academia de Ciencias (Córdoba), Boletín* 13: 259-452.

Ameghino, F. 1904a. Nuevas especies de mamíferos Cretáceos y Terciarios de la República Argentina. *Anales de la Sociedad Científica Argentina* 16: 193-208; 17: 162-175, 182-192, 225-240, 241-291.

Ameghino, F. 1904b. La perforación astragaliana en los mamíferos no es un carácter originariamente primitivo. *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires* 11: 349-460.

Ameghino, F. 1906. Les formations sédimentaires du Crétacé Supérieur et du Tertiaire de Patagonie avec un parallèle entre leurs faunes mammalogiques et celles de l'ancien continent. *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires* 8: 1-568.

Ameghino, F. 1908. Notas preliminares sobre el *Tetraprothomo argentinus* un precursor del hombre del Mioceno Superior de Monte Hermoso. *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires* 9: 1-82.

Argot, C. 2004. Evolution of South American mammalian predators (Borhyaenoidea): anatomical and palaeobiological implications. *Zoological Journal of Linnean Society* 140: 487-521.

Berman, W.D. 1994. [Los Carnívoros Continentales (Mammalia-Carnivora) del Cenozoico en la Provincia de Buenos Aires. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Naturales y Museo de La Plata, Universidad Nacional de La Plata, 413 pp. Inédito.]

Berta, A. 1987. Origin, diversification, and zoogeography of the South American Canidae. *Fieldiana, zoology n.s.* 39: 455-471.

Bond, M. 1986. Los carnívoros terrestres fósiles de Argentina: resumen de su historia. 4º Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía (Mendoza), *Actas* 2: 167-171.

Bond, M. y Pascual, R. 1983. Nuevos y elocuentes restos craneanos de *Proborhyaena gigantea* Ameghino, 1897 (Marsupialia, Borhyaenidae, Proborhyaenidae) de la Edad Deseadense. Un ejemplo de coevolución. *Ameghiniana* 20: 47-60.

Bordas, A.F. 1942. La posición sistemática del fémur del *Tetraprothomo argentinus*. *Relaciones de la Sociedad Argentina de Antropología* 3: 53-58.

Bravard, A. 1858. *Monografía de los Terrenos Terciarios de las Cercanías del Paraná*. Imprenta del Registro Oficial, Paraná, 1858. Reimpresión 1995, Imprenta del Congreso de la Nación, Buenos Aires, pp. 107.

Burmeister, G. 1885. Examen crítico de los mamíferos y reptiles fósiles denominados por D. Augusto Bravard y mencionados en su obra precedente. *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires* 3: 95-174.

Burmeister, G. 1891. Adiciones al examen crítico de los mamíferos fósiles tratados en el artículo IV anterior. *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires* 3: 375-399.

Cione, A. L. y Tonni, E. P. 2001. Correlation of Pliocene to Holocene southern South American and European Vertebrate-Bearing units. *Bollettino della Società Paleontologica Italiana* 40: 1-7.

Cione, A.L., Azpelicueta, M.M., Bond, M., Carlini, A.A., Casciotta, J.R., Cozzuol, M.A., de la Fuente, M., Gasparini, Z., Goin, F.J., Noriega, J., Scillato-Yané, G.J., Soibelzon, L., Tonni, E.P., Verzi, D. y Vucetich, M.G. 2000. Miocene vertebrates from Entre Ríos province, eastern Argentina. En: F.G. Acenolaza y R. Herbst (eds.), *El Neógeno de Argentina*, Instituto Superior de Correlación Geológica (INSUGEO) *Serie Correlación Geológica* 14: 191-237.

Clemens, W.A. 1997. Characterization of enamel microstructure terminology and application of the origins of prismatic structures in systematic analyses. En: W. Koenigswald y M. Sander (eds.), *Tooth Enamel Microstructure*, Balkema, Rotterdam, pp. 85-112.

Forsáepi 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.
- Goin, F.J. 1989. Late Cenozoic South American marsupial and placental carnivores: changes in predator-prey evolution. 5^o *International Theriological Congress* (Roma), Abstracts 1: 271-272.
- Goin, F.J. 1991. [Los Didelphoidea (Mammalia, Marsupialia) del Cenozoico Tardío de la Región Pampeana. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Naturales y Museo de La Plata, Universidad Nacional de La Plata, 327 pp. Inédito.].
- Goin, F.J. 1995. Los marsupiales. En: M.T. Alberdi, G. Leone y E.P. Tonni (eds.), *Evolución Biológica y Climática de la Región Pampeana durante los últimos cinco millones de años. Un ensayo de correlación con el Mediterráneo Occidental*, Monografías del Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid, pp. 165-179.
- Goin, F.J. y Pardiñas, U.F.J. 1996. Revisión de las especies del género *Hyperdidelphys* Ameghino, 1904 (Mammalia, Marsupialia, Didelphidae), su significado filogenético, estratigráfico y adaptativo en el Neógeno del Cono Sur Sudamericano. *Estudios Geológicos* 52: 327-359.
- 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 y Naturales, Buenos Aires* 39: 219-246.
- Horowitz, I. 2000. The tarsus of *Ukhaatherium nessovi* (Eutheria, Mammalia) from the Late Cretaceous of Mongolia: an appraisal of the evolution of the ankle in basal therians. *Journal of Vertebrate Paleontology* 20: 547-560.
- Hrdlicka, A. 1912. *Early Man in South America*. Smithsonian Institution, Washington, 405 pp.
- Koenigswald, W. y Goin, F.J. 2000. Enamel differentiation in South American marsupials and a comparison of placental and marsupial enamel. *Paleontographica* 255: 129-168.
- Kraglievich, L. 1934. La antigüedad Pliocena de las faunas de Monte Hermoso y Chapadmalal, deducidas de su comparación con las que le precedieron y sucedieron. En: A.J. Torcelli (ed.), *Obras de Geología y Paleontología III*, La Plata 1940, pp. 293-433.
- Kraglievich, L. 1960. Marsupiales tilacosmilinos de la fauna de Chapadmalal. *Publicaciones del Museo Municipal y Tradicional de Mar del Plata* 1: 53-72.
- Kraglievich, J.L. y Olazábal, A.G. 1959. Los prociónidos extinguidos del género *Chapalmalania* Ameghino. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"*, ciencias zoológicas 6: 1-59.
- Kraglievich, J.L. y Reig, O.A. 1954. Un nuevo prociónido del Plioceno de Las Playas (Provincia de Córdoba). *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 9: 210-231.
- Krause D.W. 1986. Competitive exclusion and taxonomic displacement in the fossil record: the case of rodents and multituberculates in North America. En: K.M. Flanagan y J.A. Lillegraven (eds.), *Vertebrates, Phylogeny and Philosophy: Contributions to Geology*, University of Wyoming, Special Paper 3, pp. 119-130.
- Linares O.J. 1981. Tres nuevos carnívoros prociónidos fósiles del Mioceno de Norte y Sudamérica. *Ameghiniana* 18: 113-121.
- Marshall L.G. 1976. A new borhyaenid (Marsupialia, Borhyaeninae) from the Arroyo Chasicó Formation (Lower Pliocene), Buenos Aires Province, Argentina. *Ameghiniana* 13: 289-299.
- Marshall L.G. 1977. Evolution of the carnivorous adaptive zone in South America. En: M.K. Hecht, P.C. Goodoy y B.M. Hecht (eds.), *Major Patterns in Vertebrate Evolution*, Plenum Press, New York, pp. 709-721.
- 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 n.s.* 8: 1-65.
- Marshall, L.G. 1981a. The families and genera of Marsupialia. *Fieldiana, Geology n.s.* 8: 1-65.
- Marshall, L.G. 1981b. Review of the Hathyacyninae, an extinct subfamily of South American "dog-like" marsupials. *Fieldiana, geology n.s.* 3: 1-50.
- Marshall, L.G. 1982. Evolution of South American Marsupialia. *Pymatuning Laboratory of Ecology, special publication* 6: 251-272.
- Marshall, L.G. y Cifelli, R.L. 1990. Analysis of changing diversity patterns in Cenozoic Land mammal Age faunas, South America. *Palaeovertebrata* 19: 169-210.
- Marshall, L.G., Hoffstetter, R. y Pascual, R. 1983. Mammals and stratigraphy: geochronology of the continental mammal-bearing Tertiary of South America. *Palaeovertebrata, mémoires extraordinaires*, 1-93.
- Marshall, L.G., Case, J.A. y Woodburne, M.O. 1990. Phylogenetic relationships of the families of marsupials. En: H.G. Genoways (ed.), *Current Mammalogy*, Plenum Press, New York, pp. 433-505.
- McKenna M.C. y Bell S.K. 1997. *Classification of Mammals above the Species Level*. Columbia University Press, New York, pp. 1-631.
- Mones A. 1986. Palaeovertebrata sudamericana. Catálogo sistemático de los vertebrados fósiles de América del Sur. Parte I. Lista preliminar y bibliografía. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* 82: 1-625.
- Ortiz Jaureguizar, E. 1986. Evolución de las comunidades de mamíferos cenozoicos sudamericanos: un estudio basado en técnicas de análisis multivariado. 4^o *Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía* (Mendoza), *Actas* 2: 191-208.
- Ortiz Jaureguizar, E. 1989. Analysis of the compositional changes of the South American mammal fauna during the Miocene-Pliocene (Panaraucanian Faunistic Cycle). 5^o *International Theriological Congress* (Roma), Abstracts 1: 277-278.
- Ortiz Jaureguizar, E. 1998. Paleoeología y evolución de la fauna de mamíferos de América del Sur durante la "Edad de las Planicies Australes" (Mioceno Superior-Plioceno Superior). *Estudios Geológicos* 54: 161-169.
- Ortiz Jaureguizar, E. 2001. Cambios en la diversidad de los mamíferos Sudamericanos durante el lapso Mioceno Superior-Holoceno: el caso pampeano. En: G. Meléndez, Z. Herrera, G. Delvene y B. Azanza (eds.), *Los Fósiles y la Paleogeografía*, Publicaciones del SEPAZ, Universidad de Zaragoza, Zaragoza, 5: 397-403.
- Pascual, R. y Bond, M. 1986. Evolución de los marsupiales Cenozoicos de Argentina. 4^o *Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía* (Mendoza), *Actas* 2: 143-150.
- Pascual, R. y Odreman-Rivas, O.E. 1971. Evolución de las comunidades de vertebrados del Terciario Argentino. Los aspectos paleozoogeográficos y paleoclimáticos relacionados. *Ameghiniana* 8: 372-412.
- Pascual, R. y Ortiz Jaureguizar, E. 1990. Evolving climates and mammal faunas in Cenozoic South America. *Journal of Human Evolution* 19: 23-60.
- Pascual, R., Ortiz Jaureguizar, E. y Prado, J.L. 1996. Land mammals: paradigm for Cenozoic South American geobiotic evolution. En: A. Arratia (ed.), *Contribution of Southern South America to Vertebrate Paleontology*, München, Geowissenschaftlich Abhandlungen (A) 30: 265-319.
- Pascual, R., Vucetich M.G., Scillato-Yané G.J. y Bond, M. 1985. Main pathways of mammalian diversification in South America. En: F.G. Stehli y S.D. Webb (eds.), *The Great American Biotic Interchange*, Plenum Press, New York, pp. 219-247.
- Patterson, B. 1934. Synonymy of *Eutemnodus americanus* Burmeister. En: E.S. Riggs, 1934. A new marsupial saber-tooth from the Pliocene of Argentina and its relationships to other South American predaceous marsupials. *Transactions of the American Philosophical Society* 1: 31-32.
- Patterson, B. y Pascual, R. 1968. Evolution of mammals on southern continents. The fossil mammal fauna of South America. *The Quarterly Review of Biology* 43: 409-451.
- Patterson, B. y Pascual, R. 1972. The fossil mammal fauna of South America. En: A. Keast, F.C. Erk y B. Glass (eds.), *Evolution*,

- Mammals and Southern Continents*, State University of New York Press, New York, pp. 274-309.
- Reig, O.A. 1981. Teoría del origen y desarrollo de la fauna de mamíferos de América del Sur. *Monographiae Naturae, Publicaciones del Museo Municipal de Ciencias Naturales "Lorenzo Scaglia"*, 162 pp.
- Riggs, E.S. 1934. A new marsupial saber-tooth from the Pliocene of Argentina and its relationships to other South American predaceous marsupials. *Transactions of the American Philosophical Society* 1: 1-31.
- Ringuelet, A.B. 1966. Marsupialia. En: A.V. Borrello (ed.), *Paleontografía Bonaerense*, Comisión de Investigaciones Científicas, Buenos Aires, 4: 46-59.
- Rovereto, C. 1914. Los estratos araucanos y sus fósiles. *Anales del Museo Nacional de Historia Natural* 25: 1-250.
- Simpson, G.G. 1949. *The Meaning of Evolution*. Yale University Press, New Haven, Connecticut, 364 pp.
- Simpson, G.G. 1950. History of the fauna of Latin America. *American Scientist* 38: 361-389.
- Simpson, G.G. 1969. South American mammals. En: E.J. Fitkau, J. Illies, H. Klinge, G.H. Schwabe y H. Sioli (eds.), *Biogeography and Ecology in South America*, Dr. W. Junk, N. V. Publishers, The Hague, Netherlands, pp. 876-909.
- Simpson, G.G. 1971. The evolution of marsupials in South America. *Anales de la Academia Brasileira de Ciências* 43: 103-118.
- Simpson, G.G. 1980. *Splendid Isolation. The Curious History of South American Mammals*. Yale University Press, New Haven, 1-266 pp.
- Sinclair, W.J. 1906. Mammalia of the Santa Cruz beds: Marsupialia. *Reports of the Princeton University, Expedition to Patagonia* 4: 333-460.
- Soibelzon, L.H. 2004. Revisión sistemática de los Tremarctinae (Carnivora, Ursidae) fósiles de América del Sur. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales n.s.* 6: 105-131.
- Stefen, C. 1997. Differentiations in Hunter-Schreger bands of carnivores. En: W. Koenigswald y M. Sander (eds.), *Tooth Enamel Microstructure*, Balkema, Rotterdam, pp. 85-112.
- Szalay, F.S. 1977. Phylogenetic relationships and classification of the eutherian Mammalia. En: M.K. Hecht, P.C. Goody y B.M. Hecht (eds.), *Major Patterns in Vertebrate Evolution*, Plenum Press, New York, pp. 315-374.
- Szalay, F.S. 1994. *Evolutionary History of the Marsupials and Analysis of Osteological Characters*. Cambridge University Press, New York, 481 pp.
- Tonni, E.P. 1980. The present state of knowledge of the Cenozoic birds of Argentina. *Contribution in Science, Natural History Museum of Los Angeles Country* 330: 105-114.
- Webb, S.D. 1985. Late Cenozoic mammal dispersals between the Americas. En: F.G. Stehli y S.D. Webb (eds.), *The Great American Biotic Interchange*, Plenum Press, New York, pp. 357-386.
- Werdelin L. 1987. Jaw geometry and molar morphology in marsupial carnivores: analysis of a constraint and its macroevolutionary consequences. *Paleobiology* 13: 342-350.
- Wyss, A. y Flynn, J.J. 1993. A phylogenetic analysis and definition of the Carnivora. En: F.S. Szalay, M.J. Novacek y M.C. McKenna (eds.), *Mammal Phylogeny: Placentals*, Springer-Verlag, New York, pp. 32-52.

Recibido: 22 de enero de 2004.

Aceptado: 19 de julio de 2006.

Apéndice 1

Lista de los especímenes comparados en este trabajo / *list of the specimens compared in this paper.*

N° Colección	Especie	Materiales	Localidad y estratigrafía	Observaciones
MACN-Ma 32-254	<i>Procyon cancrivorous</i>	Esqueleto completo	Jujuy	
MLP-Zv 1.IX.00.63	<i>Procyon cancrivorous</i>	Esqueleto completo	Chaco	
MACN-A 1433	<i>Cyonasua argentina</i>	Calco de fragmento de mandíbula	Huayqueriense, Paraná, Entre Ríos	
MACN-A 1434	<i>Cyonasua argentina</i>	Calco de fragmento de mandíbula	Huayqueriense, Paraná, Entre Ríos	
MACN-Pv 2352	<i>Cyonasua</i> sp.	Astrágalo, calcáneo y una falange	Huayqueriense, Catamarca	Catalogado como <i>Amphinasua</i> sp.
MACN-Pv 6229	<i>Cyonasua</i> sp.	Cráneo y postcráneo incompleto	Huayqueriense, Pampa Central	Catalogado como <i>Amphinasua prebrevirostris</i>
MACN-Pv 6688	<i>Cyonasua</i> sp.	Cráneo	Huayqueriense, Catamarca	Catalogado como <i>Amphinasua</i> sp
MACN-Pv 8209	<i>Cyonasua</i> sp.	Fragmentos craneanos y postcraneanos	Huayqueriense, Catamarca	<i>Amphinasua longirostris</i>
MLP-Pv 34-VI-20-6	<i>Cyonasua</i> sp.	Cráneo y mandíbula	Chapadmalalense, Miramar, Bs. As.	Catalogado como <i>Pachynasua lutaria</i>
MACN-Pv 7955	<i>Cyonasua clausa</i>	Mandíbula	Montehermosense, Monte Hermoso, Bs. As.	Catalogado como <i>Pachynasua clausa</i>
MACN-Pv 6237	Procyonidae indet.	Fémur	Chapadmalalense, Miramar, Bs. As.	
MACN-Pv 4339	<i>Tetraprothomo argentinus</i>	Fémur	Montehermosense, Monte Hermoso, Bs. As.	
MACN-Pv 4975	<i>Eutemnodus americanus</i>	M?2 incompleto	Huayqueriense, Paraná, Entre Ríos	Tipo de <i>Eutemnodus americanus</i> , asignado con dudas a Borhyaeninae en este trabajo
MACN-Pv 3990	<i>Eutemnodus americanus</i>	M?3	Huayqueriense, Paraná, Entre Ríos	Asignado con dudas a Borhyaeninae en este trabajo
MACN-Pv 3991	<i>Eutemnodus americanus</i>	M4	Huayqueriense, Paraná, Entre Ríos	Posiblemente asociado al MACN-PV 3990, asignado con dudas a Borhyaeninae en este trabajo
MACN-Pv 2495	<i>Eutemnodus (?) propampina</i>	Fragmento mandibular	Huayqueriense, Paraná, Entre Ríos	Tipo de <i>Felis propampina</i> , asignado a "Prothylacyninae" indet. en este trabajo
MACN-A 2932	<i>Eutemnodus (?) acutidens</i>	Fragmento mandibular	Huayqueriense, Andalgalá, Catamarca	Tipo de <i>Acrohyaenodon acutidens</i> , asignado a Thylacosmilidae indet. en este trabajo
FMNH 14407	<i>Eutemnodus (?) acutidens</i>	Fragmento mandibular	Huayqueriense, Puerta de Corral Quemado, Catamarca	Asignado a "Prothylacyninae" indet. en este trabajo
MACN-Pv 13207	cf. <i>Borhyaena</i>	Fragmento mandibular	Huayqueriense, Paraná, Entre Ríos	

MACN-A 52-367	cf. <i>Pharsophorus</i>	Canino y astrágalo	Deseadense, Santa Cruz	Catalogado como <i>Pharsophorus lacerans</i>
MACN-Pv 6203-6265	<i>Borhyaena tuberata</i>	Fragmentos craneanos y postcraneanos asociados	Santacruzense, La Cueva, Santa Cruz	
MLP-Pv: 85-VII-3-1	<i>Artodictis sinclairi</i>	Esqueleto parcialmente completo	Colhuehuapense, Gran Barranca, Chubut	
MACN-Pv 13207	cf. <i>Borhyaena</i>	Fragmento mandibular	Huayquiense, Paraná, Entre Ríos	
MACN-A 10994	Borhyaenidae indet.	Astrágalo y calcaneo	Santacruzense, Santa Cruz	
FMNH 14344	<i>Thylacosmilus atrox</i>	Cráneo y postcráneo asociados	Huayquiense, Puerta de Corral Quemado, Catamarca	<i>Achlysictis lelongi</i> Ameghino correspondería a un sinónimo senior de <i>Thylacosmilus atrox</i> (Goin y Pascual, 1987; Goin, 1995).