

# *Puma (Herpailurus) pumoides* (Castellanos, 1958) nov. comb. Comentarios sistemáticos y registro fósil

Nicolás R. CHIMENTO<sup>1</sup>, María Rosa DERGUY<sup>2</sup> y Helmut HEMMER<sup>3</sup>

**Resumen.** *PUMA (HERPAILURUS) PUMOIDES* (CASTELLANOS, 1958) NOV. COMB. COMENTARIOS SISTEMÁTICOS Y REGISTRO FÓSIL. Entre los Felinae de procedencia dudosa descritos para Argentina se encuentra *Felis pumoides* Castellanos 1958, hallado en estratos asignados al Plioceno ("horizonte Brocherense") de la provincia de Córdoba (Argentina). Los restos craneanos y post-craneanos que posee el ejemplar tipo (MUFyCA 767) fueron comparados primeramente con todos los felinos sudamericanos y con *Acinonyx jubatus* concluyendo que posee un gran parecido a la especie actual *Puma (Herpailurus) yagouaroundi*, con algunos rasgos compartidos además con *Puma (Puma) concolor* y *Acinonyx jubatus*, especies que provienen de líneas evolutivas bien definidas según los análisis moleculares previos. Por consiguiente, el taxón debe ser asignado como *Puma (Herpailurus) pumoides n. comb.* La comparación de este taxón con especies de pumas del Plioceno y Pleistoceno de Norte América, *P. (Miracinonyx) inexpectata*, y del Viejo Mundo, *P. (Viretailurus) pardoides*, como también con las especies de chitas del Plioceno-Pleistoceno del Viejo Mundo, *Acinonyx pardinensis* s.l. mostró diversas similitudes sugiriendo un posible origen cercano al nivel basal de la línea de los pumas norteamericanos (subgénero *Miracinonyx*). Debido a la fauna asociada y a numerosos trabajos posteriores es posible afirmar que *P. (H.) pumoides* procede del Plioceno Tardío ("Brocherense"), constituyendo el registro más antiguo de la subfamilia Felinae y del linaje del Puma en América del Sur. Estas afinidades podrían estar evidenciando que la línea de género de *Herpailurus*, se originó en América del Sur antes del Pleistoceno.

**Abstract.** *PUMA (HERPAILURUS) PUMOIDES* (CASTELLANOS, 1958) NOV. COMB. SYSTEMATIC REVIEWS AND FOSSIL RECORD. *Felis pumoides* Castellanos 1958 is a Felinae of dubious stratigraphic precedence, reported as coming from Pliocene beds ("horizonte Brocherense") from Córdoba province, Argentina. In the present paper the cranial and postcranial remains of the holotype (MUFyCA 767) were mainly compared with other South American felids and *Acinonyx jubatus*. It is concluded that *P. pumoides* possess great similarity to the recent species *Puma (Herpailurus) yagouaroundi*, and some shared traits with *Puma (Puma) concolor* and *Acinonyx jubatus*. These species belong to an evolutionary line well defined by previous molecular and morphological data. Therefore, the taxon should be referred as *Puma (Herpailurus) pumoides n. comb.* The comparisons of this species with the extinct cougar species from the Pliocene and Pleistocene of North America *P. (Miracinonyx) inexpectata*, and the Old World *P. (Viretailurus) pardoides*, as well as with the cheetahs from the Pliocene-Pleistocene of Old World, show extensive morphological similarities. Comparisons suggests a possible origin of South American puma lineage near the basal diverge of North American pumas (subgenus *Miracinonyx*). According to the associated remains and previous publications it is possible to confirm that *P. (H.) pumoides* comes from Upper Pliocene levels ("Brocherense"). Thus, it constitutes the earliest record for the Felidae and the Puma lineage in South America. Phylogenetic affinities of *P. (H.) pumoides* also indicates that the line of *Herpailurus* originated in South America before the Pleistocene.

**Palabras Clave.** *Puma pumoides*. *Puma concolor*. *Puma yagouaroundi*. Plioceno. Brocherense.

**Key Words.** *Puma pumoides*. *Puma concolor*. *Puma yagouaroundi*. Pliocene. Brocherense.

<sup>1</sup> Laboratorio de Anatomía Comparada y Evolución de los Vertebrados, Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia". Av. Ángel Gallardo 470, Buenos Aires, Argentina. E-mail: nicochimento@hotmail.com

<sup>2</sup> Cátedra de Sensores Remotos y Sistemas de Información Geográfica, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata. Calle 122 y 60, La Plata, Buenos Aires, Argentina. E-mail: mderguy@fcnym.unlp.edu.ar

<sup>3</sup> Laboratorio de Investigación de Sistemas Ecológicos y Ambientales, Facultad de Ciencias Naturales y Museo y Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales, Universidad Nacional de La Plata. Edificio Ex Escuela de Bosques, segundo piso, Diagonal 113 N°469, 1900 La Plata, Buenos Aires, Argentina.

Comisión Nacional de Actividades Espaciales, Unidad de Aplicaciones y Desarrollos Avanzados y Específicos. Av. Paseo Colón 751, Ciudad Autónoma de Buenos Aires, Argentina. E-mail: mderguy@conae.gov.ar

<sup>5</sup> Cátedra de Teledetección y Sistemas de Información Geográfica, Departamento de Ciencias Ambientales, Universidad Nacional de Avellaneda. España 350 Esq. Colón, Avellaneda, Buenos Aires, Argentina.

<sup>6</sup> Anemonenweg 18, D-55129 Mainz, Germany. E-mail: H.Hemmer-Mainz@gmx.de

## Introducción

Entre los felinos de procedencia dudosa descritos para Argentina se encuentra *Felis pumoides* Castellanos 1958, hallado en el “horizonte Brocherense” de Castellanos (1942).

Los niveles del “Horizonte Brocherense” han sido asignados al Plioceno de la provincia de Córdoba (Argentina) por el mismo autor en sucesivos trabajos (1944, 1951a, 1951b, 1956, 1958a), los cuales han sido correlacionados posteriormente a diferentes momentos del Plioceno (Bonalumi *et al.*, 1999; Cruz, 2013). Castellanos (1958a) describe una particular fauna del “Brocherense” de la provincia de Córdoba. En dicha contribución el autor describe a *Felis pumoides* basándose sólo en restos de maxilar con dientes (MUCyFA 767). Sin embargo, el autor expresa que el material tipo consta de “porción del maxilar superior izquierdo con el canino, el alvéolo del P2 y los P3 y P4, parte superior de la órbita y fragmento del parietal y región otomastoidea y la zona posterior de la mandíbula. Además, existen otros restos que se describirán en un trabajo más extenso”. Castellanos (1958a) sólo describió los dientes superiores y nunca más volvió a referirse a este ejemplar.

El objetivo de este trabajo es presentar una revisión de *Felis pumoides*, donde se realiza una descripción comparativa de los restos craneanos y post-craneanos con el objetivo de esclarecer el estatus taxonómico del ejemplar tipo, la posición filogenética del taxón y su filogeografía.

## Los félidos de América del Sur

La sistemática de los *Felidae* sudamericanos ha sufrido diferentes arreglos genéricos en los últimos años. En este trabajo se sigue la asignación genérica propuesta por Johnson *et al.*, (2006). Recientemente, se ha reconocido la validez de la especie *Leopardus guttulus* a través de análisis moleculares (Trigo *et al.*, 2013). Anteriormente, esta entidad era considerada una subespecie de *L. (On.) tigrinus*. Sin embargo, Trigo *et al.*, (2013) reconocieron una marcada diferenciación molecular, apoyada por una morfología externa distintiva, entre las poblaciones de *L. (On.) tigrinus* del noreste de Brasil con respecto a la población de Paraguay y sureste de Brasil. Debido a esto reconocieron a la población de Paraguay y SE de Brasil como una entidad específica distinta, que aquí será tratada como *Leopardus (Oncifelis) guttulus*. Sin embargo, en este trabajo se utiliza la asignación tradicional *L. (On.) tigrinus*, ya que aún no hay una revisión osteológica que evidencie una separación específica entre ambas.

Los félidos del Neotrópico están representados por dos especies de grandes felinos, *Panthera onca* y *Puma (Puma) concolor*, y por lo menos once especies de pequeños gatos, según diferentes propuestas. *Puma (Puma) concolor* es el felino sudamericano actual de mayor porte (a excepción de *Panthera onca*), distribuido desde el sur de Canadá hasta el Estrecho de Magallanes (Currier, 1983; Culver *et al.*, 2000). El registro fósil de esta especie abarca varios restos del Pleistoceno Tardío y Holoceno de la Región Pampeana y de Ecuador (Hoffstetter, 1949; Berman, 1994; Prevosti y Vizcaíno, 2006) y de Norteamérica (Kurtén, 1965; Morgan y Seymour, 1997), aunque existen algunos restos post-craneanos del Pleistoceno Temprano que posiblemente pertenezcan a esta especie (ver Soibelzon *et al.*, 2008). *Leopardus (Oncifelis) geoffroyi* se distribuye por el sur de Sudamérica, abarcando varios tipos de ambientes, como montes, bosques y pastizales, y habitando desde más de 3000 msnm hasta casi la costa oceánica (Cabrera, 1961; Ximenez, 1973, 1975). Esta última especie ha sido citada en algunos pocos yacimientos del Cuaternario pampeano (Frenguelli y De Aparicio, 1932; Berman, 1994). *Leopardus (Oncifelis) guigna* y *Leopardus (Oreailurus) jacobita* son especies andinas; la primera se encuentra restringida a los bosques andino-patagónicos del sur de Argentina y Chile (Nowell y Jackson, 1996; Yensen

y Seymour, 2000), mientras que la segunda se distribuye en la cordillera del norte de Argentina y Chile, oeste de Bolivia y sur de Perú, a más de 3500 msnm (Yensen y Seymour, 2000; García-Perea, 2002). Ninguna de estas dos especies ha sido reportada en el registro fósil. *Leopardus (OnCIFelis) colocolo* ha sido una especie problemática, ya que muchos autores reconocen una única especie (Johnson *et al.*, 1999, 2006) mientras que otros asignan un complejo de tres especies, *L. (On.) colocolo*, *L. (On.) pajeros* y *L. (On.) braccatus* (García-Perea, 1994; Wozencraft, 2005; Chebez *et al.*, 2008). De ellas, *L. (On.) pajeros* ha sido citada para el Pleistoceno Tardío y Holoceno Temprano de varias localidades pampeanas (Kriscautzky, 1975; Tonni *et al.*, 1988; Prevosti, 2006a). En la actualidad esta especie se distribuye por casi todo el territorio argentino, además de Bolivia y Paraguay (García-Perea, 1994). *L. (On.) braccatus* se distribuye por todo el sur de Brasil y parte de Uruguay, y ha sido citada recientemente en el territorio argentino (Chebez *et al.*, 2008; Soljan *et al.*, 2010). A nivel fosilífero sólo ha sido reportada en Brasil (Perini *et al.*, 2009). *L. (On.) colocolo* se encuentra restringida al lado oeste de la cordillera de los Andes, habitando parte de Chile y Perú (García-Perea, 1994), y no presenta registros fósiles hasta el momento. *Leopardus (Leopardus) pardalis*, *Leopardus (Leopardus) wiedii* y *Leopardus (OnCIFelis) tigrinus* constituyen las especies con mayor distribución en América habitan desde el norte de Argentina hasta el sur de los Estados Unidos (Murray y Gardner, 1997; de Oliveira, 1998b; Botello *et al.*, 2006) y han sido citadas en el registro fósil de Norteamérica (Kurtén, 1965; Werdelin, 1985; Hulbert y Pratt, 1998). En Sudamérica sólo se han dado a conocer unos pocos restos de *L. (L.) pardalis* para las cuevas de Lagoa Santa, Minas Gerais, Brasil (Berta y Marshall, 1978) y restos de *L. (L.) wiedii* para el Pleistoceno Tardío de Talara, Perú (Seymour, 1999) y de Abismo Iguatemi, Brasil (Castro y Langer, 2011). Finalmente, *Puma (Herpailurus) yagouaroundi* es otra de las especies de mayor distribución actual en el continente americano (de Oliveira, 1998a) y ha sido citada numerosas veces para el Pleistoceno de Norteamérica y Sudamérica (Ray, 1964; Kurtén, 1965; Ray, 1967; Werdelin, 1985; Prevosti, 2006a).

Los felinos sudamericanos constituyen un grupo monofilético conocido como el linaje del Ocelote (Masuda *et al.*, 1996; Pecon Slattery *et al.*, 1994; Pecon Slattery y O'Brien, 1998), con la excepción de *P. (H.) yagouaroundi* y *Puma (P.) concolor*, que se encuentran en un grupo monofilético junto con la especie africana *Acinonyx jubatus*, formando lo que se conoce como linaje del Puma (Pecon Slattery y O'Brien, 1998; Johnson *et al.*, 2006), y *Panthera onca*, que se encuentra en un grupo monofilético con todos los *Panthera* del viejo mundo.

Dentro del linaje del Puma también se encuentran algunos taxones fósiles de Eurasia (Hemmer, 2001; Hemmer *et al.*, 2004, Madurell-Malapeira *et al.*, 2010; Cherin *et al.*, 2013, entre otros); África (Hemmer *et al.*, 2004) y América del Norte (Savage, 1960; Kurtén, 1965; Van Valkenburgh *et al.*, 1990). Sin embargo, las relaciones filogenéticas entre estas formas todavía no son claras.

En el registro fósil de Sudamérica, la familia Felidae ha sido reportada desde principios del Pleistoceno (Edad Ensenadense *sensu* Cione y Tonni, 1995a; 1995b; 1999; Prevosti, 2006a), a través de registros de taxones pertenecientes a las subfamilias Felinae y Machairodontinae. Sin embargo, la mayor parte del conocimiento sobre Felidae fósiles se encuentra restringido a los taxones de gran talla (como *Smilodon populator* y *Panthera onca*), siendo las especies pequeñas mucho menos registradas.

Además de las especies actuales, durante el Pleistoceno se han dado a conocer varias especies de felinos chicos que aún esperan ser revisados, como por ejemplo "*Felis*" *platensis* Ameghino 1889, "*F.*" *proplatensis* Ameghino 1904, "*F.*" *propuma* Ameghino, 1904, "*F.*" *vorobuensis* Berta 1983, etc. Recientemente, se ha revisado y resuelto el estatus de "*Felis*" *longifrons* Burmeister 1866 (Pomi y Prevosti, 2005). Sin embargo, la mayor parte de los demás félidos fósiles espe-

ran aún ser revisados. Recientemente, se ha aceptado la aparición de los Felidae en Sudamérica como un evento posterior a la aparición de Procyonidae, Canidae y Mustelidae (Berta y Marshall, 1978; Prevosti *et al.*, 2005; 2009; Prevosti, 2006a; 2006b; Prevosti y Pardiñas, 2009), aceptando a "*Felis*" *vorobuensis*, L. (*On.*) *colocolo*, P. (*P.*) *concolor*, *Panthera onca*, *Smilodon populator* y *Homotheriini* indet. como los registros más antiguos de la familia para Sudamérica (Kurtén y Werdelin, 1990; Mones y Rinderknecht, 2004; Prevosti, 2006a; Soibelzon *et al.*, 2008), aunque algunas de estas asignaciones temporales han sido cuestionadas (ver Prevosti, 2006a; Prevosti y Pomi, 2007). "Un ejemplo de esto, es el ejemplar asignado a *Puma* (*Herpailurus*) *yagouaroundi* del "Ensenadense" de Bolivia (Hoffstetter, 1963; 1986; Berta, 1983; Deschamps y Borromei, 1992; Berman, 1994)". El registro en el Plioceno de la Región Pampeana de *Smilodontidium riggi* Kraglievich, 1948 (= *Smilodon* sp., ver Prevosti y Pomi, 2007), descrito para el Piso Chapadmalalense de Monte Hermoso, un Machairodontinae de menor talla que *Smilodon*, ha sido reasignado recientemente a la sinonimia de este último género y no hay evidencia para sostener la procedencia pliocena del holotipo (Prevosti y Pomi, 2007).

## Área de estudio y bioestratigrafía

Castellanos (1958a) describe numerosos restos de mamíferos de su "horizonte Brocherense" de los valles serranos de Nono y de Los Reartes, provincia de Córdoba. En numerosas contribuciones este autor se ocupó de describir las secuencias aflorantes sobre las márgenes de los principales cursos de agua que recorren estos valles, describiendo varias especies de mamíferos fósiles de distintos niveles estratigráficos (Castellanos, 1925; 1936; 1944; 1951a; 1951b; 1956; 1958a; 1958b; 1959). Estos niveles nunca fueron datados por Castellanos, por lo cual la asignación cronológica de los mamíferos descritos siempre fue tema de discusión. Uno de estos mamíferos poco conocidos es "*Felis*" *pumoides*, hallado en el río Los Reartes, cerca del campo La Isolina, provincia de Córdoba, Argentina. El sitio exacto donde fue hallado el material no puede conocerse con precisión debido a que se encuentra bajo las aguas del Embalse Los Molinos, algo que ya sucedía cuando Castellanos (1958a) describió el taxón. Castellanos (1925, 1942, 1944, 1951b, 1958b) describe la geología del valle del río Reartes, comprobando la existencia de sedimentos del "horizonte Brocherense" siempre al sur de la estancia La Isolina. En esta localidad habría actuado un desplazamiento tectónico desde el Plioceno, producto de una falla inversa que provocó el hundimiento del sector sur. Este hecho habría permitido la depositación de sedimentos neógenos sólo del lado sur. Así, los restos de mamíferos posiblemente del Plioceno siempre se encuentran en el río Los Reartes o sus afluentes (al sur de La Isolina), y no en el río Molinos, el cual pasa al norte de la estancia La Isolina (ver Castellanos, 1958b). Los sedimentos que componen el "horizonte Brocherense" afloraban de forma intermitente en la parte más baja de las barrancas del río Los Reartes (e.g. localidades de El Bajo, sur del campo La Isolina, barranca del Portezuelo, etc.), con muy poca potencia, y se encontraban separados de los sedimentos pleistocénicos por una capa de cenizas blancas caolinizadas (de aproximadamente 1 metro de potencia, Castellanos, 1936; 1944; 1951b; 1958b). Previamente, Castellanos (1942) había descrito este horizonte para la localidad de Cura Brochero y para todo el valle del río Nono, donde este horizonte posee una mayor representación, por lo cual se habían descrito numerosos restos de mamíferos que le permitieron posteriormente asignarlos al Plioceno en correlación con los hallazgos de la Región Pampeana y del Noroeste argentino (Castellanos, 1943; 1969). Debido a esto, Castellanos sabía reconocer muy bien las asociaciones faunísticas pliocénicas y pleistocénicas, aunque algunas de ellas son consideradas actualmente

como edades del Mioceno tardío (Cruz, 2011; 2013). Para el “horizonte Brocherense” del valle del Nono y del valle del río Los Reartes, Castellanos (1943; 1944; 1958a), reconoce la presencia de *Nopachthus coagmentatus*, *Propanochthys bullifer*, *Nonotherium henningi*, *Paedotherium brocherense*, entre otros. Algunos de estos taxones son aún válidos, mientras que otros han sido reevaluados y reasignados a otros taxones del Mioceno y del Plioceno (Cione y Tonni, 1996; Cruz *et al.*, 2010; Cruz, 2011; 2013; Zamorano *et al.*, 2011; 2012). Algunos restos de estos taxones habrían sido hallados en el mismo afloramiento donde se encontró “*Felis*” *pumoides*, expuestos al sur de la Estancia La Isolina. Adicionalmente, en la etiqueta original del material, figura la presencia de *Protohydrochoerus* junto a “*Felis*” *pumoides*, un taxón reconocido para el Plioceno de la Región Pampeana (Kraglievich, 1940; Vizcaíno *et al.*, 2004). A pesar de que Castellanos realizó numerosos estudios geotectónicos, sedimentarios y estratigráficos del valle del río Los Reartes, muchas de sus localidades originales no pueden ser reexaminadas debido a que en 1953 se efectivizó la construcción del Dique Los Molinos, quedando bajo las aguas casi todas las localidades del sur de la antigua estancia La Isolina, incluida ésta (Castellanos, 1958b; Pasotti, 1961).

## Materiales y Métodos

El holotipo de *Felis pumoides* se encuentra depositado en el Museo Universitario “Florentino y Carlos Ameghino” (MUFyCA), Universidad Nacional de Rosario, Argentina (figura 1). El espécimen descrito fue comparado con ejemplares (ver Apéndice 1) de las siguientes especies vivientes: *Puma* (*Puma*) *concolor* (Linnaeus, 1771), *Puma* (*Herpailurus*) *yagouaroundi* (E. Geoffroy, 1803), *Acinonyx jubatus* (Schreber, 1775), *Leopardus* (*Oncifelis*) *geoffroyi* (D’Orbigny y Gervais, 1844), *Leopardus* (*Oncifelis*) *guigna* (Molina, 1782), *Leopardus* (*Oncifelis*) *tigrinus* (Schreber, 1775), *Leopardus* (*Oncifelis*) *pajeros* (Desmarest 1816), *Leopardus* (*Oncifelis*) *colocolo* (Molina 1782), *Leopardus* (*Oncifelis*) *braccatus* (Cope 1889), *Leopardus* (*Oreailurus*) *jacobita* (Cornalia 1865), *Leopardus* (*Leopardus*) *wiedii* (Schinz, 1821), *Leopardus* (*Leopardus*) *pardalis* (Linnaeus, 1758), *Panthera onca* (Linnaeus, 1758), *Panthera pardus* (Linnaeus, 1758), *Panthera leo* (Linnaeus, 1758), *Panthera tigris* (Linnaeus, 1758), *Panthera uncia* (Schreber, 1775), *Lynx canadensis* (Kerr, 1792), *Pardofelis marmorata* (Martin, 1837), *Prionailurus bengalensis* (Kerr, 1792), *Felis silvestris hybica* (Forster, 1780).

Se tomaron medidas con un calibre digital de 0,01 mm de precisión. Las medidas tomadas siguieron las propuestas de Mendez-Alzola (1941), Gay y Best (1996), Prevosti (2006a; 2006b), Meachen-Samuels y Van Valkenburgh (2009a; 2009b); Morales y Giannini (2010), Giannini *et al.* (2010), entre otros (figura 2). Estas medidas fueron utilizadas para la comparación y determinación del tamaño de “*Felis*” *pumoides*, y para la estimación de la masa corporal del mismo siguiendo las propuestas anteriores de Hemmer (2004; 2007).

La nomenclatura osteológica post-craneana está basada en los trabajos de Merriam y Stock (1932), Berta (1987), Gebo y Rose (1993), Rothwell (2001), Castro y Langer (2008), Julik *et al.*, (2012), Argot (2013), entre otros. Se utiliza la nomenclatura dentaria propuesta por Berta (1987), García-Perea (1994) y Salles (1992).

### Abreviaturas dentarias

C, canino superior; P2/P3/P4, premolares superiores; M1, primer molar superior; m1, primer molar inferior.

### Abreviaturas taxonómicas

P. (P.), *Puma* (*Puma*); P. (H.), *Puma* (*Herpailurus*); P. (M.), *Puma* (*Miracinonyx*); P. (V.), *Puma* (*Viretailurus*); L. (On.), *Leopardus* (*Oncifelis*); L. (Or.), *Leopardus* (*Oreailurus*); L. (L.), *Leopardus* (*Leo-*

*pardus*); *A.*, *Acinonyx*; *s.l.*, *sensu lato*; *s.s.*, *sensu stricto*.

### Abreviaturas institucionales

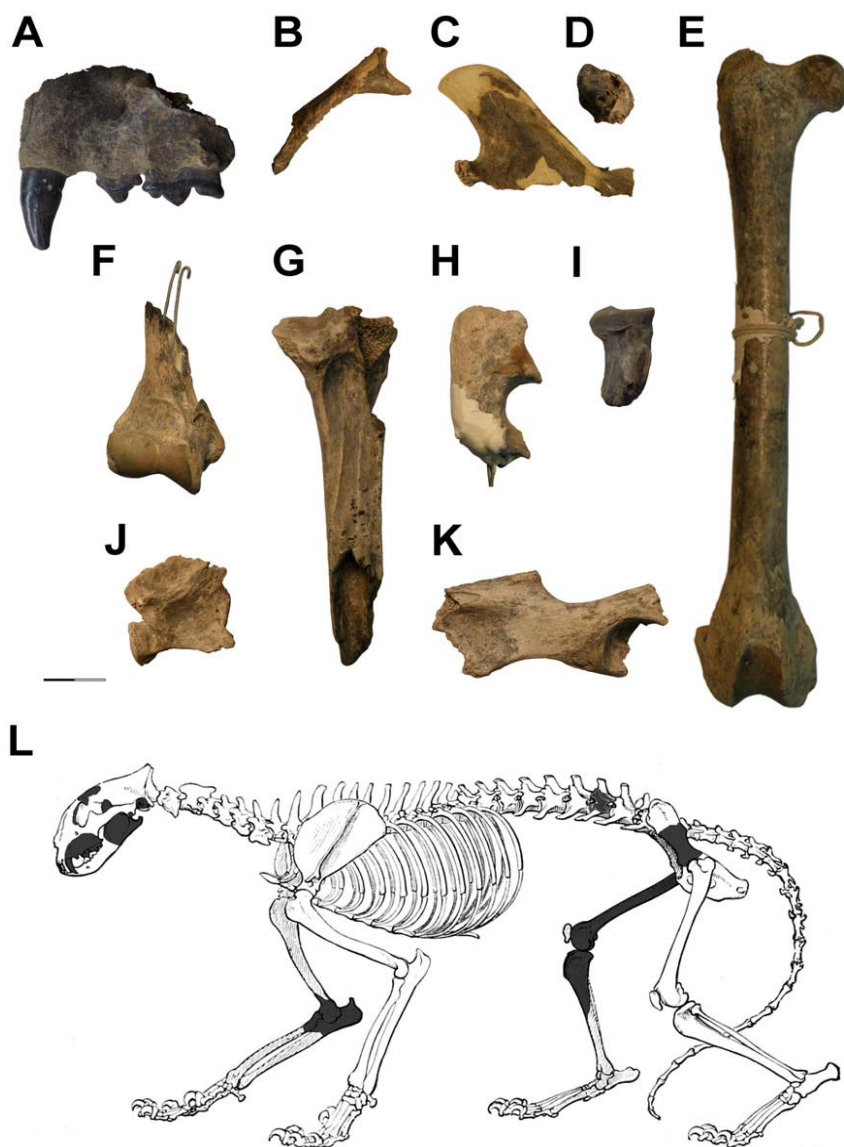
CBF, Museo Nacional de Historia Natural, Mastozoología, Colección Boliviana de Fauna, La Paz, Bolivia; CFA-Ma, Colección de Mastozoología, Fundación de Historia Natural “Félix de Azara”, Universidad Maimónides, Ciudad Autónoma de Buenos Aires, Argentina; IQW, Senckenberg Research Institute, Research Station of Quaternary Palaeontology, Weimar, Alemania; MACN, Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Departamento Mastozoología, Buenos Aires, Argentina; MLP-Pv, Museo de La Plata, División Paleontología de Vertebrados, Argentina; MLP-Ma, Museo de La Plata, División Zoología de Vertebrados, Sección Mastozoología, La Plata, Argentina; MMP, Museo Municipal de Ciencias Naturales de Mar del Plata “Lorenzo Scaglia”, Sección Paleontología, Argentina; MUSM, Museo de Historia Natural, Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Lima, Perú; NMB, Natural History Museum, Basilea, Suiza.

### Resultados

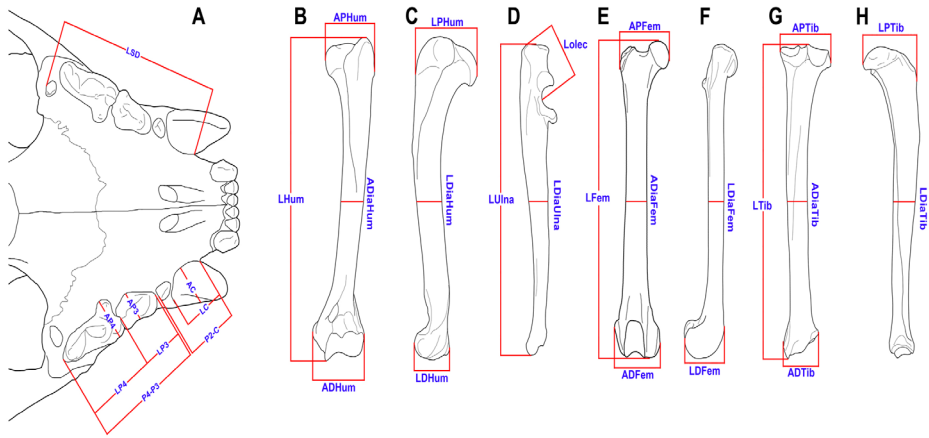
A pesar de que se sigue la asignación genérica propuesta por Johnson *et al.*, (2006), para una mejor estructuración se propone un arreglo subgenérico que sigue a las propuestas combinadas de Hemmer (1978), Seymour (1999) y Johnson *et al.*, (2006). En esta nueva propuesta (ver tabla 1) se considera al gato andino con la asignación *Leopardus (Oreailurus) jacobita*, debido a que los datos morfológicos y moleculares resultan contradictorios, hasta que exista una clarificación final. De la misma forma *Leopardus (Oncifelis) colocolo* se considera una especie separada de *L. (On.) braccatus* y *L. (On.) pajeros* de acuerdo a la propuesta de García-Perea (1994).

Enfoque multidisciplinario de HEMMER 1978	Evaluación morfológica de SEYMOUR 1999	Evaluación molecular de JOHNSON et al., 2006	Sugerencia integral de este trabajo	epíteto específico
<i>Leopardus</i>	<i>Leopardus</i>	<i>Leopardus*</i>	<i>Leopardus (Leopardus)</i>	<i>pardalis</i>
<i>Leopardus</i>	<i>Leopardus</i>	<i>Leopardus*</i>	<i>Leopardus (Leopardus)</i>	<i>wiedii</i>
<i>Oncifelis (Oreailurus)</i>	<i>Leopardus</i>	<i>Leopardus**</i>	<i>Leopardus (Oreailurus)</i>	<i>jacobita</i>
<i>Oncifelis (Oncifelis)</i>	<i>Oncifelis</i>	<i>Leopardus**</i>	<i>Leopardus (Oncifelis)</i>	<i>tigrinus, guttulus</i>
<i>Oncifelis (Oncifelis)</i>	<i>Oncifelis</i>	<i>Leopardus**</i>	<i>Leopardus (Oncifelis)</i>	<i>geoffroyi</i>
<i>Oncifelis (Oncifelis)</i>	<i>Oncifelis</i>	<i>Leopardus**</i>	<i>Leopardus (Oncifelis)</i>	<i>guigna</i>
<i>Oncifelis (Lynchaillurus)</i>	<i>Oncifelis</i>	<i>Leopardus**</i>	<i>Leopardus (Oncifelis)</i>	<i>colocolo, pajeros, braccatus</i>
<i>Puma</i>	<i>Puma</i>	<i>Puma</i>	<i>Puma (Puma)</i>	<i>concolor</i>
<i>Herpailurus</i>	<i>Herpailurus</i>	<i>Puma</i>	<i>Puma (Herpailurus)</i>	<i>yagouaroundi</i>

**Tabla 1.** Asignación genérica y subgenérica de los Felinae de América del Sur. \* y \*\* Especies de dos clados moleculares distintos (ver Johnson *et al.*, 2006). / **Table 1** Generic and subgeneric assignment of the Felinae of South America. \* and \*\* Species of two different molecular clades (see Johnson *et al.*, 2006).

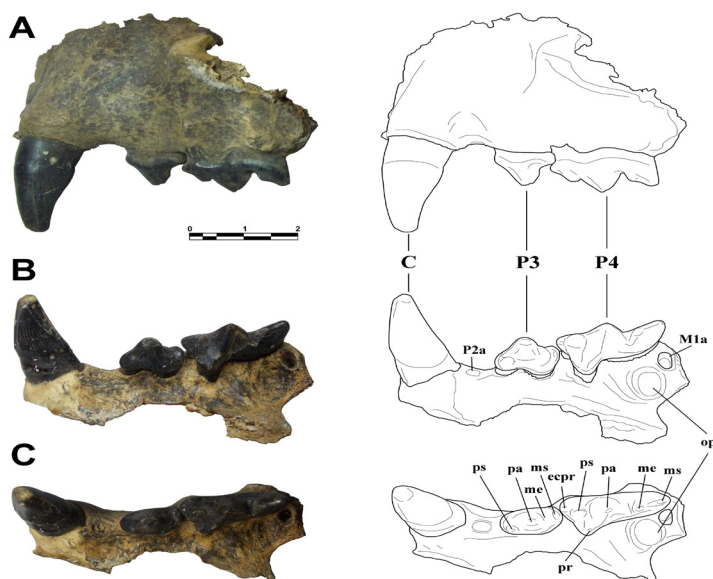


**Figura 1.** Holotipo de *Puma* (*Herpailurus*) *pumoides* (MUFyCA 767). **A**, maxilar izquierdo con C-P4; **B**, sección orbitaria del hueso frontal; **C**, extremo posterior de la hemimandíbula derecha; **D**, petroso casi completo; **E**, fémur derecho; **F**, epífisis distal de húmero derecho; **G**, epífisis proximal y parte de diáfisis de tibia izquierda; **H**, epífisis proximal de ulna derecha; **I**, epífisis proximal de radio derecho; **J**, vértebra lumbar; **K**, hueso pelviano izquierdo; **L**, esquema del esqueleto con los elementos óseos descritos en este trabajo marcados en gris oscuro. Escala: 20 mm. / **Figure 1.** Holotype of *Puma* (*Herpailurus*) *pumoides* (MUFyCA 767). **A**, left maxilla with C-P4 serie; **B**, orbital section of frontal bone; **C**, posterior section of the right mandible; **D**, almost complete petrosal; **E**, right femur; **F**, distal epiphysis of right humerus; **G**, proximal epiphysis and part of shaft of left tibia; **H**, proximal epiphysis of right ulna; **I**, proximal epiphysis of right radius; **J**, lumbar vertebrae; **K**, left pelvic bone; **L**, skeletal representation with the bones described in this work in gray dark. Scale: 20 mm.



**Figura 2.** Medidas tomadas para la comparación de cada elemento y los análisis de masa corporal. **A**, dentición superior; **B**, húmero en vista anterior; **C**, húmero en vista lateral; **D**, ulna en vista lateral; **E**, fémur en vista anterior; **F**, fémur en vista lateral; **G**, tibia en vista posterior; **H**, tibia en vista lateral. Referencias: LC, longitud del canino superior; AC, ancho del canino superior; LP3, longitud del tercer premolar superior; AP3, ancho del tercer premolar superior; LP4, longitud del cuarto premolar superior; AP4, ancho del cuarto premolar superior; P2-C, longitud de la serie segundo premolar-canino superior; P4-P3, longitud de la serie cuarto premolar-tercer premolar superior; LSD, longitud de la serie molar-canino superior; LHum, longitud del húmero; LPHum, diámetro antero-posterior de la epífisis proximal del húmero; APHum, diámetro medio-lateral de la epífisis proximal del húmero; LDiaHum, diámetro antero-posterior de la diáfisis humeral; ADiaHum, diámetro medio-lateral de la diáfisis humeral; LDHum, diámetro antero-posterior de la epífisis distal del húmero; ADHum, diámetro medio-lateral de la epífisis distal del húmero; LUlna, longitud de la ulna; Lolec, longitud del proceso olecraneano; LDiaUlna, diámetro antero-posterior de la diáfisis ulnar; LFem, longitud del fémur; APFem, diámetro medio-lateral de la epífisis proximal del fémur; LDiaFem, diámetro antero-posterior de la diáfisis femoral; ADiaFem, diámetro medio-lateral de la diáfisis femoral; LDFem, diámetro antero-posterior de la epífisis distal del fémur; ADFem, diámetro medio-lateral de la epífisis distal del fémur; LTib, longitud de la tibia; LPTib, diámetro antero-posterior de la epífisis proximal de la tibia; APTib, diámetro medio-lateral de la epífisis proximal de la tibia; LDiaTib, diámetro antero-posterior de la diáfisis tibial; ADiaTib, diámetro medio-lateral de la diáfisis tibial; ADTib, diámetro medio-lateral de la epífisis distal de la tibia. Las medidas de diámetro transversal y anteroposterior de las diáfisis de huesos largos fueron tomadas en el punto medio de la longitud del hueso. / **Figure 2.** Measurements taken for the comparison of each bone and the body mass analysis. **A**, upper dentition; **B**, humerus in anterior view; **C**, humerus in lateral view; **D**, ulna in lateral view; **E**, femur in anterior view; **F**, femur in lateral view; **G**, tibia in posterior view; **H**, tibia in lateral view. References: LC, length of the upper canine; AC, width of the upper canine; LP3, length of the third upper premolar; AP3, width of the third upper premolar; LP4, length of the four upper premolar; AP4, width of the four upper premolar; P2-C, length of the second premolar-upper canine series; P4-P3, length of the four upper premolar-third upper premolar series; LSD, length of the upper canine-molars series; LHum, length of the humerus; LPHum, anteroposterior diameter of the proximal epiphysis of the humerus; APHum, mediolateral diameter of proximal epiphysis of the humerus; LDiaHum, anteroposterior diameter of the humeral shaft; ADiaHum, mediolateral diameter of the humeral shaft; LDHum, anteroposterior diameter of the distal epiphysis of the humerus; ADHum, mediolateral diameter of the distal epiphysis of the humerus; LUlna, length of the ulna; Lolec, length of the olecranon process; LDiaUlna, anteroposterior diameter of the ulnar shaft; LFem, length of the femur; APFem, mediolateral diameter of the proximal epiphysis of the humerus; LDiaFem, anteroposterior diameter of the femoral shaft; ADiaFem, mediolateral diameter of the femoral shaft; LDFem, anteroposterior diameter of the distal epiphysis of the femur; ADFem, mediolateral diameter of the distal epiphysis of the femur; LTib, length of the tibia; LPTib, anteroposterior diameter of the proximal epiphysis of the tibia; APTib, mediolateral diameter of proximal epiphysis of the tibia; LDiaTib, anteroposterior diameter of the tibial shaft; ADiaTib, mediolateral diameter of the tibial shaft; ADTib, mediolateral diameter of the distal epiphysis of the tibia. The measurements of the anteroposterior and mediolateral diameters of the shafts of long bones were taken in the midpoint of each bone.

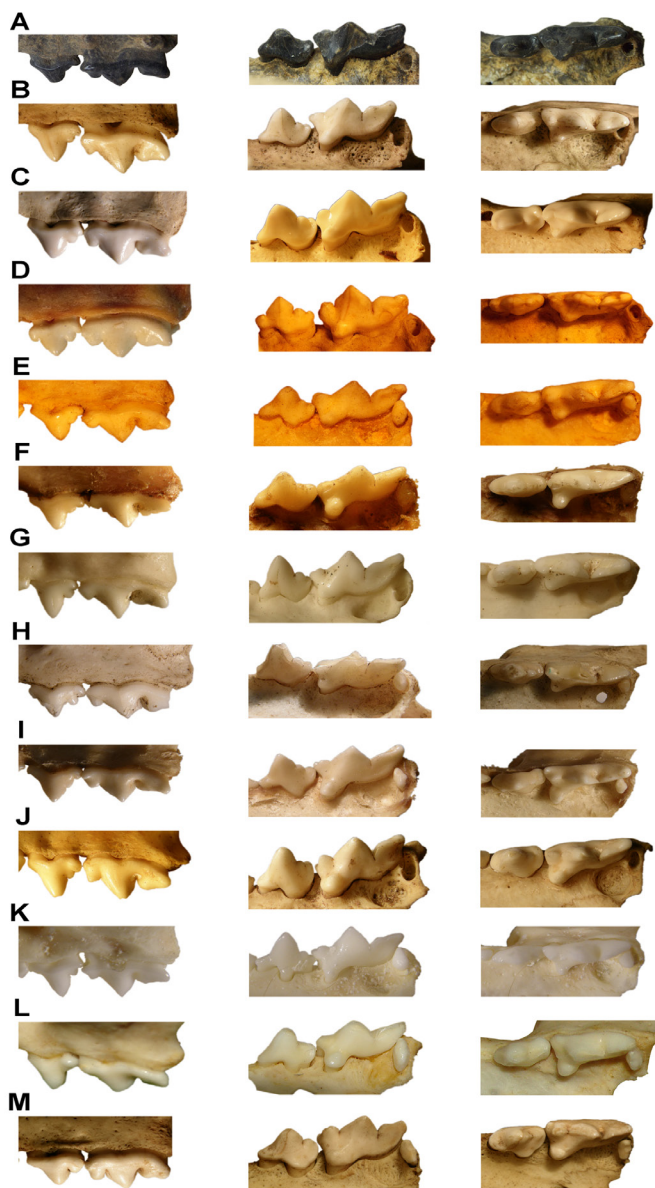




**Figura 3.** Maxilar izquierdo y esquemas en vistas lateral (A), medial (B) y oclusal (C). Referencias: C, canino; P2a, alvéolo del premolar segundo; P3, premolar tercero; P4, premolar cuarto; M1a, alvéolo del molar primero; ecpr, ectoparastilo; me, metacono; ms, metastilo; op, oquedad palatal; pa, paracono; pr, protocono; ps, parastilo. Escala: 20 mm. / **Figure 3** Left maxilla and schemes in lateral (A), medial (B) and occlusal views (C). References: C, canine, P2a, alveolus of the second premolar; P3, third premolar; P4, four premolar; M1a, alveolus of the first molar; ecpr, ectoparastyle; me, metacone; ms, metastyle; op, palatal hole; pa, paracone; pr, protocone; ps, parastyle. Scale: 20 mm.

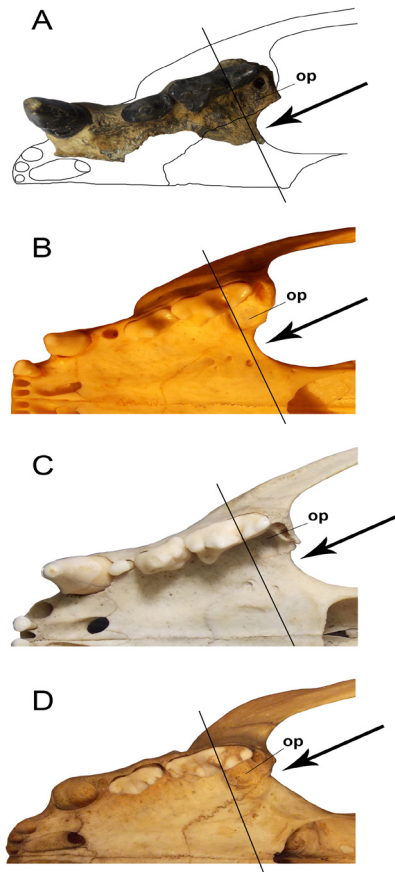
## Descripción y comparación morfológica con los actuales félidos sudamericanos y *Acinonyx jubatus*

Maxillar izquierdo. Este elemento constituye el único material con el que Castellanos (1958a) realizó la descripción del taxón. Se conserva parte del maxilar con el canino, el P3 y P4 completos, y el alvéolo del P2 y del M1 (figura 3). El canino es unirradicado, presenta un ápice redondeado, no tan agudo como en *P. (H.) yagouaroundi*. La base de la corona tiene una forma subcircular, similar a *P. (P.) concolor* y *A. jubatus*. En *P. (H.) yagouaroundi* los caninos presentan una forma más elíptica, con su eje mayor en sentido longitudinal y aplanado labiolingualmente, lo que le proporciona un extremo posterior bien cortante. Sin embargo, en proporción con las demás piezas dentarias el canino de *P. (H.) yagouaroundi* es mucho menor y menos robusto que en *P. (P.) concolor* y *A. jubatus*. Posterior al canino se observa un pequeño alveolo de contorno circular, correspondiente al P2. Este pequeño alvéolo se encuentra próximo al canino anterior pero separado posteriormente del P3 por un pequeño diastema. Este rasgo sólo se observa en *P. (H.) yagouaroundi*, más comúnmente observado en la subespecie *P. (H.) yagouaroundi ameghinoi* (Holmberg, 1898). Sin embargo, en muchos ejemplares este rasgo no se presenta, mostrando un P2 bien continuo con los demás elementos anteriores y posteriores. En general en *P. (P.) concolor* y *A. jubatus* no existe un espacio entre el P2, el canino y el P3, aunque en algunos ejemplares existe un pequeño diastema entre el P2 y el P3 (e.g. *Puma concolor* IQW 2012.39542). El P2 es unirradicado. El P3 se muestra bien desarrollado, birradicado, con el paracono bien conspicuo y con un ápice de superficie bien gastada.



**Figura 4.** Dientes maxilares de distintos Felidae en vistas labial (izquierda), lingual (centro) y oclusal (derecha). **A,** *Puma* (*Herpailurus*) *pumoides* (MUFyCA 767); **B,** *P.* (*H.*) *yagouarouni* (MACN 23.173); **C,** *P.* (*Puma*) *concolor* (MACN 20.629); **D,** *Acinonyx jubatus* (MACN 29.891); **E,** *Leopardus* (*Oncifelis*) *geoffroyi* (MACN 23.455); **F,** *L.* (*On.*) *guigna* (MACN 16.418); **G,** *L.* (*On.*) *pajeros* (MACN 23.176); **H,** *L.* (*On.*) *braccatus* (MACN 29.930); **I,** *L.* (*Leopardus*) *wiedii* (MACN 5.097); **J,** *L.* (*L.*) *pardalis* (MACN 13.464); **K,** *L.* (*On.*) *tigrinus* (CFA-MA-13072); **L,** *L.* (*Oreailurus*) *jacobita* (MUSN 6015); **M,** *Panthera onca* (MACN 8.42). Sin escala. / **Figure 4.** Maxillary teeth of selected Felidae in labial (left), lingual (center) and occlusal views (right). **A,** *Puma* (*Herpailurus*) *pumoides* (MUFyCA 767); **B,** *P.* (*H.*) *yagouarouni* (MACN 23.173); **C,** *P.* (*Puma*) *concolor* (MACN 20.629); **D,** *Acinonyx jubatus* (MACN 29.891); **E,** *Leopardus* (*Oncifelis*) *geoffroyi* (MACN 23.455); **F,** *L.* (*On.*) *guigna* (MACN 16.418); **G,** *L.* (*On.*) *pajeros* (MACN 23.176); **H,** *L.* (*On.*) *braccatus* (MACN 29.930); **I,** *L.* (*Leopardus*) *wiedii* (MACN 5.097); **J,** *L.* (*L.*) *pardalis* (MACN 13.464); **K,** *L.* (*On.*) *tigrinus* (CFA-MA-13072); **L,** *L.* (*Oreailurus*) *jacobita* (MUSN 6015); **M,** *Panthera onca* (MACN 8.42). Not to scale.

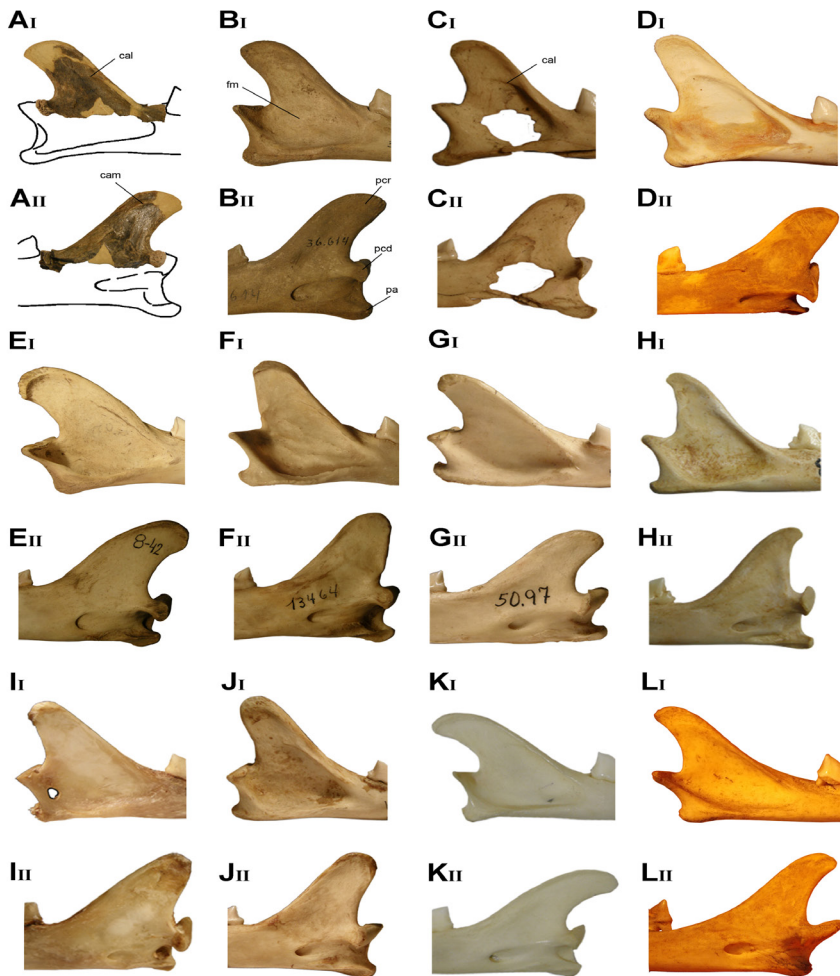
La raíz anterior es menor a la raíz posterior. El parastilo es pequeño, casi inexistente en vista labial, pero en vista lingual se observa un parastilo bien redondeado y separado del paracono, similar a *A. jubatus* (figura 4). En proporción presenta un paracono mucho más bajo que en las demás especies del linaje *P. (P.) concolor*, *P. (H.) yagouaroundi*, *A. jubatus*, aunque puede observarse un considerable desgaste que podría estar reduciendo la altura original de esta cúspide. El metastilo es casi inexistente, con un desarrollo mucho menor a la cúspide posterior. Este rasgo lo acerca a *P. (H.) yagouaroundi*, donde estas cúspides presentan un desarrollo muy similar, mientras que en *P. (P.) concolor* y *A. jubatus* el metastilo es mayor a la cúspide posterior, un rasgo común de los pequeños gatos del linaje del Ocelote. En el extremo posterior del P3 se observa un cingulum en relación a la cúspide posterior, un rasgo común del linaje del Puma, aunque variable a nivel intraespecífico (Van Valkenburgh *et al.*, 1990). El P4 es el mayor elemento dentario. El extremo anterior presenta un ectoparastilo bien desarrollado y asociado a un cingulum. Este rasgo es variable en *P. (P.) concolor*, reducido en *P. (H.) yagouaroundi* y *A. jubatus*. El parastilo es conspicuo, y bien separado del ectoparastilo. En la mayoría de los felinos sudamericanos el ectoparastilo sólo se encuentra reducido a un cingulum anterior y no se muestra como una pequeña cúspide, excepto en *Panthera onca*, *L. (On.) pajeros* y *L. (On.) tigrinus*. También es común observar la ausencia del cingulum, debido a que el parastilo se une al ectoparastilo formando una única cúspide anterior al paracono, como en algunos ejemplares de *P. (H.) yagouaroundi* y *L. (On.) geoffroyi*. El protocono presenta un desarrollo similar a *P. (H.) yagouaroundi* y *P. (P.) concolor*, con una pequeña cúspide redondeada en su extremo lingual. Este rasgo lo diferencia de *A. jubatus*. En vista oclusal se observa que el protocono se encuentra ubicado lingualmente entre el parastilo y el paracono, pero mucho más próximo a este último, como se observa en *A. jubatus*. En *P. (H.) yagouaroundi* y *P. (P.) concolor*, en los felinos del linaje del Ocelote y en *Panthera onca* el protocono es más anterior, más próximo al parastilo, y desarrollado como una cúspide diferenciada. El paracono presenta una cresta lingual que lo une al protocono. Este rasgo se observa también en *A. jubatus*. Entre el paracono y el metacono existe una separación muy amplia que no se observó en ningún otro felino sudamericano, con excepción de *L. (Or.) jacobita*. En algunos ejemplares de *P. (H.) yagouaroundi* se observó un pequeño espacio, mucho menor al de "*Felis*" *pumoides*. El metacono presenta un desarrollo muy pobre, similar a *P. (H.) yagouaroundi*, donde esta cúspide es de menor o igual desarrollo que el metastilo. En *P. (P.) concolor* y *A. jubatus* el metacono se desarrolla como una cúspide bien prominente y es mayor al metastilo. El metastilo se encuentra ubicado en el extremo posterior del diente, y sobresale de la superficie de la corona, similar al resto de los taxones del mismo linaje. El alveolo del M1 presenta una forma elíptica, y está orientado en sentido lingual, transversal al eje de la serie dentaria. En algunos ejemplares de *P. (H.) yagouaroundi* y *P. (P.) concolor* se observa esta misma condición, pero es muchos otros este elemento es de dirección oblicua. Otro rasgo variable de estos dos últimos taxones es la ubicación del M1, donde en algunos ejemplares está ubicado en la misma línea transversal del extremo posterior del P4, mientras que en otros especímenes se encuentra más posterior al P4. Además de la dentición, se conserva gran parte de la sección palatal del maxilar, aunque no se observan suturas. El extremo facial del maxilar también se encuentra conservado, observándose parte del borde anterior de la órbita. En vista palatal se observa el proceso palatal del maxilar y un pequeño fragmento de palatino. En la sección posterior del paladar se observa una ancha invaginación que ingresa anteriormente al paladar hasta la parte más anterior del metacono del molar carnívero. Esto sucede únicamente en *P. (H.) yagouaroundi*, mientras que en *P. (P.) concolor* es mucho más pequeña o no se presenta, y en *A. jubatus* no existe (figura 5). Otro rasgo que puede observarse en esta vista, es la presencia de una oquedad palatal para la recepción del protoconido del primer molar inferior. Esta oquedad es grande, comparable a la



**Figura 5.** Sección posterior del paladar izquierdo de los taxones vivientes del linaje del Puma. **A,** *Puma (Herpailurus) pumoides* (MUCyFA 767); **B,** *P. (H.) yagouaroundi* (MACN 50.104); **C,** *P. (Puma) concolor* (MLP-Ma 62); **D,** *Acinonyx jubatus* (MACN 29.891). Referencias: op, oquedad palatal. La flecha indica la invaginación palatal posterior en los distintos taxones y su desarrollo respecto al extremo anterior del metacono del premolar cuarto (línea). Sin escala / **Figure 5.** Posterior section of the left palate of the living taxa of Puma lineage. **A,** *Puma (Herpailurus) pumoides* (MUCyFA 767); **B,** *P. (H.) yagouaroundi* (MACN 50.104); **C,** *P. (Puma) concolor* (MLP-Ma 62); **D,** *Acinonyx jubatus* (MACN 29.891). References: op, palatal hole. The arrows indicate the posterior palatal invagination in the different taxa and the developed respect to anterior end of the metacone of the four premolar (line). Not to scale.

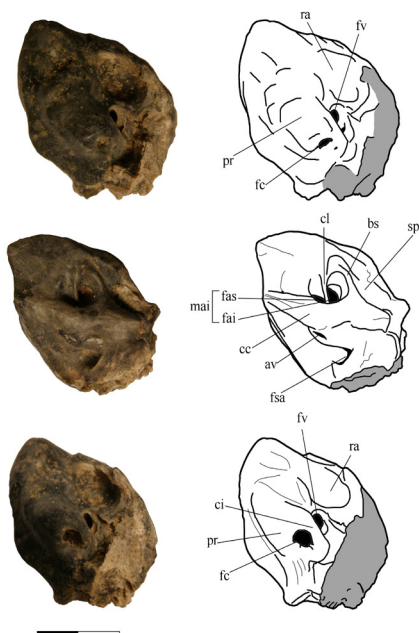
relación que se muestra en *P. (H.) yagouaroundi* y *A. jubatus*. En *P. (P.) concolor* este rasgo es muy variable, aunque en la mayoría de los ejemplares es mucho menor y menos profundo.

Parte posterior de la hemimandíbula derecha. Se conserva el proceso coronoideo incompleto, donde se aprecia la parte posterior de la fosa masetérica y parte del cóndilo articular. El proceso coronoideo se encuentra curvado en sentido posterodorsal, con una pronunciada cresta anterior lateral que limita anteriormente a la fosa masetérica. Se observa parte del proceso condiloideo cuya orientación, respecto al eje mayor del proceso coronoideo, es en ángulo agudo, similar a lo que se observa en *P. (P.) concolor*, *P. (H.) yagouaroundi* y *Panthera onca*, y diferenciándose de *L. (L.) pardalis*, *L. (On.) tigrinus* y *A. jubatus* donde el proceso coronoideo presenta un margen posterior en ángulo recto respecto al proceso condiloideo. En *L. (L.) wiedii*, *L. (On.) guigna* y *L. (On.) braccatus* esta relación es en ángulo agudo pero el mismo no es tan marcado ( $\geq 75^\circ$ ) como en las primeras especies, ya que presenta un quiebre en el sector medio que oca



**Figura 6.** Sección posterior de la hemimandíbula derecha de félidos en vista lateral (I) y medial (II). **A,** *Puma* (*Herpailurus*) *pumoides* (MUFyCA 767); **B,** *P. (Puma) concolor* (MACN 36.614); **C,** *P. (H.) yagouaroundi* (MACN 23.173); **D,** *Acinonyx jubatus* (MACN 49.36 y MACN 29.891); **E,** *Panthera onca* (MACN 8.42); **F,** *Leopardus (Leopardus) pardalis* (MACN 13.464); **G,** *L. (L.) wiedii* (MACN 50.97); **H,** *L. (Oncifelis) tigrinus* (CFA 08338); **I,** *L. (On.) guigna* (MACN 16.418); **J,** *L. (On.) geoffroyi* (MACN 24.489); **K,** *L. (On.) pajeros* (MACN 23.176); **L,** *Felis silvestris lybica* (MACN 4.123). Referencias: cal, cresta anterior lateral; cam, cresta anterodorsal medial; fm, fosa masetérica; pa, proceso angular; pcd, proceso condiloideo; pcr, proceso coronoideo. Sin escala. / **Figure 6.** Posterior section of right mandible of felids in lateral (I) and medial views (II). **A,** *Puma* (*Herpailurus*) *pumoides* (MUFyCA 767); **B,** *P. (Puma) concolor* (MACN 36.614); **C,** *P. (H.) yagouaroundi* (MACN 23.173); **D,** *Acinonyx jubatus* (MACN 49.36 and MACN 29.891); **E,** *Panthera onca* (MACN 8.42); **F,** *Leopardus (Leopardus) pardalis* (MACN 13.464); **G,** *L. (L.) wiedii* (MACN 50.97); **H,** *L. (Oncifelis) tigrinus* (CFA 08338); **I,** *L. (On.) guigna* (MACN 16.418); **J,** *L. (On.) geoffroyi* (MACN 24.489); **K,** *L. (On.) pajeros* (MACN 23.176); **L,** *Felis silvestris lybica* (MACN 4.123). References: cal, anterior lateral ridge; cam, anterior medial ridge; fm, maseteric fossa; pa, angular process; pcd, condiloid process; pcr, coronoid process. Not to scale.

siona que el margen posterior del proceso coronoideo no presente forma cóncava sino una forma de V abierta (esto ocurre en las especies del género *Lynx*). En *L. (On.) tigrinus* el margen posterior del proceso coronoideo es recto pero el margen dorsal se encuentra abruptamente orientado en sentido posterior. En *L. (On.) pajeros* y *L. (On.) colocolo* el proceso coronoideo y el cóndilo articular presentan una relación en ángulo agudo mucho más marcado a "*Felis*" *pumoides*.

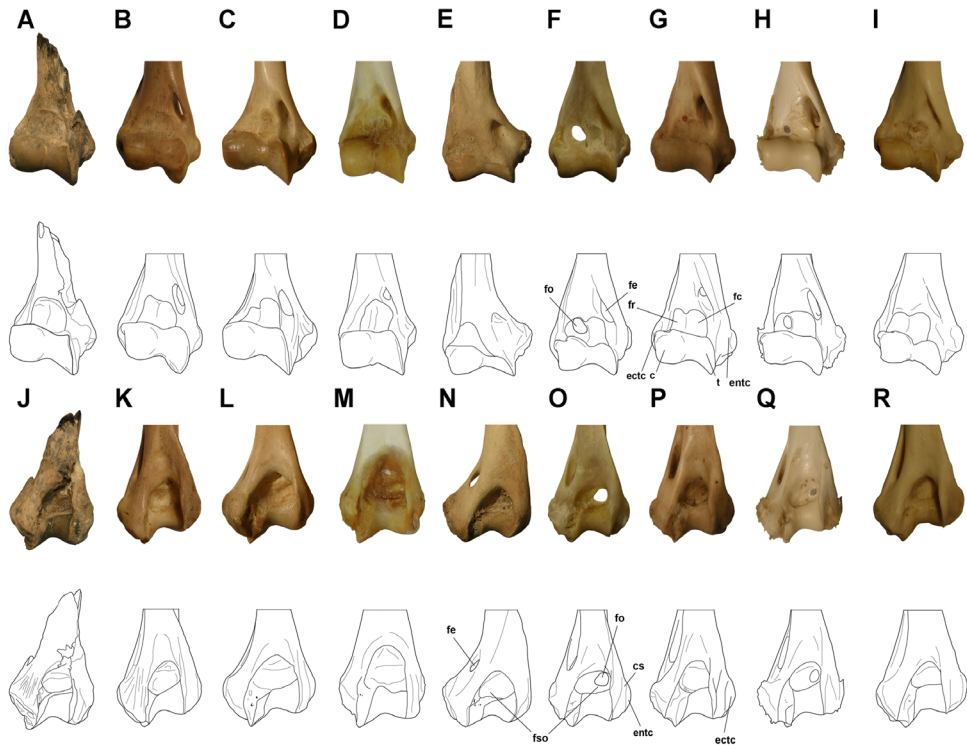


**Figura 7.** Petroso izquierdo en vista latero-ventral o timpánica (arriba), dorso-medial o cerebelar (centro) y ventrodistal (abajo). Referencias: ra, receso anterolateral; av, acueducto vestibular; cc, cruz común; ci, cresta interfenestral; fai, foramen acústico inferior; fas, foramen acústico superior; fc, fenestra coclear; fsa, fosa subarcuata; fv, fenestra vestibular; mai, meato auditivo interno; cl, cresta longitudinal; pr, promontorio; sp, seno proótico; bs, borde sobresaliente del meato auditivo interno. Escala: 10 mm. / **Figure 7.** Left petrosal in ventrolateral or tympanic (above), dorsomedial or cerebellar (centrum) and ventrodistal views (below). References: ra, anterolateral recess; av, aqueductus vestibuli; cc, crus commune; ci, crista interfenestralis; fai, foramen acousticum inferius; fas, foramen acousticum superius; fc, fenestra cochleae; fsa, fossa subarcuata; fv, fenestra vestibuli; mai, internal auditory meatus; cl, longitudinal ridge; pr, promontorium; sp, prootic sinus; bs, salient border of the marginal surface of internal auditory meatus. Scale: 10 mm.

El proceso coronoideo es proporcionalmente más grácil que en *L. (L.) pardalis* y *Panthera onca*, con un mayor parecido a *P. (P.) concolor*, *P. (H.) yagouaroundi*, *L. (L.) wiedii* y *L. (On.) pajeros*. Lateralmente se observa una cresta semicircular que nace desde el sector medio del límite anterior de la fosa masetérica. Esta cresta se encuentra a la mitad del proceso coronoideo y constituye parte del límite dorsal de inserción del músculo masetérico. Del lado medial se observa una pronunciada cresta anterodorsal que se separa del límite superior del proceso coronoideo por una fosa lineal y ancha. Esta cresta no ha sido observada en ningún otro Felidae sudamericano (figura 6).

Sección orbitaria del frontal izquierdo. Se conserva sólo parte del proceso post-frontal y el proceso anterior que contacta con el maxilar y los nasales. El fragmento constituye casi todo el borde superior de la órbita izquierda, desde el proceso post-frontal (o proceso post-orbitario) hasta el contacto con la maxila. En el mismo se presenta una cresta media que separa la superficie expuesta en el techo craneano y la superficie desplazada hacia dentro de la órbita.

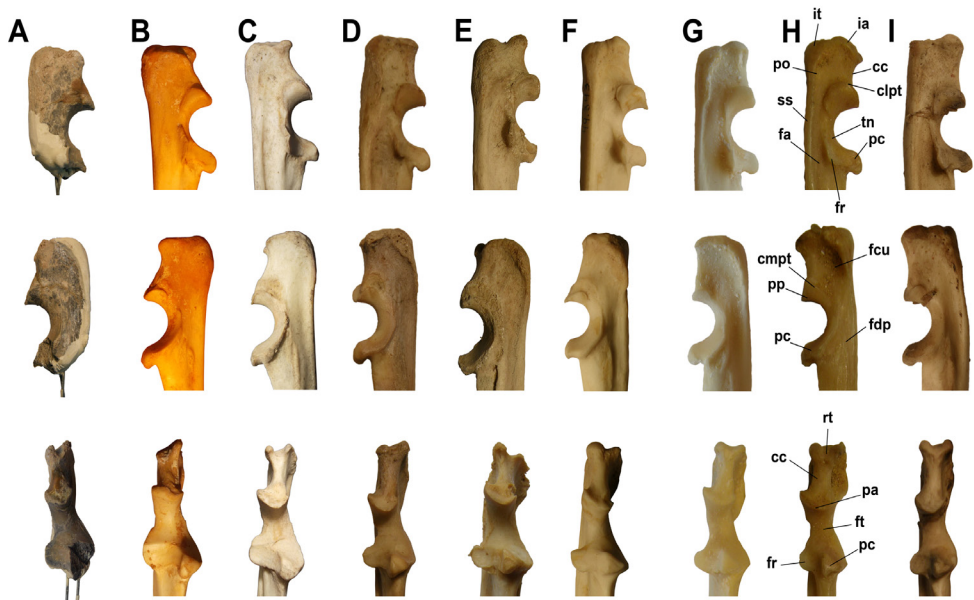
Petroso. El petroso se encuentra fragmentado. No se conserva el sector correspondiente al meato auditivo externo (figura 7). Posee una fosa subarcuata conspicua, similar a *P. (H.) yagouaroundi*, y a diferencia de *P. (P.) concolor* y otros felinos sudamericanos (*Panthera onca*, *L. (L.) wiedii*, *L. (L.) pardalis*, *L. (On.) tigrinus*). El meato auditivo interno posee una superficie marginal marcada a través de la presencia de un borde sobresaliente que rodea a todo el orificio. Este



**Figura 8.** Epífisis distales de húmeros derechos de felidos en vista anterior (arriba) y posterior (abajo) y sus respectivos esquemas. **A**, *Puma* (*Herpailurus*) *pumoides* (MUFyCA 767); **B**, *P. (H.) yagouaroundi* (MACN 23.173); **C**, *P. (Puma) concolor* (MACN 14.024); **D**, *Acinonyx jubatus* (MACN 49.36); **E**, *Panthera onca* (MACN 29.911); **F**, *Leopardus (Oncifelis) pajeros* (MACN 23.176); **G**, *L. (On.) geoffroyi* (MACN 24212); **H**, *L. (On.) tigrinus* (MACN 22.842); **I**, *L. (Leopardus) pardalis* (MACN 49343). Referencias: c, capitulum; cs, cresta supracondilar; ectc, ectepicóndilo; entc, entepicóndilo; fc, faceta coronoidea; fe, foramen epicondilar; fso, fosa olecraneana; fo, foramen olecraneano; fr, faceta radial; t, troclea. Sin escala. / **Figure 8.** Distal epiphysis of right humeri of felids in anterior (above) and posterior views (below), and respective schemes. **A**, *Puma* (*Herpailurus*) *pumoides* (MUFyCA 767); **B**, *P. (H.) yagouaroundi* (MACN 23.173); **C**, *P. (Puma) concolor* (MACN 14.024); **D**, *Acinonyx jubatus* (MACN 49.36); **E**, *Panthera onca* (MACN 29.911); **F**, *Leopardus (Oncifelis) pajeros* (MACN 23.176); **G**, *L. (On.) geoffroyi* (MACN 24212); **H**, *L. (On.) tigrinus* (MACN 22.842); **I**, *L. (Leopardus) pardalis* (MACN 49343). References: c, supracondylar ridge; ectc, ectepicondyle; entc, entepicondyle; fc, coronoid facet, epicondylar foramen; fso, olecranon fossa; fo, olecranon foramen; fr, radial facet, t, trochlea. Not to scale.

último carácter no se encuentra en los demás felinos sudamericanos (Salles, 1992). Además, el meato auditivo interno se encuentra dividido por una cresta media, un rasgo apomórfico de *A. jubatus* (Salles, 1992).

**Húmero.** Se encuentra representado por el extremo distal de la diáfisis y la epífisis distal casi completa (figura 8). En vista dorsal se observa una tróclea bien desarrollada, con su cresta externa de forma sigmoidea a recta y dirigida distalmente. En *P. (H.) yagouaroundi* la cresta troclear es semicircular. En los demás gatos pequeños, la cresta troclear es bastante recta. La troclea es grande y bien proyectada distalmente, respecto del capitulum, como también sucede en *P. (P.) concolor* y *P. (H.) yagouaroundi*. En *A. jubatus* está levemente menos proyectada en sentido distal. Entre los pequeños gatos, en *L. (On.) geoffroyi*, *L. (On.) tigrinus* y *L. (L.) pardalis* la trochlea está bien desarrollada distalmente, pero menor a "*Felis*" *pumoides*, y es aún menor en *L. (On.) pajeros*. El menor desarrollo lo presenta *Panthera onca*. El capitulum es de forma subsférica,



**Figura 9.** Epífisis proximal de ulnas derechas de félidos en vistas lateral (arriba), medial (centro) y anterior (abajo). **A**, *Puma* (*Herpailurus*) *pumoides* (MUFyCA 767); **B**, *Acinonyx jubatus* (MACN 49.36); **C**, *P. (Puma) concolor* (MLP-Ma 62); **D**, *P. (H.) yagouaroundi* (MACN 23.173); **E**, *Panthera onca* (MACN 29.911); **F**, *Leopardus (Leopardus) pardalis* (MACN 49.343); **G**, *L. (Oncifelis) tigrinus* (CFA-MA-13072); **H**, *L. (On.) pajeros* (MACN 23.176); **I**, *L. (On.) geoffroyi* (MACN 24.212). Referencias: cc, cresta cranial; clpt, cresta lateral-proximal de la tróclea; cmpt, cresta medial-proximal de la tróclea; fa, fosa de apoyo del músculo *anconeus*; fcu, fosa de apoyo del músculo *flexor carpi ulnaris*; fdp, fosa de inserción del músculo *flexor digitorum profundus*; fr, faceta radial; ft, faceta troclear; ia, inserción del músculo *anconeus*; it, inserción del músculo *triceps*; pa, proceso anconeal; pc, proceso coronoideo; po, proceso olecraneano; pp, proceso proximal; rt, ranura tendinal del músculo *triceps*; ss, superficie subcutánea. Sin escala. / **Figure 9.** Proximal epiphysis of right ulnae of felids in lateral (above), medial (centrum) and anterior views (below). **A**, *Puma* (*Herpailurus*) *pumoides* (MUFyCA 767); **B**, *Acinonyx jubatus* (MACN 49.36); **C**, *P. (Puma) concolor* (MLP-Ma 62); **D**, *P. (H.) yagouaroundi* (MACN 23.173); **E**, *Panthera onca* (MACN 29.911); **F**, *Leopardus (Leopardus) pardalis* (MACN 49.343); **G**, *L. (Oncifelis) tigrinus* (CFA-MA-13072); **H**, *L. (On.) pajeros* (MACN 23.176); **I**, *L. (On.) geoffroyi* (MACN 24.212). References: cc, cranial ridge; clpt, proximolateral ridge of the trochlea; cmpt, proximomedial ridge of the trochlea; fa, fossa for anconeus muscle; fcu, fossa for flexor carpi ulnaris muscle; fdp, fossa for insertion of the flexor digitorum profundus muscle; fr, radial facet; ft, trochlear facet; ia, insertion of anconeus muscle; it, insertion of triceps muscle; pa, anconeal process; pc, coronoid process; po, olecranon process; pp, proximal process; rt, tendinal groove for the triceps muscle; ss, subcutaneous surface. Not to scale.

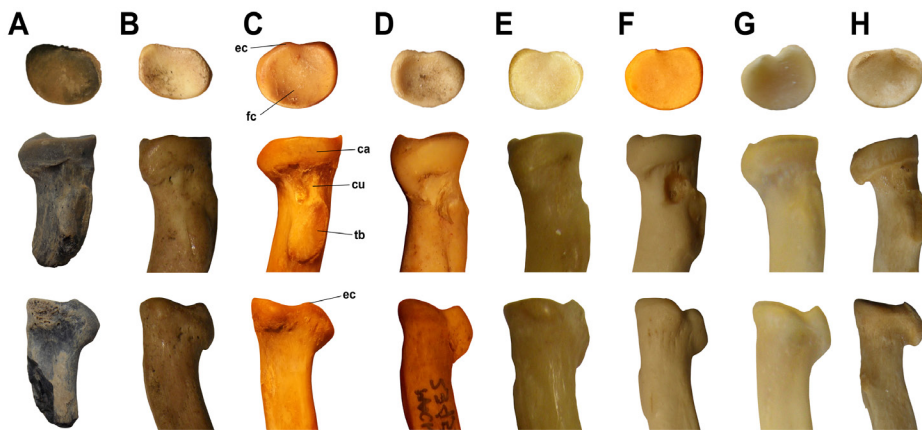
como ocurre también en *P. (H.) yagouaroundi*, *P. (P.) concolor* y *A. jubatus*, mientras que en los demás felinos es más cilíndrico. La constricción que separa la tróclea del capitulum está bien marcada, algo que lo diferencia notablemente de *L. (On.) tigrinus* y *L. (On.) geoffroyi*. La tróclea presenta un escaso desarrollo en relación al capitulum, contrariamente a lo que se observa en *P. (H.) yagouaroundi*, donde la tróclea es muy grande. En *L. (On.) geoffroyi* y *L. (On.) tigrinus* la tróclea presenta un desarrollo casi similar al del capitulum, presentando una constricción media de desarrollo muy superficial. En "*Felis*" *pumoides* la tróclea presenta un desarrollo, en relación al capitulum, algo menor a *P. (P.) concolor*, *L. (L.) pardalis* y *L. (On.) tigrinus*. La cresta supracondilar se encuentra bien desarrollada, similarmente a lo que se observa en *P. (H.) yagouaroundi* y *L. (On.) geoffroyi*. En *P. (P.) concolor* y *L. (On.) pajeros* esta cresta se encuentra mucho menos desarrollada. El menor desarrollo se observa en *A. jubatus*, donde es casi nula. En *L. (L.) pardalis* y *L. (On.) tigrinus* la cresta supracondilar está más desarrollada que en "*Felis*" *pumoides*, mientras que en



*Panthera onca* el desarrollo se hace más extremo al punto de presentarse a modo de plataforma. El epicóndilo lateral o ectepicóndilo (para la inserción del ligamento lateral) presenta el mismo desarrollo que en *P. (H.) yagouaroundi* en donde el borde lateral es continuo respecto a la cresta supracondilar. En *P. (P.) concolor*, *A. jubatus*, *L. (On.) pajeros*, *L. (On.) geoffroyi*, *L. (On.) tigrinus* y *L. (L.) pardalis*, el cóndilo antedicho se encuentra proyectado lateralmente, separándose de la cresta supracondilar. En *Panthera onca* este cóndilo es indiferenciable debido al gran desarrollo de la cresta supracondilar. La fosa olecraneana no está perforada, contrariamente a lo que se observa en *L. (On.) pajeros*, *L. (On.) braccatus* y en *L. (L.) tigrinus*. Presenta una forma subelíptica de igual proporciones que en *P. (H.) yagouaroundi*. En *P. (P.) concolor* y *A. jubatus* la fosa olecraneana es de mucho mayor tamaño, mientras que en *Panthera onca*, *L. (On.) pajeros*, *L. (On.) geoffroyi*, *L. (On.) tigrinus* y *L. (L.) pardalis* es de menor desarrollo. La faceta radial y la faceta coronoidea se encuentran desarrolladas como una superficie lisa y continua, presentando un tamaño mucho mayor proporcionalmente que en los demás félidos observados. Adicionalmente, ambas facetas están limitadas por un borde proximal muy fuerte y sobresaliente, algo que no se observó en las demás especies. En los demás félidos la faceta radial (lateral) está desarrollada en distintos grados en comparación a la faceta coronoidea (medial), mientras que en "*Felis*" *pumoides* ambas facetas se desarrollan de igual forma presentándose como una sola gran faceta. En *P. (P.) concolor* y *A. jubatus* la faceta coronoidea está más desarrollada que la faceta radial, ocurre lo contrario en *P. (H.) yagouaroundi*. En *Panthera onca* ambas facetas están pobremente desarrolladas. En *L. (On.) pajeros* la faceta radial se encuentra perforada al igual que en *L. (On.) tigrinus*. En *L. (On.) geoffroyi* ambas facetas presentan el mismo desarrollo pero se separan entre sí por una constricción media proximal, algo que sólo fue observado además en *L. (L.) pardalis*. El epicóndilo medial o entepicóndilo está muy desarrollado, sobresaliendo notablemente en sentido medial. Esto ocurre en *P. (P.) concolor*, pero en *P. (H.) yagouaroundi* y *A. jubatus* el entepicóndilo es poco sobresaliente. En *Panthera onca* el entepicóndilo también es bien sobresaliente, aunque de superficie lisa en ambas caras (dorsal-ventral). En los pequeños gatos el entepicóndilo es de menor tamaño en proporción a "*Felis*" *pumoides*, con excepción de *L. (L.) pardalis*. El foramen epicondilar no está completo, pero se observa un desarrollo similar a *P. (H.) yagouaroundi*.

Ulna. Se conserva sólo la epífisis proximal muy fragmentada (figura 9). La faceta troclear es bien profunda y presenta un contorno bien esférico. El proceso olecraneano es bien cuadrangular. En el extremo proximal posee una ranura tendinal para el músculo *triceps*. Esta estructura es angosta y profunda. Se encuentra limitada por dos bordes bien pronunciados proximalmente. El borde medial se encuentra más elevado que el borde lateral, como en *P. (P.) concolor*, *P. (H.) yagouaroundi* y *A. jubatus*. Sin embargo, en *A. jubatus* el borde lateral casi no existe. En *Panthera onca* y varios felinos chicos (e.g. *L. (L.) pardalis*, *L. (On.) tigrinus*), esta relación es contraria, ya que se observa el borde lateral más elevado que el borde medial. En *L. (On.) pajeros* y *L. (On.) geoffroyi* ambos bordes están a la misma altura. Sobre el extremo proximal del proceso olecraneano se observa en vista lateral los puntos de inserción del músculo *triceps* y músculo *anconeus*. En "*Felis*" *pumoides*, la superficie de inserción del músculo *triceps* está más elevada proximalmente en relación a músculo *anconeus*, como ocurre en *P. (H.) yagouaroundi*, mientras que en *P. (P.) concolor* y *A. jubatus* se encuentran al mismo nivel. En *Panthera onca*, *L. (L.) pardalis*, *L. (On.) tigrinus*, *L. (On.) pajeros* y *L. (On.) geoffroyi* esta relación es contraria ya que se observa que el área de inserción del músculo *anconeus* está más elevada que la del músculo *triceps*. En vista lateral se observa el área de apoyo del músculo *anconeus*, que se encuentra levemente desarrollada, a diferencia de la especie *P. (P.) concolor* y *P. (H.) yagouaroundi* (también en *Panthera onca*, *L. (On.) tigrinus* y *L. (On.) pajeros*) donde esta estructura es bien ancha. El proceso coronoideo se encuentra muy fragmentado. La faceta radial presenta una superficie bien lisa y ancha, como en *A. jubatus*. En

los demás felinos se encuentra más reducida y bien sobresaliente en sentido lateral. La cresta cranial es angosta en vista anterior, como en *P. (P.) concolor* y *P. (H.) yagouaroundi*.



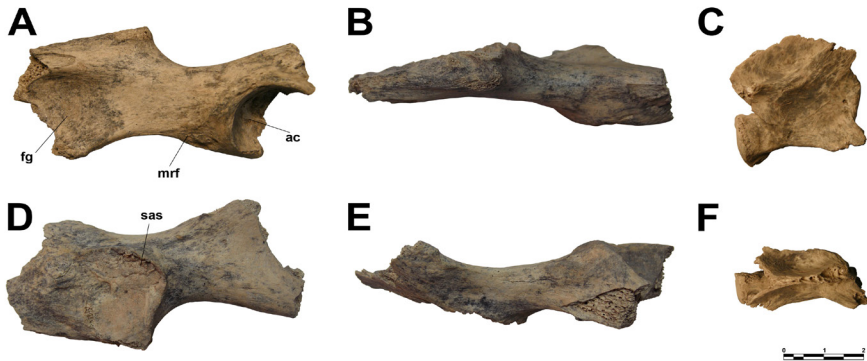
**Figura 10.** Epífisis proximales de radios derechos de félidos en vista proximal (arriba), medial (centro) y anterior (abajo). **A,** *Puma (Herpailurus) pumoides* (MUFyCA 767); **B,** *P. (H.) yagouaroundi* (MACN 23.176); **C,** *P. (Puma) concolor* (MACN 14.024); **D,** *Leopardus (Oncifelis) geoffroyi* (MACN 23.455); **E,** *L. (On.) pajeros* (MACN 23.176); **F,** *L. (Leopardus) pardalis* (MACN 49.343); **G,** *L. (On.) tigrinus* (CFA-MA-13.072); **H,** *Panthera onca* (CFA 12.823). Referencias: ca, cabeza; cu, cuello; ec, eminencia capitular; fc, fosa central; tb, tuberosidad bicípita. Sin escala. / **Figure 10** Proximal epiphysis of right radii of felids in proximal (above), medial (centrum) and anterior views (below). **A,** *Puma (Herpailurus) pumoides* (MUFyCA 767); **B,** *P. (H.) yagouaroundi* (MACN 23.176); **C,** *P. (Puma) concolor* (MACN 14.024); **D,** *Leopardus (Oncifelis) geoffroyi* (MACN 23.455); **E,** *L. (On.) pajeros* (MACN 23.176); **F,** *L. (Leopardus) pardalis* (MACN 49.343); **G,** *L. (On.) tigrinus* (CFA-MA-13.072); **H,** *Panthera onca* (CFA 12.823). References: ca, head; cu, neck; ec, capitular eminence; fc, central fossa; tb, bicipital tuberosity. Not to scale.

**Radio.** Sólo se conserva el extremo proximal del radio derecho (figura 10). En vista medial se observa una cabeza bien marcada y separada de la tuberosidad bicípita por un ancho cuello, que es mucho más corto longitudinalmente que en *P. (P.) concolor* y *P. (H.) yagouaroundi*. La tuberosidad bicípita es corta y de forma reniforme, similar a *P. (P.) concolor* y *P. (H.) yagouaroundi*. En los pequeños felinos el cuello también suele ser corto pero la tuberosidad bicípita es mucho más alargada y de forma elíptica. La inserción medial del ligamento colateral se encuentra reducida a una diminuta fosa circular, ubicada en sentido proximal y medial respecto a la tuberosidad bicípita. En *P. (P.) concolor* presenta la misma ubicación pero está mucho más definida, mientras que en *P. (H.) yagouaroundi* se encuentra ubicada proximalmente a la tuberosidad bicípita. En los pequeños felinos esta fosa presenta la misma ubicación aunque se encuentra mucho más marcada, llegando al extremo en *L. (L.) pardalis* donde es bien profunda. En vista proximal se observa una fosa central poco profunda y de forma reniforme. En vista anterior puede observarse una eminencia capitular aguda y poco elevada, similar a *P. (H.) yagouaroundi*. En *P. (P.) concolor* no es tan aguda. En los pequeños felinos la eminencia capitular es más aguda y está orientada más lateralmente. *Panthera onca* presenta un radio totalmente distinto a los felinos anteriores, con una fosa central de forma más elíptica, una cabeza angosta en vista medial y anterior y muy sobresaliente en sentido lateral, una tuberosidad bicípita de forma más rectangular, una inserción medial del ligamento colateral casi inexistente y un extremo proximal de la diáfisis muy angosto en proporción a las demás especies.

**Vertebra.** Se preserva sólo una vértebra muy fragmentada, posiblemente una lumbar (figura 11). La vértebra presenta parte del cuerpo vertebral, la base de la espina neural, la base del proceso mamilar y de la pleurapófisis derechos. Este material está muy fragmentado y no

pueden distinguirse caracteres que permitan diferenciar a "*Felis*" *pumoides* de los demás felinos.

Cintura pélvica. El hueso pélvico se encuentra muy fragmentado (figura 11). Se conserva sólo la parte posterior del acetábulo y parte anterior del hueso innominado del lado izquierdo. La fosa gluteal es bien profunda y se encuentra bien limitada por el borde acetabular. La parte iliaca se encuentra muy dirigida dorsalmente formando un semicírculo desde el dorso del acetábulo, una característica hallada en las especies de *Panthera*, como *Panthera onca*, *Panthera leo*, etc.



**Figura 11.** Cintura pélvica de *Puma* (*Herpailurus*) *pumoides* en vista lateral (A), dorsal (B), medial (D) y ventral (E) y vertebra lumbar en vistas lateral (C) y dorsal (F). Referencias: ac, acetábulo; fg, fosa gluteal; mrf, origen del músculo *rectus femoris*; sas, superficie articular para el sacro. Escala: 20 mm. / **Figure 11.** Pelvic bone of *Puma* (*Herpailurus*) *pumoides* in lateral (A), dorsal (B), medial (D) and ventral views (E) and lumbar vertebrae in lateral (C) and dorsal views (F). References: ac, acetabulum; fg, gluteal fossa; mrf, origin of *rectus femoris* muscle; sas, articular surface for the sacrum. Scale: 20 mm.

En los Felinae este rasgo es mucho menos marcado. Además, en los ejemplares juveniles no se observa una curva tan pronunciada del borde dorsal del acetábulo, mientras que en los individuos más viejos este rasgo es mucho más pronunciado. En efecto, este rasgo es único de "*Felis*" *pumoides* ya que no se encuentra en ningún Felinae pero sí es evidente en los *Panthera*. La cresta de inserción del músculo *rectus femoris* es bien evidente, aunque de desarrollo menor al de las especies de *Panthera*. Presenta un desarrollo muy similar a *P. (H.) yagouaroundi*, mientras que es de menor desarrollado en *P. (P.) concolor*. La superficie articular para el sacro se encuentra muy bien marcada a través de una cresta sobresaliente de contorno subcircular del lado medial. En *P. (H.) yagouaroundi* esta estructura no es tan sobresaliente mientras que contrariamente en *P. (P.) concolor* es muy sobresaliente. Sin embargo, en ambas especies esta cresta es de contorno cuadrangular. Una forma subcircular se observa en *A. jubatus*.

**Figura 12.** Fémures derechos de felinos en vista proximal (I), posterior (II), lateral (III), medial (IV), anterior (V) y distal (VI). A, *Puma* (*Herpailurus*) *pumoides* (MUFyCA 767); B, *P. (H.) yagouaroundi* (MACN 23.173); C, *Acinonyx jubatus* (MACN 49.36); D, *P. (Puma) concolor* (MACN 14.024); E, *Leopardus* (*Oncifelis*) *geoffroyi* (MACN 24.212); F, *L. (On.) pajeros* (MACN 23.176); G, *L. (Leopardus) pardalis* (MACN 49.343); H, *L. (On.) tigrinus* (CFA-MA-13072); I, *Panthera onca* (MACN 29.911). Referencias: c, cabeza; cl, cóndilo lateral; cm, cóndilo medial; cu, cuello; el, epicóndilo lateral; em, epicóndilo medial; fi, fosa intertrocanterica; fc, fovea capitis; la, línea aspera; si, surco intercondilar; tM, trocánter mayor; tm, trocánter menor; pt, tróclea patelar. Sin escala. / **Figure 12.** Right femora of felids in proximal (I), posterior (II), lateral (III), medial (IV), anterior (V) and distal views (VI). A, *Puma* (*Herpailurus*) *pumoides* (MUFyCA 767); B, *P. (H.) yagouaroundi* (MACN 23.173); C, *Acinonyx jubatus* (MACN 49.36); D, *P. (Puma) concolor* (MACN 14.024); E, *Leopardus* (*Oncifelis*) *geoffroyi* (MACN 24.212); F, *L. (On.) pajeros* (MACN 23.176); G, *L. (Leopardus) pardalis* (MACN 49.343); H, *L. (On.) tigrinus* (CFA-MA-13072); I, *Panthera onca* (MACN 29.911). References: c, head; cl, lateral condyle; cm, medial condyle; cu, neck; el, lateral epicondyle; em, medial epicondyle; fi, intertrochanteric fossa; fc, fovea capitis; la, linea aspera; si, intercondylar groove; tM, greater trochanter; tm, lesser trochanter; pt, patellar trochlea. Not to scale.



Fémur. Este elemento es el hueso más completo conservado (figura 12). La cabeza se presenta una forma bien esférica, con una fovea capitis ubicada en el centro medial de la misma. La cabeza del fémur se encuentra algo más baja que el trocánter mayor, como ocurre en *P. (P.) concolor*. En *P. (H.) yagouaroundi* y *A. jubatus* la cabeza y el trocánter mayor se encuentran a la misma altura. La fosa trocántérica es poco profunda, asemejándose a *A. jubatus*, a diferencia de *P. (P.) concolor* y *P. (H.) yagouaroundi* donde se encuentra más excavada al nivel del trocánter mayor. Esta fosa también es bien excavada en *L. (On.) geoffroyi*, *L. (On.) pajeros* y *Panthera onca*.

En *L. (On.) tigrinus* y *L. (L.) pardalis* la fosa trocántérica se encuentra separada por una cresta media, algo oblicua, que divide una faceta proximal profunda y una faceta distal superficial. Además, existe una faceta de inserción muscular en la fosa trocántérica, que se encuentra en la misma posición y presenta el mismo desarrollo que en *P. (H.) yagouaroundi* y *A. jubatus*. En *P. (P.) concolor* esta estructura es más proximal y de menor tamaño. El trocánter mayor se encuentra algo fragmentado. Sin embargo, se puede observar que está orientado en sentido interno, similar a *A. jubatus*, obteniendo una fosa trocántérica con forma de U cerrada. En las demás especies la cresta interna del trocánter mayor se dirige externamente, y al unirse con la cabeza del fémur le da una forma de V abierta a la fosa trocántérica. Además, el trocánter mayor se encuentra más proximal que la cabeza del fémur, un rasgo que posee también *P. (P.) concolor*. En los demás felinos ambas estructuras están al mismo nivel, salvo en *Panthera onca*, donde el trocánter mayor y la cabeza forman un ángulo obtuso, lo cual proyecta a la cabeza totalmente en sentido medial. El trocánter menor se encuentra bien redondeado, similar a *A. jubatus* (también en *L. (On.) geoffroyi* y *L. (On.) pajeros*). En *P. (P.) concolor* es muy agudo. Contrariamente, en *P. (H.) yagouaroundi* el trocánter menor está dividido medialmente por una cresta oblicua. En *L. (L.) pardalis* y *L. (On.) tigrinus* está muy pobremente desarrollado, mientras que en *Panthera onca* también es escaso y de posición medial. En vista proximal, el trocánter menor no es tan prominente como sucede en *P. (H.) yagouaroundi*, pero presenta más desarrollo que *P. (P.) concolor* y *A. jubatus*. En los demás gatos pequeños y en *Panthera onca* el trocánter menor se observa más protuberante en vista proximal. La diáfisis presenta la robustez de *P. (P.) concolor*, mayor a la de *A. jubatus*, *L. (On.) geoffroyi*, *L. (On.) tigrinus*, *L. (On.) pajeros* y *L. (L.) pardalis* pero menor que *P. (H.) yagouaroundi* y mucho menor que *Panthera onca*. La línea aspera se encuentra desarrollada de forma muy similar a *P. (P.) concolor*, mientras que en *P. (H.) yagouaroundi* se encuentra menos marcada (al igual que en los demás felinos chicos, como *L. geoffroyi*, *L. tigrinus*, *L. leopardus*, *L. pajeros*), y es casi inexistente en *A. jubatus*. La fosa intercondiloidea es bien estrecha, comparándose a la de *A. jubatus*, *L. (L.) pardalis*, *L. (On.) geoffroyi*. En *P. (H.) yagouaroundi* es algo más ancha, mientras que en *P. (P.) concolor*, *L. (On.) pajeros*, *L. (On.) tigrinus* y *L. (L.) pardalis* es mucho más ancha que las especies anteriores.

**Figura 13.** Epifisis proximal y parte de la diáfisis de la tibia izquierda de félidos en vistas proximal (I), posterior (II), medial (III), lateral (IV) y anterior (V). **A**, *Puma (Herpailurus) pumoides* (MUFyCA 767); **B**, *P. (H.) yagouaroundi* (MACN 23.173); **C**, *Acinonyx jubatus* (MACN 49.36); **D**, *P. (Puma) concolor* (MACN 24.927); **E**, *Leopardus (Oncifelis) pajeros* (MACN 23176); **F**, *L. (Leopardus) pardalis* (MACN 49.343); **G**, *L. (On.) tigrinus* (CFA-MA-13.072); **H**, *L. (On.) geoffroyi* (MACN 24.212); **I**, *Panthera onca* (MACN 29.911). Referencias: cm, cóndilo medial; cl, cóndilo lateral; ei, eminencia intercondiloidea; si, surco intercondilar; ff, faceta fibular; fpop, fosa poplíteica; lpop, línea poplíteica; tt, tuberosidad tibial; ct, cresta tibial; fat, fosa anterior tibial. Sin escala. / **Figure 13** Proximal epiphysis and part of the shaft of the left tibia of felids in proximal (I), posterior (II), medial (III), lateral (IV) and anterior views (V). **A**, *Puma (Herpailurus) pumoides* (MUFyCA 767); **B**, *P. (H.) yagouaroundi* (MACN 23.173); **C**, *Acinonyx jubatus* (MACN 49.36); **D**, *P. (Puma) concolor* (MACN 24.927); **E**, *Leopardus (Oncifelis) pajeros* (MACN 23176); **F**, *L. (Leopardus) pardalis* (MACN 49.343); **G**, *L. (On.) tigrinus* (CFA-MA-13.072); **H**, *L. (On.) geoffroyi* (MACN 24.212); **I**, *Panthera onca* (MACN 29.911). References: cm, medial condyle; cl, lateral condyle; ei, intercondyloid eminence; si, intercondylar groove; ff, fibular facet; fpop, popliteal fossa; lpop, popliteal line; tt, tibial tuberosity; ct, tibial crest; fat, anterior tibial fossa. Not to scale.



En *Panthera onca* la fosa intercondiloidea es muy estrecha, pero esto se debe a la robustez de los cóndilos articulares. El epicóndilo lateral se encuentra muy marcado y bien sobresaliente externamente. Esta característica es típica de los pequeños gatos, incluyendo *P. (H.) yagouaroundi*, *L. (On.) geoffroyi*, *L. (L.) pardalis*, *L. (On.) tigrinus* y *L. (On.) pajeros*. En *P. (P.) concolor* y *A. jubatus* el epicóndilo lateral casi no se separa del cóndilo en sentido externo, y en *Panthera onca* es imperceptible. El cóndilo medial está dispuesto más distalmente que el cóndilo lateral, un rasgo que también se encuentra en *P. (P.) concolor*, *P. (H.) yagouaroundi*, *L. (On.) geoffroyi* y *L. (On.) pajeros*. En *L. (On.) tigrinus* y *L. (L.) pardalis* ambos cóndilos están al mismo nivel, mientras que en *A. jubatus* y *Panthera onca* el cóndilo lateral se proyecta más distalmente que el cóndilo medial. La tróclea patellar es bien angosta, como se observa en los pequeños gatos *P. (H.) yagouaroundi*, *L. (On.) geoffroyi*, *L. (On.) pajeros*, *L. (On.) tigrinus*, *L. (L.) pardalis*. En *P. (P.) concolor* y *A. jubatus* esta tróclea es bien ancha. En *Panthera onca* también es ancha aunque mucho menos elongada. Casi no existe epicóndilo medial, como en *A. jubatus*. En *P. (P.) concolor* y *P. (H.) yagouaroundi* se observa un pequeño epicóndilo medial, el cual es más marcado en los felinos del linaje del Ocelote, con excepción de *L. (On.) tigrinus*. También es bien marcado en *Panthera onca*.

Tibia. Se conserva sólo la epífisis proximal fragmentada y parte de la diáfisis (figura 13). El cóndilo medial se encuentra completo y presenta una superficie horizontal lisa. La forma de este cóndilo es muy similar a la de *P. (P.) concolor*, *P. (H.) yagouaroundi* y *A. jubatus*, y difiere de los demás felinos chicos donde la superficie es cóncava. En vista proximal se observa que el borde lateral del cóndilo medial es mucho más marcado que en los demás felinos. Este borde constituye el límite medial de la muesca intercondilar, la cual es angosta y elevada proximalmente en relación a los cóndilos. La fosa poplítea es bien profunda con el borde medial más marcado que el borde lateral, como en *P. (H.) yagouaroundi* y *P. (P.) concolor*. En *A. jubatus* apenas se observa una muesca poplítea. En *L. (On.) tigrinus* la muesca poplítea es lisa, mientras que en *L. (On.) geoffroyi*, *L. (On.) pajeros* y *L. (L.) pardalis* se observa una fosa pronunciada. Dentro de esta fosa se observan dos líneas poplíteas bien marcadas y delimitando una estrecha fosa distal. En *P. (H.) yagouaroundi* y *P. (P.) concolor* la línea medial está más marcada que la línea lateral y delimitan entre ellas una fosa más ancha, similar a lo que ocurre en los demás pequeños felinos. Contrariamente, en *A. jubatus* ambas líneas son apenas notorias y delimitan una fosa muy estrecha. El lado lateral de la tibia se encuentra muy fragmentado y no puede observarse el cóndilo lateral, la eminencia intercondiloidea, la faceta fibular y la fosa tibial anterior. En vista proximal se observa una tuberocidad tibial muy poco prolongada anteriormente, como en *P. (H.) yagouaroundi* y *P. (P.) concolor* (también similar a *Panthera onca*). En *A. jubatus* la tuberocidad tibial presenta el mayor desarrollo en sentido anterior. Contrariamente, en los felinos chicos, esta estructura tiene un desarrollo mucho menor a los anteriores. En vista anterior la tuberocidad tibial es grande y muy ancha, como en *P. (P.) concolor* y *Panthera onca*. En *P. (H.) yagouaroundi* y *A. jubatus* es más angosta, como en los pequeños gatos. En vista lateral y medial se observa que la diáfisis es muy ancha, como en *P. (H.) yagouaroundi* y *P. (P.) concolor* (también en *Panthera onca*), mientras que en *A. jubatus* y los demás felinos pequeños la diáfisis es mucho más estrecha.

## Interpretación filogenética y taxonomía

Los análisis moleculares de las relaciones filogenéticas de los Felidae (Johnson *et al.*, 2006) muestran, independientemente del análisis morfológico, la existencia de un linaje filogenético que comprende al guepardo, al puma y al yaguarundí. La comparación morfológica de "*Felis*" *pumoides* no deja duda alguna de que esta especie pertenece al linaje del Puma, ya que

la inmensa mayoría de los caracteres craneanos y postcraneanos descritos anteriormente son compartidos con una o más especies de este linaje. Dentro de este linaje, *Acinonyx* y *Puma* son géneros hermanos. De la comparación morfológica resultó que del 46% de los caracteres compartidos con el linaje del Puma, únicamente con *Acinonyx jubatus* comparte el 22%, mientras el 24% restante lo comparte con esta última y una o las dos especies del género *Puma*. Estos rasgos pueden ser interpretados como simplesiomorfias de todo el linaje del Puma (*Acinonyx* + *Puma*). Del total, el 54% de los caracteres son compartidos con una o ambas especies de *Puma*. Consecuentemente, “*Felis*” *pumoides* es sin duda, un taxón del género *Puma*. Únicamente un 10% de los caracteres son compartidos con *P. (P.) concolor*, mientras que un 22% de los caracteres son compartidos con *P. (H.) yagouaroundi*. De esta forma, estos últimos rasgos pueden ser interpretados como las sinapomorfias entre “*Felis*” *pumoides* y el yaguarundi. Esto indica que “*Felis*” *pumoides* pertenece a la rama del *P. (H.) yagouaroundi* dentro del género *Puma*, y por lo tanto taxonómicamente debe ser tratado como *Puma (Herpailurus) pumoides*:

Clase MAMMALIA Linnaeus, 1758  
 Orden CARNIVORA Bowdich, 1821  
 Familia FELIDAE Fischer von Waldheim, 1817  
 Subfamilia FELINAE Fischer von Waldheim, 1817  
 Género *Puma* Jardine, 1834  
 Subgénero *Herpailurus* Severtzow, 1858

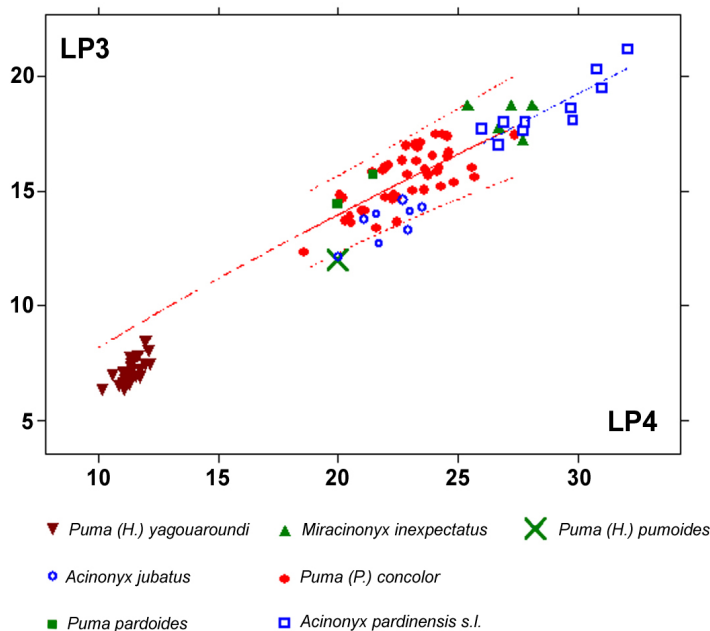
*Puma (Herpailurus) pumoides* (Castellanos, 1958) n. comb.

Holotipo: MUCyFA 767, maxilar izquierdo fragmentado con el canino, P3 y P4 completos y el alvéolo del P2, fragmento de hemimandíbula derecha con parte de los procesos condiloideo y coronoides, región orbitaria del hueso frontal, bula timpánica, epífisis distal de húmero derecho, epífisis proximal de ulna y radio derechos, fragmento de hueso pelviano izquierdo, fémur derecho completo, epífisis proximal de tibia derecha y vértebra lumbar fragmentada (figura 14).

## Comparaciones con taxones fósiles del linaje del Puma de América del Norte y el Viejo Mundo

Para los taxones fósiles de América del Norte conocidos como *Miracinonyx inexpectata* y *Miracinonyx trumani*, el arreglo sistemático de Barnett *et al.*, (2005) coloca a estos taxones en el mismo nodo que *Puma (P.) concolor*. Debido a esto, el uso de *Puma yagouaroundi* para el yaguarundi que se encuentra más basal a los taxones antedichos, nos obliga a tomar la asignación de *Puma inexpectata* y *Puma trumani*, que aquí serán diferenciados con la asignación subgenérica de *Puma (Miracinonyx) inexpectata* y *Puma (Miracinonyx) trumani*. Los restos descritos como “*Felis*” *studerii* Savage (1960) fueron luego asignados a la sinonimia de *Miracinonyx inexpectatus* (Van Valkenburgh *et al.*, 1990). Sin embargo, en este trabajo seguimos las diferencias concluyentes que aportaron Carranza-Castañeda y Miller (1996) para diferenciarlos, por lo cual serán llamados en forma subespecífica como *Puma (Miracinonyx) inexpectata inexpectata* y *Puma (Miracinonyx) inexpectata studerii*. De la misma manera, seguimos las ideas de Spassov (2011) para nombrar a la forma euroasiática con la asignación subgenérica de *Puma (Viretailurus) pardoides*. Finalmente, para las especies fósiles del género *Acinonyx* (i.e. *Acinonyx pardinensis*, *Acinonyx aicha*, *Acinonyx*





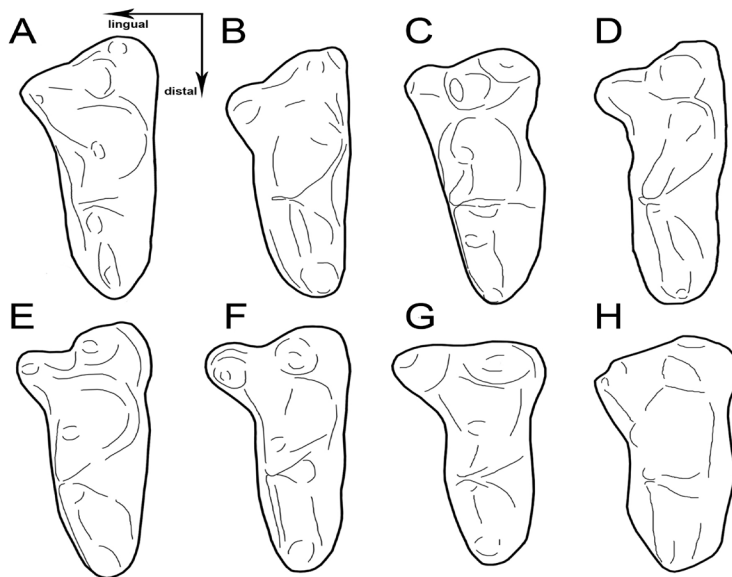
**Figura 14.** Análisis de dispersión entre la longitud del premolar tercero (LP3) y la longitud del premolar cuarto (LP4). Referencias: líneas continua, *Puma (Puma) concolor* en forma de curva de potencia ( $LP3 = 1.363 \times LP4^{0.777}$ ); línea discontinua con intervalos cortos, 95% de límite de confianza de *P. (P.) concolor*; línea discontinua con intervalos largos, extrapolación al rango de *P. (Herpailurus) yagouaroundi*. Las medidas utilizadas para *P. (P.) concolor*, *P. (H.) yagouaroundi*, *P. (H.) pumoides* y *Acinonyx jubatus* se basan en este trabajo; para *P. (Viretailurus) pardoides* de Hemmer *et al.*, (2004); para *P. (Miracinonyx) inexpectata* de Kurtén (1976) y Van Valkenburgh *et al.*, (1990); y para *A. pardinensis s.l.* de este trabajo y de varias referencias (Ficcarelli, 1984, Geraads 1997, Hemmer 2001, Qiu *et al.*, 2004). / **Figure 14.** Scatter plot P3 length (LP3) against P4 length (LP4). References: continuous line, *Puma (Puma) concolor* power curve fit ( $LP3 = 1.363 \times LP4^{0.777}$ ); short dashed lines, 95% confidence limit of *P. (P.) concolor*; long dashed line, extrapolation to the *P. (Herpailurus) yagouaroundi* range. The measurements used for *P. (P.) concolor*, *P. (H.) yagouaroundi*, *P. (H.) pumoides* and *Acinonyx jubatus* is based in this work; for *P. (Viretailurus) pardoides* from Hemmer *et al.*, (2004); for *P. (Miracinonyx) inexpectata* from Kurtén (1976) and Van Valkenburgh *et al.*, (1990); and for *A. pardinensis s.l.* from this work and several references (Ficcarelli, 1984, Geraads 1997, Hemmer 2001, Qiu *et al.*, 2004).

*arvernensis*, etc.) se considera la revisión de Hemmer *et al.*, (2011), por lo cual serán nombradas como *Acinonyx pardinensis sensu lato*.

Los taxones fósiles de América del Norte y del Viejo Mundo, *Puma (Miracinonyx) spp.*, *P. (V.) pardoides* y *A. pardinensis s.l.*, son conocidos por numerosos ejemplares representados mayoritariamente por restos craneodentarios (Savage, 1960; Kurtén, 1976; Van Valkenburgh *et al.*, 1990; Carranza-Castañeda y Miller, 1996; Morgan y Seymour, 1997; Hemmer *et al.*, 2004; 2008; 2011; Madurell-Malapeira *et al.*, 2010; Cherin *et al.*, 2013, entre otros). Sin embargo, en varios trabajos han sido descrito ejemplares con restos postcraneanos muy completos (Martín *et al.*, 1977; Van Valkenburgh *et al.*, 1990; Hemmer, 2001; Madurell-Malapeira *et al.*, 2010; Hemmer *et al.*, 2011). Debido a esto es posible comparar varios restos de los descritos en este trabajo con los taxones antedichos. Con respecto a los caracteres dentarios, en *A. pardinensis s.l.*: *A. aicha* Geraads 1997 existe la característica única de presentar el P3 tan cercano al canino que no queda espacio para un P2 (en el ejemplar AaO-929 de Geraads, 1997), incluso existe un diastema muy pequeño, aunque en el ejemplar tipo (AaO-1456) se observa un diastema más elongado, similar a *A. pardinensis sensu stricto*. En *A. pardinensis s.l.* la situación es variable ya

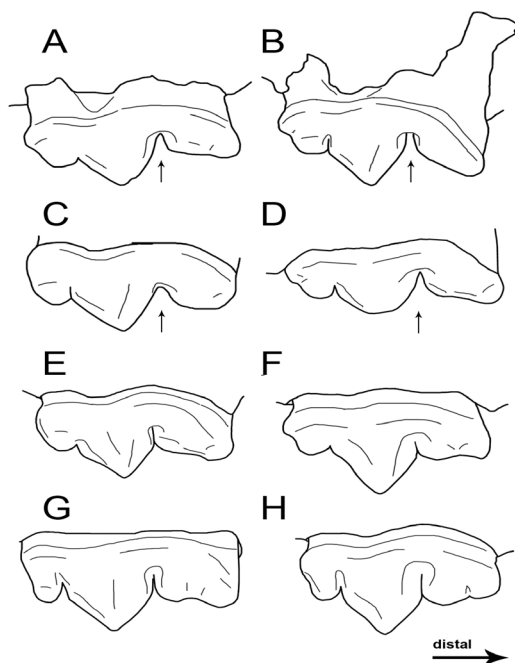
que hay algunos ejemplares sin P2 (Geraads, 1997) y sólo con el pequeño diastema, mientras que otros poseen un P2 similar a *A. jubatus* y sin diastema (Viret, 1954). En *P. (M.)* spp. y *P. (V.) pardoides* (como en *P. (P.) concolor* y *A. jubatus*) existe un P2 en el medio entre el canino y el P3, donde casi no hay diastemas (Savage, 1960; Van Valkenburgh *et al.*, 1990). Finalmente, en *P. (H.) pumoides* el P2 es pequeño y deja un pequeño espacio adelante y atrás (como en *P. (H.) yagouaroundi*). La oquedad palatina entre el P4 y el M1, donde se aloja el protoconido del m1, en *P. (H.) pumoides* es amplia, como en todas las especies de *Acinonyx*, en *P. (H.) yagouaroundi* y en *P. (M.) inexpectata inexpectata* (Viret, 1954; Savage, 1960; Geraads, 1997). En *P. (V.) pardoides* es más pequeña (como en *P. (P.) concolor*) (Viret, 1954; Hemmer, 1965; Morgan y Seymour, 1997). Sin embargo, es importante aclarar, que en los ejemplares actuales puede observarse que este rasgo puede variar dependiendo de la edad del individuos y el uso de los dientes carnívoros, que incluso pueden llegar a perforar el hueso.

El canino de *P. (H.) pumoides* es tan grande como el del puma actual. La relación LC/LP4 es de 0,60, cuando en *P. (P.) concolor* la media corresponde a 0,61 (datos de Kurtén, 1976; Van Valkenburgh *et al.*, 1990). El taxón del Plioceno Tardío-Pleistoceno Temprano *P. (M.) inexpectata* poseía caninos algo más pequeños, con valores entre 0,53 y 0,58 (Kurtén, 1976; Van Valkenburgh *et al.*, 1990). Según las medidas aportadas por Seymour (1999), *P. (H.) yagouaroundi* presenta caninos mucho más pequeños, con una relación media de 0,43 (min-max: 0,38-0,48).



**Figura 15.** P4 izquierdo en vista oclusal de felinos del linaje del Puma. **A**, *Puma (Herpailurus) pumoides* (basado en MUFyCA 767); **B**, *Acinonyx jubatus* (basado en MACN 29.891); **C**, *A. pardinensis arvernensis* (basado en NMB V.J. 132); **D**, *A. aicha / A. pardinensis s.l.* (basado en AaO-929, modificado de Geraads, 1997); **E**, *P. (H.) yagouaroundi* (basado en MACN 23.173); **F**, *P. (Puma) concolor* (basado en MACN 20.629); **G**, *P. (Viretailurus) pardoides* (basado en MHNL SV.97.020, modificado de Argant, 2004); **H**, *P. (Miracinonyx) inexpectata studeri* (basado en W.T.563, modificado de Savage, 1960). Sin escala. / **Figure 15.** Left P4 of felids of the Puma lineage in occlusal view: **A**, *Puma (Herpailurus) pumoides* (based in MUFyCA 767); **B**, *Acinonyx jubatus* (based in MACN 29.891); **C**, *A. pardinensis arvernensis* (based in NMB V.J. 132); **D**, *A. aicha / A. pardinensis s.l.* (based in AaO-929, modified from Geraads, 1997); **E**, *P. (H.) yagouaroundi* (based in MACN 23.173); **F**, *P. (Puma) concolor* (based in MACN 20.629); **G**, *P. (Viretailurus) pardoides* (based in MHNL SV.97.020, modified from Argant, 2004); **H**, *P. (Miracinonyx) inexpectata studeri* (based in W.T.563, modified from Savage, 1960). Not to scale.

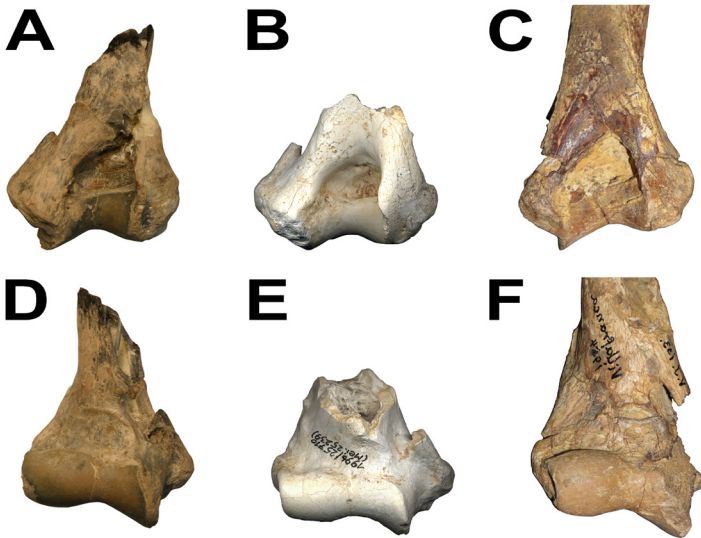
Respecto a la relación AC/LC es de 0,83 en *P. (H.) pumoides*, lo que muestra un canino con proporciones dentro de la variabilidad de *P. (P.) concolor* (media: 0,81, datos de Van Valkenburgh *et al.*, 1990), como también de *P. (M.) inexpectata* (0,78-0,83; Kurtén, 1976, Van Valkenburgh *et al.*, 1990), mientras que el yaguarundi tiene caninos más delgados (media: 0,72, mín-máx: 0,65-0,80) (ver Apéndice 2).



**Figura 16.** P4 izquierdo en vista labial de felinos del linaje del Puma. **A**, *Puma (Herpailurus) pumoides* (basado en MUFyCA 767); **B**, *P. (Miracinonyx) inexpectata studeri* (basado en W.T.563, modificado de Savage, 1960); **C**, *P. (Viretailurus) pardoides* (basado en MHNL QSV.136, modificado de Hemmer, 1965); **D**, *Acinonyx pardinensis arvensis* (basado en NMB V.J.132); **E**, *P. (Puma) concolor* (basado en MACN 36.614); **F**, *P. (H.) yagouaroundi* (basado en MACN 50.104); **G**, *A. aicha / A. pardinensis s.l.* (basado en AaO-1456, modificado de Geraads, 1997); **H**, *A. jubatus* (basado en MACN 29.891). Las flechas indican el espacio entre el paracono y el metacono. Sin escala / **Figure 16.** Left P4 of felids of the Puma lineage in labial view. **A**, *Puma (Herpailurus) pumoides* (based in MUFyCA 767); **B**, *P. (Miracinonyx) inexpectata studeri* (based in W.T.563, modified from Savage, 1960); **C**, *P. (Viretailurus) pardoides* (based in MHNL QSV.136, modified from Hemmer, 1965); **D**, *Acinonyx pardinensis arvensis* (based in NMB V.J.132); **E**, *P. (Puma) concolor* (based in MACN 36.614); **F**, *P. (H.) yagouaroundi* (based in MACN 50.104); **G**, *A. aicha / A. pardinensis s.l.* (based in AaO-1456, modified from Geraads, 1997); **H**, *A. jubatus* (based in MACN 29.891). The arrows indicate the space between the paracone and metacone. Not to scale.

En relación con la longitud del P4, el P3 es mucho más corto en *P. (H.) yagouaroundi* que en *P. (P.) concolor*, como lo estableció por primera vez Glass y Martin (1978) afirmando que “el puma tiene caninos bien redondos y un largo P3, mientras que el yaguarundi presenta delgados caninos y un corto P3”. En *P. (H.) pumoides* los valores están justo por fuera del 95% de límite de confianza de *P. (P.) concolor*, como continuación de la dispersión de *P. (H.) yagouaroundi*. Los pumas del Plioceno-Pleistoceno Temprano de América del Norte y Eurasia (*P. (M.) inexpectata*, *P. (V.) pardoides*) tienden a presentar un P3 más largo que la media de los pumas del Pleistoceno Tardío-Holoceno (*Puma (P.) concolor*), contrastando fuertemente con *P. (H.) pumoides*. En síntesis, el P3 es esencialmente como el del actual puma, aunque en *P. (H.) pumoides* es sustancialmente más corto en comparación con el P4 (figura 14). Sin embargo, es el P4 el que presenta muchos

rasgos peculiares. El protocono está ubicado más posteriormente que cualquier otro felino relacionado a los pumas, acercándose a *Acinonyx* (ver figura 15) y existe una cresta que corre desde la punta del mismo hasta la punta del paracono. En vista oclusal, el margen anterior del P4, desde el parastilo hasta el protocono, se ubica mucho más oblicuo que en *P. (P.) concolor*, y también contrasta fuertemente con el diente carnívor de *P. (V.) pardoides* (Hemmer *et al.*, 2004). Estos rasgos son en general más similares a *P. (M.) inexpectatus studeri* (Savage, 1960) y a *P. (H.) yagouaroundi* (ver figura 15E y 15H). En *P. (V.) pardoides* y *P. (M.)* spp. el protocono se ubica a nivel frontal en el P4, muy cercano al parastilo (como en *P. (P.) concolor* y *P. (H.) yagouaroundi*) (Savage, 1960; Geraads, 1997; Morgan y Seymour, 1997; Argant, 2004; Cherin *et al.*, 2013). Sin embargo, en *A. jubatus* esta condición es inversa, como en *P. (H.) pumoides* (Salles, 1992). En *A. pardinensis* s.s. la condición es intermedia y el protocono está algo reducido, aunque menos que *A. jubatus* (Viret, 1954; Argant, 2004; Christiansen y Mazák, 2009). El metastilo-metacono es muy corto en relación a la longitud del diente, y una muesca muy ensanchada separa al metacono del paracono (figura 16). En *P. (M.) inexpectata studeri* (Savage, 1960) existe una condición muy similar a *P. (H.) pumoides*, incluso mostrando el mismo desarrollo del metacono y metastilo (Savage, 1960). Esta característica está presente en *P. (V.) pardoides* y *A. pardinensis* s.l. (Viret, 1954; Hemmer, 1965; Geraads, 1997; Argant, 2004; Cherin *et al.*, 2013), aunque con menos desarrollo, y se encuentra ausente en otros ejemplares de *A. pardinensis* y en *P. (M.)* spp. (Viret, 1954; Van Valkenburgh *et al.*, 1990; Sotnikova *et al.*, 2002; Argant, 2004; Spassov, 2011).



**Figura 17.** Comparación de la epífisis distal de húmero derecho de taxones fósiles del linaje del Puma. Referencias: **A, D,** *Puma (Herpailurus) pumoides* (MUFyCA 767); **B, E,** *P. (Viretailurus) pardoides* (IQW 1996/25 710 (Mei.25 239) (Fotos: cortesía del Senckenberg Research Institute, Research Station of Quaternary Palaeontology, Weimar); **C, F,** *Acinonyx pardinensis* (NMB StV 133). Sin escala. / **Figure 17.** Comparison of the distal epiphysis of right humerus of fossil taxa of the Puma lineage. References: **A, D,** *Puma (Herpailurus) pumoides* (MUFyCA 767); **B, E,** *P. (Viretailurus) pardoides* (IQW 1996/25 710 (Mei.25 239) (Photos: Senckenberg Research Institute, Research Station of Quaternary Palaeontology, Weimar); **C, F,** *Acinonyx pardinensis* (NMB StV 133). Not to scale.

En cuanto al post-cráneo, son muchos los restos de felinos del linaje del Puma que han sido descritos con restos poscraneos. Sin embargo, la mayor parte de ellos son restos aislados.

dos, por lo cual la comparación es muy parcial. Comparando la anatomía de la epífisis distal del húmero de *P. (H.) pumoides* con otros húmeros bien determinados, puede observarse que presenta una gran similitud con *P. (V.) pardoides* (figura 17). La fosa olecraneana de *P. (H.) pumoides* es bien diferente de *P. (P.) concolor* en su tamaño y forma, pero se parece mucho a la de *P. (H.) yagouaroundi*, en que presenta un tamaño pequeño, de forma bien redondeada y profunda. Estos tres rasgos también están en el ejemplar de *P. (V.) pardoides* de Alemania (IQW 1996/25719/Mei. 25248). Adicionalmente, la forma de la troclea y el capítulo, y las proporciones de los ectepicóndilo y entepicóndilo son llamativamente muy similares entre *P. (V.) pardoides* y *P. (H.) pumoides*. En *A. pardinensis s.l.*, la epífisis distal del húmero parece ser más similar a *P. (P.) concolor* y *A. jubatus*, ya que presenta una fosa olecraneana más amplia y de forma triangular, con ectepicóndilo y entepicóndilo poco marcados, y las facetas radial y coronoidea son muy disímiles entre sí (figura 17).

Sin embargo, existen diferencias métricas marcadas entre estas últimas especies (ver tabla 2).

Especie	Relación	Fuente
<i>Puma concolor</i>	0.67 (Holoceno: n = 16) 0.69 (Holoceno: n = 9) 0.68 - 0.73 (Rancholabrense, n = 9)	MORGAN y SEYMOUR 1997 VAN VALKENBURGH <i>et al.</i> , 1990 KURTÉN 1976
<i>Puma yagouaroundi</i>	0.77	este trabajo
<i>Puma pumoides</i>	0.68	este trabajo
<i>Puma inexpectata</i>	0.67 - 0.72 (n = 5)	KURTÉN 1976, VAN VALKENBURGH <i>et al.</i> , 1990, MORGAN y SEYMOUR 1997
<i>Puma pardoides</i>	0.55 - 0.60 (n = 4)	HEMMER 2001, ARGANT 2004 (ver HEMMER <i>et al.</i> , 2011:2711), MADURELL-MALAPEIRA <i>et al.</i> , 2010
<i>Acinonyx jubatus</i>	0.73 (n = 6)	VAN VALKENBURGH <i>et al.</i> , 1990
<i>Acinonyx pardinensis s.l.</i>	0.72 - 0.75	HEMMER <i>et al.</i> , 2011, este trabajo

**Tabla 2.** Relación entre el diámetro anteroposterior (LDHum) y el diámetro mediolateral (ADHum) de la epífisis del húmero. / **Table 2.** Relationship between the anteroposterior diameter (LDHum) and mediolateral diameter (ADHum) of the epiphysis of the humerus.

El fémur de *P. (H.) pumoides* tiene casi el mismo tamaño que el de *P. (V.) pardoides* de Saint-Vallier, Francia (NMB St.V.161.851) (2 Ma AP), el cual presenta las siguientes medidas: Lfem= 209,6 (*P. pumoides*=212,2); APxFem= 42,6 (*P. pumoides*= 41); ADiaFem= 16,4 (*P. pumoides*= 16,4); LDiaFem= 14,2 (*P. pumoides*= 15,4); ADFem= 39,7 (*P. pumoides*= 38,4); LDFem= 38,2 (*P. pumoides*= 38,2) (Argant, 2004) (ver Apéndice 3). Estas medidas son mucha más pequeñas a las de cualquier fémur publicado para un puma actual adulto. Sin embargo, *P. (H.) pumoides* parece tener la misma proporción entre el tamaño del cráneo y la longitud del fémur que el puma actual. La longitud de la serie dentaria superior de *P. (H.) pumoides* es un 23,6% de la longitud del fémur, como ocurre en *P. (P.) concolor* (23,5-23,9%). *P. (H.) yagouaroundi* tiene un fémur comparativamente más corto, ya que presenta valores entre 24 y 25,5%, lo que indica un cambio en las proporciones corporales.

## Estimación de la masa corporal e inferencias biológicas

Siguiendo las propuestas de Hemmer (2001, 2004) se calculó la masa corporal de *P. (H.) pumoides* a través de la siguiente regresión:

$$\log MC = 3.342 \log \text{ADiaFem} - 2.569$$

Donde MC es el valor en kilogramos de la masa corporal. A través del análisis de las medidas tomadas en distintos ejemplares de *P. (H.) pumoides*, *P. (H.) yagouarundi*, *P. (P.) concolor*, *P. (V.) pardoides* y *A. jubatus* se pudieron realizar diferentes inferencias. El diámetro transversal (medio-lateral) de la diáfisis del fémur (ADiaFem) de *P. (H.) pumoides* indica una masa corporal aproximada de 30 kgs. La misma medida correspondiente al húmero no pudo tomarse debido a lo fragmentario del material. Sin embargo, se utilizaron medidas de diámetro medio-lateral y anteroposterior (ADHum y LDHum, respectivamente) de la epífisis distal del húmero de los géneros *Puma* y *Acinonyx* (tomadas de los ejemplares consultados y de datos bibliográficos previos) para obtener los radios correspondientes (obtenidos de la relación LDHum/ADHum) y compararlos con las medidas obtenidas en *P. (H.) pumoides*. En *P. (P.) concolor*, *P. (M.) inexpectata* y *P. (H.) pumoides* se obtuvieron relaciones entre ADHum y LDHum muy similares, dando una epífisis distal del húmero de proporciones más o menos equidimensionales (en un intervalo entre 0,67 y 0,72). En *P. (V.) pardoides* esta cifra es mucho menor (intervalo entre 0,55 y 0,60) evidenciando una epífisis distal mucho más plana y ancha en sentido medio-lateral. En *P. (H.) yagouarundi*, *A. jubatus* y *A. pardinensis* se observaron radios más altos (>0,72) evidenciando una epífisis distal de dimensiones contrarias a las de *P. (V.) pardoides*, es decir, más angostas en sentido medio-lateral y mayores en sentido anteroposterior (tabla 2). Bajo el supuesto de que los valores del diámetro medio-lateral del húmero (ADiaHum) son comparables proporcionalmente a los radios obtenidos para la epífisis distal del húmero, se realizó una extrapolación de los mismos para calcular la masa corporal de *P. (H.) pumoides*, utilizando la siguiente regresión:  $\log MC = 2,886 \log \text{ADiaHum} - 1.910$  (Hemmer, 2001).

Así, se obtuvieron valores de entre 20 y 25 kgs. Finalmente, se utilizaron medidas tomadas del maxilar para obtener un tercer acercamiento. La longitud de la serie dentaria superior (LSD) de *P. (H.) pumoides* es igual al valor más bajo encontrado en *P. (P.) concolor*. La masa corporal más baja encontrada en pumas de Arizona resultó en algo más de 20 kgs. (ver Young y Goldman, 1946: tabla 3). Asumiendo las tres estimaciones aquí realizadas puede estimarse que la masa corporal de *P. (H.) pumoides* habría sido de alrededor de 25 kgs.

Estos análisis permiten deducir algunas cuestiones referidas a la biología del felino estudiado. Teniendo en cuenta una masa de alrededor de 25 kgs según lo expresado más arriba, es de suponer que el antiguo yaguarundi *P. (H.) pumoides* podía tener una dieta amplia. En general los félidos de más de 25 kilogramos depredan sobre presas más grandes, los félidos de 15 kgs o menos basan su dieta en presas más pequeñas, mientras que los félidos que se encuentran en el intervalo de 15 a 25 kgs, pueden consumir una mezcla de presas más pequeñas, medianas y más grandes, lo cual no sólo está determinado por el tamaño del depredador, sino también por sus proporciones corporales (Meachen-Samuels y Van Valkenburgh, 2009 a, b).

Una masa de alrededor de 25 kg para el taxón estudiado aquí nos permite hacer algunas inferencias sobre su biología usando ecuaciones de predicción (Hemmer, 2004; 2007). Para determinar la masa de la principal presa en la que se enfocaría *P. (H.) pumoides* podemos utilizar la siguiente ecuación:

$$\log \text{MPP} = 1.917 \log MC - 1.710$$

Donde MPP es la masa de la presa principal. Esta ecuación arrojó un resultado de aproximadamente 10 kgs. En base a esto podemos decir que *P. (H.) pumoides* basaba su dieta en presas que podían estar en un intervalo de entre 1 y 20 kg, aunque con alguna ingesta de presas mayores ocasionalmente. Estos valores son similares a los calculados para algunos gatos fósiles del viejo mundo, como *Lynx issiodorensis* y *P. (V.) pardoides* (Hemmer, 2004). Teniendo en cuenta la fauna conocida para los que presentamente serían los mismos niveles donde se encontró el felino, es evidente que el mismo presentaba una amplia variedad de presas, que podían variar entre roedores Caviomorpha de pequeño tamaño (e.g. *Orthomyctera brocherense* de entre 1,5 y casi 10 kg, Perez, 2010), mamíferos de tamaño medio (*Eutatopsis* sp.), e incluso mamíferos de tamaño bastante mayor (*Plaina brocherense*, etc.). Otros mamíferos de la misma fauna estarían por fuera del tamaño de presas, como *Paedotherium*, *Palaeocavia*, *Microcavia* los cuales podrían tener una masa media de menos de 1 kg (Perez, 2010), o también *Nonotherium benningi*, *Nopachthus coagmentatus*, *Propanochthus bullifer* y *Protohydrocoerus* sp., los cuales podrían haber superado los 100 kgs.

## Discusión

La comparación de *P. (H.) pumoides* con los demás félidos de América del Sur y con los félidos del linaje del Puma de América del Norte y del Viejo Mundo, muestra que esta especie posee numerosos caracteres plesiomórficos del linaje del Puma. Estas características se encuentran presentes en taxones del Plioceno de América del Norte y Eurasia (ver más arriba), lo que podría evidenciar una relación temporal con los mismos y su procedencia pliocénica, constituyendo el registro más antiguo de un Felinae (y del linaje del Puma) en América del Sur. Sin embargo, debido a que los niveles estratigráficos de donde provienen los restos del holotipo no se encuentran expuestos y son inaccesibles debido a que se encuentran sumergidos por la presencia del Embalse Los Molinos, es imposible asignar a *P. (H.) pumoides* al Plioceno de manera concreta, y sólo puede presentarse esta asignación de forma hipotética, hasta que nuevos restos puedan esclerocer el biocron de esta especie. En trabajos recientes se han discutido las procedencias de los felinos más antiguos de América del Sur. Entre los Machairodontinae, todavía es controvertida la asignación temporal de "*Smilontidium riggsi*" Kraglievich, 1948 (ver Prevosti y Pomí, 2007). Dentro del linaje del Ocelote, "*Felis*" *vorobuensis* Berta 1983 y *L. colocolo* serían los taxones más antiguos de América del Sur, provenientes del Ensenadense (Pleistoceno Temprano a Medio) de la Región Pampeana (Prevosti, 2006a). Posteriormente aparecen registros de *L. (On.) geoffroyi*, *L. (On.) tigrinus* y *L. (L.) wiedii* en las edades Bonaerense (Pleistoceno Medio) y Lujanense (Pleistoceno Tardío) de Argentina y Brasil (Prevosti, 2006a; Castro y Langer, 2011). Por el lado de los Felinae del linaje del Puma, Hoffstetter (1963; 1986) asignó los restos de *P. (H.) yagouaroundi* hallados en Tarija, a la Edad "Ensenadense". Sin embargo, la procedencia geográfica y estratigráfica de esos restos es muy poco precisa y el material no posee ningún rasgo que permita su asignación a este taxón (Seymour, 1999; Prevosti, 2006a). En numerosas contribuciones recientes, se ha comprobado que existen columnas estratigráficas de intervalos de tiempo largo en Tarija, desde el Ensenadense tardío (~1 Ma BP; MacFadden, 2000) hasta el Lujanense Tardío (MacFadden, 2000; Coltorti *et al.*, 2007; Zurita *et al.*, 2009; Tonni *et al.*, 2009), por lo cual no puede asignarse este material a un intervalo de tiempo particular. Finalmente, Prevosti (2006a) asigna a *Herpailurus* un registro por lo menos desde el Bonaerense (Pleistoceno Medio). Por otro lado, *P. (P.) concolor* presenta numerosos registros en el Pleistoceno Tardío de la Región Pampeana, Ecuador, Bolivia y Brasil (Lund, 1839; Ameghino, 1889; Hoffstetter, 1952; 1986; Berman, 1994) y existen registros dudosos del Ensenadense de la Región Pampeana (Soibelzon *et al.*, 2008).

Tanto en América del Norte, Europa, Asia y África, aparecen registros pliocénicos de taxones del linaje del Puma. *P. (H.) pumoides* podría ser el primer taxón reconocido para el Plioceno Tardío de América del Sur.

Sobre las relaciones filogenéticas entre los taxones del linaje del Puma. En numerosos trabajos recientes se ha establecido que las especies actuales *A. jubatus*, *P. (P.) concolor* y *P. (H.) yagouaroundi* constituyen un grupo monofilético, a través de evidencia molecular (Johnson *et al.*, 2006). Se ha calculado que el tiempo de divergencia entre *P. (P.) concolor* y *P. (H.) yagouaroundi* sería de aproximadamente 4,2 Ma AP, antes de que finalizara el surgimiento del Istmo de Panamá (entre los 3 y 4 Ma BP, sensu Coates y Obando, 1996), por lo que se cree que habrían divergido en América del Norte y de forma independiente habrían colonizado América del Sur (Eizirik, 2012). Teniendo en cuenta el intervalo de credibilidad del 95% dado para el fechado de Johnson *et al.*, (2006) el tiempo de divergencia podría extenderse hasta los 3,2 Ma AP, tiempo en el cual ya habría comenzado el proceso de dispersión a través del Istmo de Panamá. En consecuencia, *P. (H.) pumoides* habría evolucionado en el transcurso de esa primera dispersión, originando la rama del subgénero *Herpailurus* en América del Sur. Sin embargo, otra opción podría ser que una sola especie presente en América del Norte haya invadido América del Sur durante el Plioceno, para posteriormente divergir en América del Sur (Eizirik, 2012). Un posible ancestro de toda la rama del género Puma sudamericana podría ser *P. (M.) inexpectata studei*, considerando que este taxón era el único que se encontraba en ese momento en América Central (México) y América del Norte (Carranza-Castañeda y Miller, 1996). Posiblemente la divergencia entre *Acinonyx* y las restantes ramas dentro del linaje del Puma, surgió en algún lugar de Eurasia o África, dando como primeros descendientes las diferentes especies de chitas del Plioceno (*Acinonyx aicha*, *A. pardinensis*, etc.). Sobre la separación de las ramas de *Miracinonyx* y *Puma* no hay todavía una evidencia concluyente, ya que Barnett *et al.*, (2005) proveen un tiempo de divergencia para este nodo de 3,2 Ma AP, tiempo en el que ya se encontraban ambas américas en contacto. Además, hay que tener en cuenta que el análisis efectuado por Johnson *et al.*, (2006) para el *yagouaroundi* se basa principalmente en secuencias de ADN nuclear, mientras que el ADN mitocondrial no aportó resultados convincentes; y por otro lado, Barnett *et al.*, (2005) analizaron a *P. (M.) trumani* con secuencias de ADN mitocondrial. De esta forma, estos dos trabajos moleculares no son totalmente contrastables entre sí. Incluso, el primer *P. (P.) concolor* de América del Norte corresponde al Pleistoceno Medio (Kurtén, 1965), momento en cual también se lo registra en América del Sur (Berman, 1994). De esta forma, es evidente que aun falta mucho por conocer acerca de donde y cuando se originó la especie *P. (P.) concolor*. Teniendo en cuenta que *P. (V.) pardoides* ya aparece en el Plioceno Medio de África y Eurasia, es posible que el género *Puma* se haya originado en el Viejo Mundo.

## Conclusiones

El felino descrito por Castellanos (1958a) llamado “*Felis*” *pumoides* es reubicado en la nueva combinación *Puma (Herpailurus) pumoides*. Los rasgos craneanos y post-craneanos que posee el espécimen descrito fueron comparados con todos los felinos sudamericanos y con *Acinonyx jubatus* concluyendo que posee un gran parecido a la especie actual *Puma (Herpailurus) yagouaroundi*, con algunos rasgos compartidos además con *Puma (Puma) concolor* y *Acinonyx jubatus*. La presencia de un protocono distal respecto al extremo del P4 y un espacio amplio entre el paracono y el metacono en el P4 permiten comparar este espécimen con taxones de fines del Plioceno de Eurasia y África, lo que estaría mostrando rasgos plesiomórficos en *P.*



(*H.*) *pumoides*. Asimismo, la comparación de los restos poscraneanos con todas las especies de félidos de América del Sur permitió determinar que existe una gran cantidad de rasgos únicos de este taxón, demostrando la validez del mismo. Debido a la fauna asociada y a numerosos trabajos posteriores (Cruz *et al.*, 2010; Cruz, 2011; 2013) es posible afirmar que el “horizonte Brocherense” posee niveles que abarcan desde el Mioceno Tardío hasta el Plioceno Tardío y quizás el Pleistoceno Temprano. Con el hallazgo de futuros materiales de *P. (H.) pumoides* podría comprobarse su procedencia temporal, y quizás esta especie podría constituir el registro más antiguo de la subfamilia Felinae y del Linaje del Puma en América del Sur. Adicionalmente, los rasgos sinplesiomórficos y sinapomórficos que presenta *P. (H.) pumoides*, ayudan a evidenciar su asignación como una especie diferente a las demás del linaje del Puma, y afín a la especie actual *P. (H.) yagouaroundi*. Esta afinidad podría estar evidenciando que el linaje de *Herpailurus*, se originó en América del Sur antes del Pleistoceno.

## Agradecimientos

Los autores deseamos expresar un cordial agradecimiento a los curadores y personal involucrado en las colecciones consultadas, en especial a Lucía Rangone, Fatima Solomita y Silvia Cornero (Museo Universitario Florentino y Carlos Ameghino, Universidad Nacional de Rosario, Rosario, Argentina), David Flores, Valentina Segura y Sergio Lucero (Sección Mastozoología, Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Ciudad Autónoma de Buenos Aires, Argentina), Manuel Sosa y Marcelo Reguero (División Paleontología de Vertebrados, Museo de La Plata, La Plata, Argentina), Itatí Olivares y Diego Verzi (Sección Mastozoología, División Zoología de Vertebrados, Museo de La Plata, La Plata, Argentina), Sergio Bogan (Fundación de Historia Natural “Félix de Azara”, Ciudad Autónoma de Buenos Aires, Argentina), Fernando Scaglia y Alejandro Dondas (Museo Municipal de Ciencias Naturales de Mar del Plata “Lorenzo Scaglia”, Mar del Plata, Argentina), Victor Pacheco (Museo de Historia Natural, Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Lima, Perú), Lilian Villalba (Museo Nacional de Historia Natural, La Paz, Bolivia), Soraya Barrera Maure (Colección Boliviana de Fauna, La Paz, Bolivia), Martín Schneider (Natural History Museum, Basel, Suiza). Además, deseamos expresar un gran agradecimiento por diferentes ayudas proporcionadas durante el transcurso de este trabajo a Federico Agnolin, Anyelen Godoy, Adriel Gentil, Mauro Aranciaga Rolando, Sebastian Rozadilla, Matias Motta. Uno de los autores (H.H.) desea expresar un cordial agradecimiento al Prof. Dr. Ralf-Dietrich Kahlke (Senckenberg Research Institute, Research Station of Quaternary Palaeontology, Weimar) por distintas ayudas. Finalmente, deseamos expresar un cordial agradecimiento a nuestras familias y amigos por el apoyo logístico y anímico durante el trabajo.

## Apéndices

**Apéndice 1.** Materiales examinados de Felidae actuales, depositados en las colecciones detalladas en Materiales y Métodos. Adicionalmente se consultaron materiales disponibles online en las siguientes colecciones:

DKY, Department of Anatomy, Dokkyo University School of Medicine; ILF: Institute for Live Fossils (disponible online en <http://1kai.dokkyomed.ac.jp/mammal/en/family/felidae.html>, acceso online: 03/12/2013).

UMMZ, University of Michigan Museum of Zoology o MSU, Michigan State University Museum (disponible online en <http://animaldiversity.org>. Acceso online: 03/12/2013).

*Leopardus (OnCIFelis) geoffroyi*: MACN 23.455, MACN 34.335, MACN 24.489, MACN 22.933, MACN 23.619, MACN 24.212, CFA 6149, CFA 5049, CFA 6336, CFA 10882, CFA-MA 12836, MLP-Ma 27.XII.01.21, MLP-Ma 1716, MLP-Ma 2008, MLP-Ma 724, MLP-Ma 1995, MLP-Ma 742, MLP-Ma 1303, MLP-Ma 675, MLP-Ma 1999, MLP-Ma 1301, MLP-Ma 1294, MLP-Ma 680, MLP-Ma 6.VIII.98.4, MLP-Ma 27.XII.01.16, MLP-Ma 17.XII.01.7, MLP-Ma 8-IX-98-2, MLP-Ma 1998, MLP-Ma 1034, MLP-Ma 9.X.92.1, MLP-Ma 27.XII.01-20, MLP-Ma 27.XII.01-21, MLP-Ma 27.XII.01-22, MLP-Ma 3.XII.02.31, MLP-Ma 20.V.02.3, MLP-Ma 20.V.02.1, MLP-Ma 1996, MLP-Ma 27.XII.01.17, MLP-Ma 27.XII.01.18, MLP-Ma 1884, MLP-Ma 2010, UMMZ 146504, DKY 2806.

*Leopardus (OnCIFelis) guigna*: MACN 16.418, MLP-Ma 1297, UMMZ 2116.

*Leopardus (OnCIFelis) braccatus*: MACN 22.930.

*Leopardus (OnCIFelis) pajeros*: MACN 23.176, MACN 25.25, CFA 4240, CFA 5646, CFA 9272, MLP-Ma 1913.

*Leopardus (OnCIFelis) tigrinus*: MACN 22.842, CFA-MA-13072, CFA 8338, CFA 5391, UMMZ 64041.

*Leopardus (Leopardus) pardalis*: MACN 49.343, MACN 23.690, MACN 13.464, CFA 5511, CFA 8803, CFA 7552, CFA 6130, CFA 6321, CFA 6097, CFA 8333, CFA 8332, CFA 7551, CFA 6148, CFA 5368, CFA-MA 13073, MLP-Ma 265, MLP-Ma 759, MLP-Ma 1544, MLP-Ma 746, MLP-Ma 484, MLP-Ma 747, MLP-Ma 1298, MLP-Ma 1292, MLP-Ma 1589, MLP-Ma 1304, MLP-Ma 733, MLP-Ma 734, UMMZ 79533, DKY 2663

*Leopardus (Leopardus) wiedi*: MACN 50.97, MACN 23.694, CFA 5490, CFA 8804, CFA 8335, CFA 6323, CFA 5512, CFA-MA 13103, MLP-Ma 1997, UMMZ 126123.

*Puma (Herpailurus) yagouaroundi*: MACN 23.173, MACN 16.8, MACN 24.520, MACN 18.7, MACN 42.372, MACN 47.372, MACN 50.103, MACN 50.104, MACN 52.59, MACN 17.254, MACN 23.661, MACN 50.555, MACN 36.11, CFA-MA 13101, CFA-MA 13098, CFA-MA 13105, CFA 10539, CFA 10538, CFA 5390, CFA 4679, CFA 4174, CFA 8339, CFA 11041, CFA 10833, CFA 4719, CFA 4720, CFA 11042, CFA 5196, CFA 4987, CFA 5403, CFA 4081, CFA 11043, CFA 5281, MLP-Ma 748, MLP-Ma 737, MLP-Ma 749, MLP-Ma 709, UMMZ 146505.

*Puma (Puma) concolor*: MACN 4.378, MACN 13.458, MACN 20.629, MACN 14.024, MACN 36.614, MACN 13.461, MACN 13.074, MACN 13.462, MACN 53.39, MACN 13.059, MACN 13.343, MACN 48.345, MACN 26.9, MACN 30.196, MACN 49.970, CFA 10390, CFA 10020, CFA 9426, CFA 4429, CFA 9244, CFA 5886, CFA 8884, CFA 11075, CFA 10359, CFA 10547, CFA 4425, CFA 10021, CFA 10391, CFA 10346, CFA 10321, CFA 10882, CFA 4578, CFA 5229, MLP-Ma 729, MLP-Ma 14.IV.48-2, MLP-Ma 14.IV.48-3, MLP-Ma 14.IV.48-4, MLP-Ma 1314, MLP-Ma 2-IV-60.4, MLP-Ma 1633, MLP-Ma 1540, MLP-Ma 1312, MLP-Ma 1311, MLP-Ma 1310, MLP-Ma 1309, MLP-Ma 1770, MLP-Ma 550, MLP-Ma 292, MLP-Ma 741, MLP-Ma 694, MLP-Ma 1308, MLP-Ma 1306, MLP-Ma 455, MLP-Ma 459, MLP-Ma 552, MLP-Ma 1049, MLP-Ma 24.IX.01.9, MLP-Ma 62, MLP-Ma 16.XII.98.18, MLP-Ma 31-VIII-98-2, MLP-Ma 4-VIII-98-6, MLP-Ma 3.IX.01.15, MLP-Ma 3.IX.01.16, MLP-Ma 3.IX.01.17, MLP-Ma 3.IX.01.18, MLP-Ma 9-X-92-2, MLP-Ma 16.XII.98.17, UMMZ 56590, ILF 0148.

*Acinonyx jubatus*: MACN 4.936, MACN 29.891, UMMZ 114800.

*Lynx canadensis*: MACN 25.118, UMMZ 98131.

*Lynx lynx*: UMMZ 34837.

*Lynx rufus*: UMMZ 173510, UCLA 10115, UCLA 10118.

*Prionailurus bengalensis*: MACN 25.69, UMMZ 161319, DKY 2665.

*Prionailurus viverrinus*: MSU 37636, DKY 2684.

*Parlofelis marmorata*: MACN 25.70.

*Panthera onca*: MACN 29.911, MACN 51.147, MACN 7.8, MACN 25.72, MACN 4.352, MACN 37.41, MACN 8.43, MACN 26.217, MACN 33.168, MACN 17.1, MACN 25.77, MACN 6.20, MACN 7.7, MACN 4.301, MACN 17.2, MACN 4.359, MACN 253, MACN 25.66, MACN 4.349, MACN 38.265, MACN 21.622, MACN 8.42, MACN 21.622, CFA 9884, CFA 12825, CFA 12824, CFA 12823, MLP-Ma 24.IX.01.6, MLP-Ma 24.IX.01.7, MLP-Ma 24.IX.01.8, MLP-Ma 294, MLP-Ma 456, UMMZ 76743.

*Panthera leo*: MACN 23.1, MACN 22.3, MLP-Ma 1551, MLP-Ma 607, UMMZ 114804, DKY 0652.

*Panthera tigris*: MACN 25.54, MACN 26.83, MLP-Ma 112, MLP-Ma 1048, MLP-Ma 1051, UMMZ 167640, DKY 2102.

*Panthera pardus*: MLP-Ma 1040, UMMZ 157858, DKY 2019.

*Panthera uncia*: MACN 7.29, MACN 8.23, UMMZ 157859

*Felis silvestris libycus*: MACN 4.123, LACM 14474, LACM 14480

*Caracal caracal*: UMMZ 166222, ILF 0149

*Felis chaus*: UMMZ 122370, ILF 0134

*Otocolobus manul*: UMMZ 177415, DKY 2692

*Felis margarita*: UMMZ 118429

*Felis silvestris*: UMMZ 24293, ILF 0185

*Leptailurus serval*: UMMZ 38286, DKY 2674

*Profelis aurata*: UMMZ 39512

*Neofelis nebulosa*: ILF 0136, USNM 282124

	LP4	AP4	LSD	LC	AC	LP3	AP3	P3-P4	C-P2
<i>P. (F.) pumoides</i>									
MUCyFA 767	20	9,6	50	12	10	12	5,5	30,5	18,9
<i>P. (F.) yagouaroundi</i>									
MACN 23.173	11,7	5,6	30,7	5,4	4,2	6,8	3,6	18,3	9,4
MACN 47.372	10,8	5,0	30,2	5,1	3,5	6,4	3,4	17,4	9,4
MACN 42.373	11,3	5,6	32,9	5,0	3,7	7,7	3,5	19,0	11,1
MACN 50.103	11,9	5,3	29,6	5,4	3,7	7,4	3,8	19,8	9,0
MACN 50.104	10,5	4,9	28,3	4,8	3,2	6,9	3,2	17,3	9,1
MACN 52.59	12,1	5,5	29,9	5,3	3,6	7,4	3,8	19,2	9,0
MACN 17.254	11,7	5,1	29,8	5,2	3,8	7,1	3,9	18,7	9,3
MACN 23.661	11,0	4,5	30,0	4,5	3,3	7,0	3,3	17,8	9,1
MACN 50.555	11,6	5,3	28,1	5,1	3,7	7,7	3,8	19,6	7,9
MACN 36.11	11,3	4,9	30,7	5,2	3,8	6,5	3,1	17,7	9,8
CFA-Ma 5757	11,1	5,2	29,3	4,8	3,3	7,0	3,6	18,5	8,9
CFA-Ma 5403	12,0	6,1	29,9	5,3	3,7	8	3,8	19,6	9,8
CFA-Ma 5196	11,3	4,6	27,4	4,2	3,1	7,0	2,9	18,4	8,1
CFA-Ma 4719	11,0	4,9	28,6	4,5	3,0	6,6	3,2	18,1	8,5
CFA-Ma 12821	11,4	5,1	28,7	4,7	3,3	7,2	3,3	18,4	8,1
CFA-Ma 13101	11,1	4,7	30,1	5,5	3,5	6,3	3,5	18,0	9,2
CFA-Ma 13098	11,1	4,8	27,5	4,3	2,9	6,7	3,0	18,1	8,3
CFA-Ma 13105	11,1	5,2	30,5	4,7	3,4	6,5	3,6	17,4	10,9
CFA-Ma 4720	10,1	4,0	26,9	4,1	2,9	6,3	3,1	16,6	8,4
CFA-Ma 11043	11,3	5,0	26,8	5,1	3,8	6,7	3,1	18,3	8,3
CFA-Ma 4987	11,1	4,9	29,4	4,8	3,2	6,7	3,5	17,9	9,4
MLP-Ma 748	11,5	5,2	30,1	5,1	3,7	6,9	3,7	18,7	8,9
MLP-Ma 737	11,4	5,6	30,0	5,1	3,9	7,4	4,0	18,6	9,7
MLP-Ma 749	11,9	5,7	32,8	5,4	3,7	8,4	3,7	20,1	10,4
MLP-Ma 709	11,3	5,0	28,9	4,8	3,4	7,3	3,5	18,5	8,8
<i>P. (P.) concolor</i>									
MACN 14024	23,1	11,4	57,4	13,4	10,8	15	9,6	38,6	18,3
MACN 13074	24,5	13,1	65,1	15,9	12,3	16,4	8,7	41,1	22,0
MACN 13462	21,4	12,1	56,1	11,8	9,3	15,8	7,9	36,1	18,0
MACN 5339	23,3	12,8	65,1	14,4	11,8	16,8	10,1	40,6	23,0
MACN 4378	23,2	12,2	69,4	14,4	11,7	17	9,1	40,5	25,4
MACN 13059	22,3	12,4	62,4	11,8	10,5	14,8	8,9	37,6	21,5
MACN 13343	21,9	11,7	55,1	11,4	9,6	15,9	7,6	37,5	17,0
MACN 48.345	21,6	11,2	59,3	12,4	9,4	13,3	9,9	36,5	19,9
MACN 26,9	24,4	12,9	57,9	16,7	14,6	15,4	12,6	39,9	24,2
MACN 13461	24,6	13,4	66,7	16,5	12,9	16,6	10	41,2	22,1
MACN 13458	22,5	10,7	60,9	13,3	11	14,7	9,4	36,5	23,6
MACN 20629	22,9	11,3	61,7	13,7	11,5	15,7	9,8	38,6	20,6
MACN 30196	22,7	12,7	61,9	13,6	11,0	16,3	11,4	38,8	20,9
MACN 49470	22	11,9	60,8	13,2	9,9	16,0	9,4	38,7	21,2
CFA 04429	21	9,7	57,1	12,1	11,2	14,1	7,2	35,5	17,7
CFA 09426	24,1	14,9	62,2	15,3	13,4	17,4	10,8	41,9	21,9
CFA 10390	24,2	12,5	63,3	15,9	14,3	15,9	9,9	39	21,9
CFA 6143	20,5	10,1	54,1	11,4	8,9	13,6	7,2	33,5	17,3
CFA 5912	22	11,2	57,4	13,0	10,0	14,6	9,1	36,0	20,3
CFA 4429	21,1	10,1	54,8	11,9	9,9	14,1	7	35,5	17,4
CFA 11078	20,3	10,8	52,0	11,1	9,2	13,6	8,4	33,2	16,8
CFA 10390	23,3	12,3	61,9	14,7	11,8	16,2	8,8	39,2	21,6
CFA 9426	24,3	13,8	63,4	14,1	11,5	17,4	11,1	41,6	20,6
CFA 5732	20,1	10,7	56,6	12,8	10,0	14,7	7,7	35,3	19
CFA 6103	27,3	13,4	70,3	19,3	13,8	17,4	9,9	44,9	25,4
MLP 14.IV.48-4	22,1	11,2	57,6	12,8	10,4	16,1	9	38,4	18,9
MLP 14.IV.48-3	23,6	12,0	59,4	14,3	11,4	15,9	9,0	39,6	19,5
MLP 14.IV.48-2	23,9	12,3	64,7	15,8	14,0	16,5	9,6	40,3	22,6
MLP 2-VI-60.4	22,8	11,4	64,5	13,7	11,0	16,9	7,9	40,1	21,0
MLP 1633	22,4	10,7	54,0	11,7	9,0	13,6	7,0	36,0	17,5
MLP 1312	23,8	13,5	64,5	15,6	12,3	15,7	9,3	39,4	24,2
MLP 1311	24,1	11,7	65,1	14,6	11,2	15,7	8,5	40,0	21,7

**Apéndice 2.** Medidas craneodentarias tomadas en los ejemplares consultados. Adicionalmente se colocan las medidas proporcionadas por referencias anteriores: *Puma (Viretailurus) pardoides* de Hemmer (1965), Argant (2004), Hemmer *et al.*, (2004) y Cherin *et al.*, (2013) y este trabajo; *Acinonyx aicha / A. pardinensis s.l.* de Gerards (1997); *A. lissiaensis / A. pardinensis* de Qui *et al.*, (2004); *A. pardinensis pardinensis* de Kurtén y Crusafont-Pairó (1977); Sotnikova *et al.*, (2002) y Argant (2004); *A. pardinensis arvernensis* de este trabajo, *A. pardinensis pleistocaenicus* de Hemmer 2001; *P. (Miracinonyx) inexpectata* de Savage (1960); Kurtén (1976) y Van Valkenburgh *et al.*, (1990).

MLP 1309	23,6	10,4	61,1	12,7	9,7	15,0	6,8	38,1	20,9
MLP 550	25,6	13,3	66,0	15,0	12,3	15,9	9,5	41,2	22,7
MLP 292	24,6	13	66,1	16,4	14,2	17,3	9,6	41,6	22,2
MLP 694	20,2	10,7	54,3	11,8	9,0	14,6	7,3	35,6	16,7
MLP 1308	21,9	12,5	58,9	14,2	11,8	15,8	8,8	37,5	18,0
MLP 1306	24,3	--	59,3	14,5	11,4	15,1	--	39,6	20,5
MLP 455	25,7	11,1	63,8	13,4	10,6	15,5	8,0	41,9	20,7
MLP 552	23,7	10,7	62,8	13,1	11,4	15,6	8,0	40,0	19,6
MLP 62	24,8	11,1	61,7	13,7	11,1	15,3	8,5	40,0	19,4
MLP 9-X-92.2	23,4	13,4	64,1	15,0	11,9	17,1	8,7	40,1	21,8
MLP 4-VIII-98-6	20,5	10,3	51,6	11,5	8,7	13,8	7,8	35,0	16,1
IQW 2012/39495	22,3	9,7	60,3	12,0	9,6	14,6	7,5	36,7	19,1
IQW 2012/39542	18,6	8,8	49,6	9,9	8,4	12,3	6,5	31,2	15,6
<i>P. (V.) pardoidea</i>									
GSM K-243	21,5	13,0	--	--	--	--	--	--	--
GSM K-244	--	12,8	--	--	--	15,7	c.8,5	--	--
MHNL QSV.136	21,0	11,6	--	--	--	--	--	--	--
MHNL QSV.136	20,0	11,4	57,2	--	--	14,4	7,2	34,5	20,3
MNB St.V.273	23,0	11,2	--	--	--	--	--	--	--
MNB St.V.273	22,7	11,2	--	--	--	--	--	--	--
IGF 15358	20,0	11,2	--	--	--	--	--	--	--
MHNL SV.97.020	23,2	13,2	--	--	--	--	--	--	--
<i>P. (M.) inexpectata</i>									
USNM 401092	25,4	12,2	--	14,6	12,1	18,7	8,7	--	--
USNM 184064	27,7	12,3	--	14,7	11,5	17,2	8,6	--	--
WT 563/629	28,1	14,6	--	14,9	12,5	18,7	9,2	--	--
WT 1671	27,2	12,9	--	14,3	11,1	18,7	9,9	--	--
ANSP 52	24,7	--	--	14,3	13,0	--	--	--	--
USNM 11890	26,7	12,5	--	--	--	17,7	9,4	--	--
AMNH 11787	27,2	13,5	--	--	--	--	--	--	--
WT 563	28,5	13,9	73,8	15,0	12,6	19,1	9,5	--	--
UCMP 45953	27,3	12,6	68,7	14,5	11,4	18,2	9,5	--	--
<i>Acinonyx jubatus</i>									
MACN 29.891	21,1	8,8	52,9	11,3	7,9	13,7	6,0	35,1	15,1
<i>A. atiba/ A. pardinensis s.l.</i>									
AaO-18	29,7	13	--	15	10,5	18,6	8,3	--	--
AaO-929	30,8	12,6	--	14,6	11	20,3	9,1	--	--
AaO-1410	28,3	9,2	--	--	--	--	--	--	--
AaO-1456	32,1	14,3	--	17,4	13,5	21,2	10,5	--	--
<i>A. linxiaensis/ A. pardinensis s.l.</i>									
HMV 1221	31	15	--	14,8	12	19,5	10,5	--	--
V 13536	27,8	11	--	15	11,5	18	8,9	--	--
HMV 1222	26,9	--	--	15,5	11,9	18	9,1	--	--
V 13537	13,8	13,8	--	14,3	12	--	--	--	--
<i>A. pardinensis pardinensis</i>									
QSV.112	28,8	12,4	--	--	--	16,7	9,5	--	--
QSV.116	28,5	13,4	--	--	--	17,9	9,0	--	--
QSV.115	26,1	11,6	--	--	--	16,0	8,8	--	--
NMB St.V. 272	28,2	11,0	--	--	--	--	--	--	--
NMB St.V. 971	26,6	8,9	--	--	--	--	--	--	--
NMB St.V. 778	23,3	8,4	--	--	--	--	--	--	--
Senéze, FSL	25,9	9,3	--	--	--	--	--	--	--
Olivola, IGF 4372	27,5	9,6	--	--	--	--	--	--	--
Valdarno, IGF --	27,6	9,0	--	--	--	--	--	--	--
RSU-669	30,1	12,6	--	--	--	--	--	--	--
<i>A. pardinensis arvernensis</i>									
NMB V.J.132	26,0	11,8	--	14,1	11,4	17,7	8,7	--	--
<i>A. pardinensis pleistocenicus</i>									
IQW 1980/16 350 (Mei. 15 861)	29,7	12,5	--	15,4	12,1	18,0	9,5	--	--

**Apéndice 3.** Medidas postcraneas tomadas en los ejemplares consultados. Adicionalmente se colocan las medidas proporcionadas por referencias anteriores: *Puma (Puma) concolor* de este trabajo, Kurtén (1976) y Morgan y Seymour (1997); *P. (Viretalurus) pardoidea* de Hemmer (2001), Argant (2004) y Madurell-Malapeira *et al.*, (2010); *Acinonyx pardinensis s.l.* de Ficarelli (1984), Van Valkenburgh *et al.*, (1990), Hemmer (2001) y Hemmer *et al.*, (2011); *P. (Miracinonyx) inexpectata inexpectata* y *P. (M.) inexpectata studeri* de Savage (1960), Kurtén (1976), Van Valkenburgh *et al.*, (1990) y Morgan y Seymour (1997).

	LDHum	ADHum	LDiaHum	ADiaHum	LoIec	LIem	APFem	LDiafem	ADiafem	LDIem	ADIem	LIPTib
<i>P. (H.) punoides</i>												
MUFyCA 767	24,4	36,0	--	--	32,2	212,2	41,0	15,4	16,4	38,3	38,4	44,0
<i>P. (H.) yaguarundi</i>												
MACN 23173	15,9	20,58	9,9	8,73	17,52	120,5	24,7	10,0	10,8	22,2	22,3	27,4
CFA-MA 13101	--	--	--	--	--	119,1	22,5	8,6	9,6	21,1	19,8	--
CFA-MA 13098	--	--	--	--	--	111,3	20,6	7,3	8,7	19,8	19,7	--
CFA-MA 13105	--	--	--	--	--	126,9	23,8	8,5	9,4	22,7	21,8	--
<i>P. (P.) concolor</i>												
MACN 14024	31,7	48,1	10,8	15,9	38,0	244,8	48,7	17,2	17,4	44,1	45,5	42,5
MACN 24927	--	--	--	--	--	244,6	44,1	16,2	16,7	41,0	41,1	--
MLP 62	--	--	--	--	--	258,0	54,3	18,6	19,8	45,0	43,9	--
UCMP 9434	--	--	--	--	--	274,0	--	--	22,7	--	--	--
LACM 192/8683	--	49,0	--	16,4	--	--	--	--	--	--	--	--
LACM 192/8683	--	50,0	--	18,6	--	--	--	--	--	--	--	--
LACM 192/8683	--	52,0	--	19,0	--	--	--	--	--	--	--	--
LACM 192/8683	--	52,0	--	20,0	--	--	--	--	--	--	--	--
LACM 192/--	--	51,0	--	19,3	--	--	--	--	--	--	--	--
LACM 192/--	--	52,0	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--
LACM 192/8661	--	--	--	--	--	262,0	50,0	--	19,0	--	44,0	--
LACM 192/8661	--	--	--	--	--	270,0	53,0	--	19,6	--	48,0	--
UCMP 9808	--	66,0	--	21,9	--	--	--	--	--	--	--	--
UCMP 8493	--	56,0	--	21,2	--	--	--	--	--	--	--	--
UF 124377	32,7	47,5	--	18,9	--	--	--	--	--	--	--	--
UF 124378	33,0	49,8	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--
<i>P. (V.) pardoides</i>												
IQW 1996/25710 (Mei. 25 239)	23,5	47,0	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--
IQW 1996/25711 (Mei. 25 240)	--	--	--	--	--	--	--	17,5	18,5	--	--	--
IQW 1996/25618 (Mei. 25 147)	--	--	--	--	--	--	--	17,0	18,5	--	--	--
IPS27272	24,8	41,4	19,2	15,9	--	--	--	--	--	--	--	--
IPS27343	--	--	--	--	--	271,0	--	20,0	23,9	47,1	48,5	--
SV.98.759	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	38,1	--
SV.161.851	--	--	--	--	--	209,6	42,6	14,2	16,4	38,2	39,7	--
SV.97.238	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	38,8
SV.99.550	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	45,6
SV.9/6.490	31,1	56,2	25,3	19,2	--	--	--	--	--	--	--	--
MHNL 161.830	34,3	58,5	29,0	21,1	--	--	--	--	--	--	--	--
<i>P. (M.) inexpectata</i>												
USNM 401092	42,8	59,5	--	21,5	--	334,0	--	--	27,3	--	59,8	--
USNM 184064	38,8	58,0	--	21,2	--	--	--	--	24,2	--	--	--
AMNH 11788	--	50,0	--	19,7	--	--	--	--	--	--	--	--
AMNH 11787	--	63,0	--	22,6	--	--	--	--	--	--	--	--
WT 570	--	--	--	--	--	284,0	60,0	--	22,7	--	53,0	--
WT 569	--	--	--	--	--	330,0	--	--	27,0	--	62,0	--
WT 568	--	--	--	--	--	283,0	60,0	--	24,0	--	55,0	--
WT 561	--	52,0	--	19,9	--	--	--	--	--	--	--	--
WT 721	--	49,0	--	17,0	--	--	--	--	--	--	--	--
UCMP 47160	--	59,0	--	23,6	--	--	--	--	--	--	--	--
UCMP 54129	--	--	--	--	--	286,0	--	--	22,0	--	--	--
UF 95766	41,3	62,1	--	22,2	--	--	--	--	--	--	--	--
UF 45353	--	--	--	--	--	293,0	57,9	--	21,1	52,5	54,5	--
<i>A. pardimenis</i> s.l.												
D2000	43,4	60,2	--	24,5	--	--	--	--	--	--	--	--
U.C.M.P. 43141 cast	35,6	--	--	20,4	--	314,0	--	--	22,2	--	55,5	--
IQW 1980/15 643 (Mei.15 160)	--	--	--	--	--	369,0	78,0	--	26,0	69,0	67,0	--
I.G.F. 590 V	--	--	--	--	--	342,0	74,0	--	--	--	--	--
I.G.F. 4565	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	58,0	--
NMB St.V.265	39,0	52,0	--	22,5	--	--	--	--	--	--	--	--
NMB St.V.266	39,0	52,2	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--

## Referencias

- Ameghino, F. 1889. Contribución al conocimiento de los mamíferos fósiles de la República Argentina. *Actas de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba*, 6: 1-1027.
- Ameghino, F. 1904. Nuevas especies de mamíferos cretáceos y terciarios de la República Argentina. *Anales de la Sociedad Científica Argentina*, 58: 35-291.
- Argant, A. 2004. *Les Carnivores du gisement Pliocène final de Saint-Vallier* (Drôme, France). En: F. Faure y C. Guérin (Eds.), *Le gisement pliocène final de Saint-Vallier* (Drôme, France). *Geobios* 37, 26 Mémoire spécial: S133-S182.

- Argot, C. 2013. Postcranial Analysis of a Carnivoran-Like Archaic Ungulate: The Case of *Arctocyon primaevus* (Arctocyonidae, Mammalia) from the Late Paleocene of France. *Journal of Mammalian Evolution*, 20: 83-114.
- Barnett, R., Barnes, I., Phillips, M.J., Martin, L.D., Harington, C.R., Leonard, J.A. and Cooper, A. 2005. Evolution of the extinct Sabretooths and American cheetah-like cat. *Current Biology*, 15(15): 589-590.
- Berman, W.D. 1994. [*Los carnívoros continentales (Mammalia, Carnívora) del Cenozoico en la provincia de Buenos Aires*. Tesis doctoral inédita, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata.]
- Berta, A. 1983. A new species of small cat (Felidae) from the late Pliocene– early Pleistocene (Uquian) of Argentina. *Journal of Mammalogy*, 64: 720–729.
- Berta, A. 1987. The sabercat *Smilodon gracilis* from Florida and a discussion of its relationships (Mammalia, Felidae, SMilodontini). *Bulletin of the Florida State Museum, Biological Sciences*, 31(1): 1–63.
- Berta, A. and Marshall, L.G. 1978. *South American Carnívora*. En: F. Westfal (Ed.), *Fossilium Catalogus I: Animalia*, Pars 125, vol. V-IX, La Haya, pp. 1-48.
- Bonalumi, A., Martino, R., Baldo, E., Zarco, J., Sfragulla, J., Carignano, C., Kraemer, P., Escayola, M., Tauber, A., Cabanillas, A., Juri, E. y Torres, B. 1999. *Hoja Geológica 3166-IV*, Villa Dolores. Provincias de Córdoba, La Rioja y San Luis, vol. 250. Instituto de Geología y Recursos Minerales, Servicio Geológico Minero Argentino, Buenos Aires, 123 pp.
- Botello, F., Rangel, P.I., Linaje, M. y Sánchez Cordero, V. 2006. Primer registro del tigrillo (*Leopardus wiedii*, Schinz 1821) y del gato montés (*Lynx rufus*, Kerr 1792) en la reserva de la biósfera de Tehuacán-Cuicatlán, Oaxaca, México. *Acta Zoológica Mexicana*, 22(1): 135-139.
- Bowdich, T.E. 1821. *An Analysis of the Natural Classifications of Mammalia for the Use of Students and Travelers*. J. Smith, Paris, 115 p.
- Burmeister, G. 1866. Lista de los mamíferos fósiles del terreno diluviano. *Anales del Museo Público de Buenos Aires* 1: 121-232.
- Cabrera, A. 1961. Los félidos vivientes de la República Argentina. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”*, 6: 160–247.
- Carranza-Castañeda, O. and Miller, W.E. 1996. Hemphillian and Blancan felids from Central Mexico. *Journal of Paleontology*, 70(3): 509-518.
- Castellanos, A. 1925. Descripción de un tubo caudal de *Sclerocalyptus matthewi* n. sp. descubierto en el Pampeano inferior del Valle de Los Reartes (Sierra de Córdoba). *Revista de la Universidad Nacional de Córdoba* 10-12:1-77.
- Castellanos, A. 1936. Los sedimentos del pampeano inferior y del Valle de Los Reartes (Sierra de Córdoba). *Publicaciones de la Facultad de Ciencias Matemáticas, Físico-Químicas y Naturales aplicadas a la industria de la Universidad Nacional del Litoral* 6: 5- 110.
- Castellanos, A. 1942. Los sedimentos prepampeanos del Valle del Nono (Sierra de Córdoba) Argentina. *Publicaciones del Instituto de Fisiografía y Geología de la Universidad Nacional del Litoral*, 13: 5-62.
- Castellanos, A. 1943. El Preensadense ¿es un horizonte geológico o una facies? *Publicaciones del Instituto de Fisiografía y Geología de la Universidad Nacional del Litoral*, 18: 1-84.
- Castellanos, A. 1944. Paleontología estratigráfica de los sedimentos neógenos de la provincia de Córdoba. *Publicaciones del Instituto de Fisiografía y Geología de la Universidad Nacional del Litoral* 23: 5-47.
- Castellanos, A. 1951a. Un nuevo género de Esclerocaliptino (“Isolinia”) descubierto en el araucaniano del Valle de Los Reartes (Sierras de Córdoba). *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 6(2):95-100.
- Castellanos, A. 1951b. Una nueva especie de “Glyptodon (G. morello)” en el Ensenadense del Valle de Los Reartes (Sierras de Córdoba). *Publicaciones del Instituto de Fisiografía y Geología de la Universidad Nacional del Litoral*, 39.
- Castellanos, A. 1956. Rasgos geomorfológicos del valle de Los Reartes (Sierra de Córdoba). *GAEA*, 10: 21-56.
- Castellanos, A. 1958a. Nota preliminar sobre nuevos restos de mamíferos fósiles en el Brocherense del Valle de Los Reartes (provincia de Córdoba, Argentina). *Congreso Geológico Internacional (1956) México*, Actas: 217-233.
- Castellanos, A. 1958b. Algunos fenómenos tectónicos y de captura en la geomorfología del valle de Los Reartes. *Boletín GAEA* 38-39: 1-14.
- Castellanos, A. 1959. Posibles desplazamientos morfológicos, en el pasado, de las redes potamográficas en la llanura cordobesa. *Boletín de Estudios Geográficos*, 19: 29-63.
- Castellanos A. 1969. Notas de estratigrafía terciaria del valle de Yocahuil en las Provincias de Catamarca, Tucumán y Salta (Argentina). *Publicaciones del Instituto de Fisiografía y Geología de la Universidad Nacional del Litoral*, 54: 1-38.
- Castro, M.C. and Langer, M.C. 2008. New postcranial remains of *Smilodon populator* Lund, 1842 from south-central Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 11(3): 199–206.
- Castro, M.C. and Langer, M.C. 2011. The mammalian fauna of Abismo Iguatemi, Southeastern Brazil. *Journal of Cave and Karst Studies*, 73(2): 83–92.
- Chebez, J.C., Nigro, N.A., Solís, G.A. y Strumia, A.T. 2008. Confirmación de la presencia del gato del pantanal *Lynx chailurnus braccatus* (Cope, 1889) en la Argentina. *Nótulas Faunísticas, segunda serie*, 19: 1-11.
- Cherin, M., Iurino, D.A. y Sardella, R. 2013. Earliest occurrence of *Puma pardoides* (Owen, 1846) (Carnívora, Felidae) at the Plio/Pleistocene transition in western Europe: New evidence from the Middle Villafranchian assemblage of Montopoli, Italy. *Comptes Rendus Palevol*, 12: 165–171.

- Christiansen, P. y Mazák, J.H. 2009. A primitive Late Pliocene cheetah, and evolution of the cheetah lineage. *PNAS*, 106(2): 512-515.
- Cione, A.L. y Tonni, E.P. 1995a. Chronostratigraphy and 'landmammal ages' in the Cenozoic of southern South America: principles, practices, and the 'Uquian' problem. *Journal of Paleontology*, 69: 135-159.
- Cione, A.L. y Tonni, E.P. 1995b. *Bioestratigrafía y cronología del Cenozoico superior de la región pampeana*. En: M.T. Alberdi, G. Leone y E.P. Tonni (Eds.), *Evolución biológica y climática de la región pampeana durante los últimos cinco millones de años. Un ensayo de correlación con el Mediterráneo occidental*, vol. 12, Monografías del Museo Nacional de Ciencias Naturales (Madrid), pp. 47-74.
- Cione, A.L. and Tonni, E.P. 1996. Reassessment of the Pliocene-Pleistocene continental time scale of Southern South America. Correlation of the type Chapadmalalan with Bolivian sections. *Journal of South American Earth Sciences*, 9(3-4): 221-236.
- Cione, A.L. y Tonni, E.P. 1999. *Biostratigraphy and chronological scale of upper-most Cenozoic in the Pampean area, Argentina*. En: E.P. Tonni y A.L. Cione (Eds.), *Quaternary Vertebrate Paleontology in South America. Quaternary of South America and Antarctic Peninsula*, vol. 12, Special Volume, pp. 23-51.
- Coates, A.G. y Obando, J.A. 1996. *The geologic evidence of the Central American Isthmus*. En: B.C. Jackson, A.F. Budd y A.G. Coates (Eds.), *Evolution and Environment in Tropical America*, The University of Chicago Press, Chicago, pp. 21-56.
- Coltorti, M., Abbazzi, L., Ferretti, M., Lacumin, P., Paredes Ríos, F., Pellegrini, M., Pieruccini, P., Rustioni, M., Tito, G. y Rook, L. 2007. Last Glacial mammals in South America: a new scenario from the Tarija Basin (Bolivia). *Naturwissenschaften*, 94: 288-299.
- Cope, E.D. 1889. On the mammalia obtained by the Naturalist Exploring Expedition to southern Brazil. *American Naturalist*, 23(266): 128-150.
- Cornalia, E. 1865. Descrizione di una nuova specie del genere: *Felis. Felis jacobita* (Corn.). *Memorie della Società Italiana di Scienze Naturali*, 1: 1-10.
- Cruz, L.E. 2011. [La megafauna del Pleistoceno-Holoceno temprano de la provincia de Córdoba y su comparación con la de Buenos Aires. *Sistemática, Bioestratigrafía y Dinámica Faunística*. Tesis doctoral inédita, Universidad Nacional de La Plata.]
- Cruz, L.E. 2013. Biostratigraphy and geochronology of the late Cenozoic of Córdoba Province (central Argentina). *Journal of South American Earth Sciences*, 42: 250-259.
- Cruz, L.E., Fernicola, J.C. y Carignano, C.A. 2010. El "Horizonte Brocherense" del Valle de San Alberto, Córdoba, Argentina. Consideraciones taxonómicas e implicancias bioestratigráficas. *X Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía y VII Congreso Latinoamericano de Paleontología*, Libro de Resúmenes: 151-152.
- Culver, M., Johnson, W.E., Pecon-Slattery, J. and O'Brien, S.J. 2000. Genomic Ancestry of the American Puma (*Puma concolor*). *The American Genetic Association*, 91: 186-197.
- Currier, M.J.P. 1983. *Felis concolor*. *Mammalian Species* 200: 1-7.
- D'Orbigny, A. y Gervais, P. 1844. *Mammalogie: nouvelle espece de Felis. Extraits des Procès Verbaux Séances, Société Philomathique de Paris* 1844: 40-41.
- de Oliveira, T.G. 1998a. *Leopardus wiedii*. *Mammalian Species*, 559: 1-6.
- de Oliveira, T.G. 1998b. *Herpailurus yagouaroundi*. *Mammalian Species*, 578: 1-6.
- Deschamps, C.M. y Borronei, A.M. 1992. La fauna de vertebrados pleistocénicos de Bajo San José (provincia de Buenos Aires, Argentina). Aspectos paleoambientales. *Ameghiniana*, 29: 177-183.
- Desmarest, A.-G. 1816. *Chat, Felis, Linn., Briss., Schreb., Civ.* En: Nouveau dictionnaire d'histoire naturelle, appliqué aux arts, à l'agriculture, à l'économie rurale et domestique, à la médecine, etc. Par une société de naturalists et d'agriculteurs, Nouv. ed. 6. Deterville, Paris, France, pp. 73-123.
- Eizirik, E. 2012. A molecular view on the evolutionary history and biogeography of Neotropical Carnivores (Mammalia, Carnivora). En: B.D. Patterson y L.P. Costa (Eds.), *Bones, Clones and Biomes*, University of Chicago Press, Chicago, pp. 123-142.
- Ficcarelli, G. 1984. The Villafranchian cheetahs from Tuscany and remarks on the dispersal and evolution of the genus *Acinonyx*. *Palaeontographia Italica*, 73: 94-103.
- Fischer von Waldheim, G. 1817. *Adversaria Zoologica. Mémoire Société Impériale Naturelle*, 5: 368-428.
- Forster, G. 1780. *Beschreibung des rothen Baumläufers von der Insel O-Waibi*. En: G.L.L. de Buffon (Ed.), *Naturgeschichte der vierfüßigen Thiere* 6, 313. Joachim Pauli, Berlin.
- Frenguelli, J. y De Aparicio, F. 1932. Excursión a la laguna de Mar Chiquita (provincia de Córdoba). *Publicaciones del Museo Antropológico y Etnográfico de la Facultad de Filosofía y Letras, Universidad de Buenos Aires*, Serie A, 2: 121-147.
- García-Perea, R. 1994. The pampas cat group (Genus *Lynchaillus* Severtzov, 1858) (Carnivora: Felidae), a systematic and biogeographic review. *American Museum Novitates* 3096: 1-35.
- García-Perea, R. 2002. Andean mountain cat, *Oreailurus jacobita*: Morphological description and comparison with other felines from the Altiplano. *Journal of Mammalogy* 83(1): 110-124.
- Gay, S.W. y Best, T.L. 1996. Relationships between abiotic variables and geographic variation in skulls of pumas (*Puma concolor*: Mammalia, Felidae) in North and South America. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 117: 259-282.

- Gebo, D.L. y Rose, K.D. 1993. Skeletal morphology and locomotor adaptation in *Prolimnocyon atavus* an Early Eocene Hyaenodontid Creodont. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 13(1): 125-144.
- Geoffroy Saint-Hilaire, É. 1803. *Catalogue des mammifères du Muséum National d'Histoire Naturelle*. Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, 272 pp.
- Geraads, D. 1997. Carnivores du Pliocène terminalde Ahl al Oughlam (Casablanca, Maroc). *Geobios*, 30: 127-164.
- Giannini, N.P., Segura, V., Giannini, M.I. y Flores, D. 2010. A quantitative approach to the cranial ontogeny of the puma. *Mammalian Biology*, 75: 547-554.
- Glass, G.E. y Martin, L.D. 1978. A multivariate comparison of some extant and fossil felids. *Carnivore*, 1: 80-87.
- Hemmer, H. 1965. Studien an "*Panthera*" *schaubi* Viret aus dem Villafranchien von Saint-Vallier (Drôme). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie*, 122: 324-336.
- Hemmer, H. 1978. The evolutionary systematics of living Felidae: present status and current problems. *Carnivore*, 1(1): 71-79.
- Hemmer, H. 2001. *Die Feliden aus dem Epirivillafranchium von Untermaßfeld*. En: R.-D. Kahlke (Ed.), *Das Pleistozän von Untermaßfeld bei Meiningen (Thüringen)*, Teil 3. Monographien des Römisch-Germanischen Zentralmuseums Mainz 40, pp. 699-782.
- Hemmer, H. 2004. *Notes on the ecological role of European cats (Mammalia: Felidae) of the last two million years*. En: E. Baquedano, y S. Rubio Jara (Eds.), *Miscelánea en homenaje a Emiliano Aguirre*, Vol. II, Paleontología, Zona Arqueológica, 4, Museo Arqueológico Regional, Alcalá de Henares, 214-232.
- Hemmer, H. 2007. Saber-tooth cats and cave lions – from fossils to felid performance and former living communities. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, 259: 1-12.
- Hemmer, H., Kahlke, R.-D. and Keller, T. 2008. Cheetahs in the Middle Pleistocene of Europe: *Acinonyx pardinensis (sensu lato) intermedius* (Theniuss, 1954) from the Mosbach Sands (Wiesbaden, Hesse, Germany). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie*, 249: 345-356.
- Hemmer, H., Kahlke, R. and Vekua, A. 2004. The Old World puma – *Puma pardoides* (Owen, 1846) (Carnivora: Felidae) – in the Lower Villafranchian (Upper Pliocene) of Kvabebi (East Georgia, Transcaucasia) and its evolutionary and biogeographical significance. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie*, 233: 197-231.
- Hemmer, H., Kahlke, R.D. y Vekua, A.K. 2011. The cheetah *Acinonyx pardinensis* (Croizet et Jobert, 1828) s.l. at the hominid site of Dmanisi (Georgia) e A potential prime meat supplier in Early Pleistocene ecosystems. *Quaternary Science Reviews*, 30: 2703-2714.
- Hoffstetter, R. 1949. Les félins du Pléistocène de l'Equateur. I. Faune actuelle et méthodes de comparaison. *Travaux de l'Institut Français d'études andines* 1: 3-52.
- Hoffstetter, R. 1952. Les mammifères Pléistocènes de la République de l'Equateur. *Mémoires Société Géologique de France*, 31(1-4): 1-391.
- Hoffstetter, R. 1963. La faune pléistocène de Tarija (Bolivie). *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle*, 35: 194-203.
- Hoffstetter, R. 1986. High Andean mammalian faunas during the Plio-Pleistocene. En: F. Vuilleumier y M. Monasterds (Eds.), *High Altitude Sub Tropical Biogeography*, Oxford University Press, Oxford: 218-245.
- Holmberg, E.L. 1898. La fauna de la República Argentina. Segundo Censo Nacional. Chapter 1, part 6, Buenos Aires, pp. 477-602.
- Hulbert, R.C. Jr., and Pratt, A.E. 1998. New Pleistocene (Rancholabrean) vertebrate faunas from coastal Georgia. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 18(2): 412-429.
- Jardine, W. 1834. *The naturalist's library*. Vol. 16. Mammalia. Part 2. Felinae. W. H. Lazars, Edinburgh, United Kingdom, 266-267.
- Johnson, W.E., Eizirik, E., Pecon-Slattery, J., Murphy, W.J., Antunes, A., Teeling, E. and O'Brien, S.J. 2006. The Late Miocene radiation of modern Felidae: A genetic assessment. *Science*, 311: 73-77.
- Johnson, W.E., Pecon-Slattery, J., Eizirik, E., Kim, J.-H., Menotti Raymond, M., Bonacic, C., Cambre, R., Crawshaw, P., Nunes, A., Seuánez, H.N., Martins Moreira, M.A., Szymura, K.L., Simon, F., Swanson, W. y O'Brien, S.J. 1999. Disparate phylogeographic patterns of molecular genetic variation in four closely related South American small cat species. *Molecular Ecology*, 8: 79-94.
- Julik, E., Zack, S., Adrian, B., Maredia, S., Parsa, A., Poole, M., Starbuck, A. and Fisher, R.E. 2012. Functional Anatomy of the Forelimb Muscles of the Ocelot (*Leopardus pardalis*). *Journal of Mammalian Evolution*, 19(4): 277-304.
- Kerr, R. 1792. *The animal Kingdom, or zoological system of the celebrated Sir Charles Linnaeus*. Class 1. Mammalia. John Murray, London, 400.
- Kraglievich, L. 1940. Monografía del gran carpincho corredor plioceno, *Protohydrochoerus* (Rovereto) y formas afines. En: A.J. Torcelli y C.A. Marelli (Eds.), *Lucas Kraglievich: obras de geología y paleontología* 3, La Plata: Taller de Impresiones Oficiales, 487-556.
- Kraglievich, L. 1948. *Smilodontidion riggii*, n. gen., n. sp.: un Nuevo pequeño esmilodonte en la fauna Pliocena de Chapadmalal. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales (Ciencias Zoológicas)*, 1(3): 1-44.



- Kriscautzky, N. 1975. Nuevos aportes para el conocimiento de los materiales arqueológicos obtenidos en la excavación del "Sitio Río Luján" en la llanura aluvial de dicho curso. *Publicaciones del Museo Municipal de Ciencias Naturales "Carlos Ameghino", Arqueología*, 1: 9-20.
- Kurtén, B. 1965. The Pleistocene Felidae of Florida. *Bulletin of the Florida State Museum, Biological Sciences*, 9: 215-273.
- Kurtén, B. 1976. Fossil puma (Mammalia: Felidae) in North America. *Netherlands Journal of Zoology*, 26: 502-534.
- Kurtén, B. y Werdelin, L. 1990. Relationships between north and south american Smilodon. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 10(2): 158-169.
- Linnaeus, C. 1758. *Systema Naturae per Regna Tria Naturae, Secundum Classes, Ordines, Genera, Species cum Characteribus, Differentiis, Synonymis, Locis*. Vol. 1, (tenth edition). L. Salvii, Uppsala, 824 pp.
- Linnaeus, C. 1771. *Mantissa plantarum altera generum editionis VI et specierum II*. Impensis Direct Laurentii Salvii, Stockholm, Sweden.
- Lund, P.W. 1839. *Blik paa Brasiliens dyreverden för sidste jordomvaeltning. Anden Afb. Pattedyrene*. Lagoa Santa, d. 16 Nov. 1837: 1-34. Danske vidensk. Selsk. Naturv. Mathem. Afhandl., VIII: 61-144, pls. I-XIII (Portugese transl., P.W. Lund, 1950 Chapter IV: 131-203).
- MacFadden, B.J. 2000. Middle Pleistocene climate change recorded in fossil mammal teeth from Tarija, Bolivia, and upper limit of the Ensenadan Land mammal age. *Quaternary Research*, 54, 121-131.
- Madurell-Malapeira, J., Alba, D.M., Moyà-Solà, S. and Aurell-Garrido, J. 2010. The Iberian record of the puma-like cat *Puma pardoides* (Owen, 1846) (Carnivora, Felidae). *Comptes Rendus Palevol*, 9: 55-62.
- Martin, L.D., Gilbert, B.M. and Adams, D.B. 1977. A cheetah-like cat in the North American Pleistocene. *Science*, 195: 981-982.
- Martin, W. 1837. Description of a new species of the genus *Felis*. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 1837: 3-4.
- Masuda, R. M., Lopez, J.V., Pecon Slattery, J., Yuhki, N. and O'Brien, S. J. 1996. Molecular phylogeny of mitochondrial cytochrome band 12S rRNA sequences in Felidae: Ocelot and domestic cat lineages. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 6: 351-365.
- Meachen-Samuels, J. and Van Valkenburgh, B. 2009a. Craniodental indicators of prey size preference in the Felidae. *Biological Journal of the Linnean Society*, 96: 784-799.
- Meachen-Samuels, J. y Van Valkenburgh, B. 2009b. Forelimb Indicators of Prey-Size Preference in the Felidae. *Journal of Morphology*, 270: 729-744.
- Mendez-Alzola, R. 1941. *El Smilodon bonaerensis* (Muñiz). Estudio osteológico y osteométrico del gran tigre fósil de la pampa comparado con otros félidos actuales y fósiles. *Anales del Museo Argentino de Ciencias Naturales*, 40, *Paleontología*, 66: 135-252.
- Merriam, J. y Stock, C. 1932. The Felidae of Rancho La Brea. *Carnegie Institution of Washington Publication* 422: 1-231.
- Molina, G.I. 1782. *Saggio sulla storia naturale del Chili*. S. Tommaso d'Aquino, Bologna, Italy, 349 pp.
- Mones, A. y Rinderknecht, A. 2004. The first South American Homotheriini (Mammalia: Carnivora: Felidae). *Comunicaciones Paleontológicas del Museo Nacional de Historia Natural y Antropología*, 35: 201-212.
- Morales, M.M. and Giannini, N.P. 2010. Morphofunctional patterns in Neotropical felids: species co-existence and historical assembly. *Biological Journal of the Linnean Society*, 100: 711-724.
- Morgan, G.S. and Seymour, K.L. 1997. Fossil history of the panther (*Puma concolor*) and the cheetah-like cat (*Miracinonyx inexpectatus*) in Florida. *Bulletin of the Florida Museum of Natural History*, 40: 177-219.
- Murray, J.L. and Gardner, G.L. 1997. *Leopardus pardalis*. *Mammalian Species*, 548: 1-10.
- Nowell, K. and Jackson, P. 1996. *Wild Cats*. Status Survey and Conservation Action Plan. IUCN/SSC, Gland.
- Pasotti, P. 1961. Historia hidrogeológica de la zona anegada del río de Los Molinos (Prov. de Córdoba) y alrededores. *Publicaciones del Instituto de Fisiografía y Geología de la Universidad Nacional del Litoral*, 44: 1-94.
- Pecon Slattery, J. y O'Brien, S.J. 1998. Patterns of Y and X Chromosome DNA Sequence Divergence During the Felidae Radiation. *Genetics*, 148: 1245-1255.
- Pecon Slattery, J., Johnson, W.E., Goldman, D. y O'Brien, S.J. 1994. Phylogenetic reconstruction of South American felids defined by protein electrophoresis. *Journal of Molecular Evolution*, 39: 296-305.
- Perez, M.E. 2010. *[Sistemática, ecología y bioestratigrafía de Eocardiidae (Rodentia, Hystriacognathi, Caviioidea) del Mioceno temprano y medio de Patagonia]*. Tesis doctoral inédita, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, 357 pp. Inédito]
- Perini, F.A., Guedes, P.G., Moraes Neto, C.R., Fracasso, M.P.A., Cardoso, K.B., Duhá, D. and Salles, L.O. 2009. Carnívoros (Mammalia, Carnivora) from the Quaternary of Serra da Bodoquena, Mato Grosso do Sul, Brazil. *Arquivos do Museu Nacional*, 67(1-2): 119-128.
- Pomi, L.H. y Prevosti, F.J. 2005. Sobre el status sistemático de *Felis longifrons* Burmeister, 1866 (Carnivora: Felidae). *Ameghiniana*, 42: 489-494.
- Prevosti, F.J., 2006a. New materials of Pleistocene cats (*Carnivora, Felidae*) from southern South America, with comments on biogeography and the fossil record. *Geobios*, 39: 679-694.

- Prevosti F.J., 2006b. *[Grandes cánidos (Carnivora, Canidae) del Cuaternario de la República Argentina: sistemática, filogenia, bioestratigrafía y paleoecología]*. Tesis doctoral inédita, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, La Plata, 506 pp.]
- Prevosti, F.J. y Pardiñas, U.F.J. 2009. Comment on “The oldest South American Cricetidae (Rodentia) and Mustelidae (Carnivora): Late Miocene faunal turnover in central Argentina and the Great American Biotic Interchange” by D.H. Verzi and C.I. Montalvo [Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 267 (2008) 284–291]. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 280: 543-547.
- Prevosti, F.J. y Pomi, L.H. 2007. Revisión sistemática y antigüedad de *Smilodontidion riggsi* (Carnivora, Felidae, Machairodontinae). *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales, nueva serie*, 9(1): 67-77.
- Prevosti, F.J. and Vizcaíno, S.F. 2006. Paleocology of the large carnivore guild from the Late Pleistocene of Argentina. *Acta Paleontologica Polonica*, 51(3): 407-422.
- Prevosti, F.J., Tonni, E.P. y Bidegain, J.C. 2009. Stratigraphic range of the large canids (Carnivora, Canidae) in South America, and its relevance to quaternary biostratigraphy. *Quaternary International*, 210: 76-81.
- Prevosti, F.J., Zurita, A.E. and Carlini, A.A. 2005. Biostratigraphy, systematics and palaeoecology of the species of *Protonycton* Giebel, 1855 (Carnivora, Canidae) in South America. *Journal of South American Earth Sciences*, 20: 5–12.
- Qiu, Z., Deng, T. and Wang, B. 2004. Early Pleistocene Mammalian fauna from Longdan, Dongxiang, Gansu, China. *Palaeontologia Sinica* 191, new Series C, 27: 1-198.
- Ray, C.E. 1964. The jaguarundi in the quaternary of Florida. *Journal of Mammalogy*, 45: 330-332.
- Ray, C.E. 1967. Pleistocene mammals from Ladds, Bartow County, Georgia. *Georgia Academy of Sciences Bulletin* 25: 120-150.
- Rothwell, T. 2001. A Partial Skeleton of *Pseudaelurus* (Carnivora: Felidae) from the Nambé Member of the Tesuque Formation, Española Basin, New Mexico. *American Museum Novitates*, 3342: 1-31.
- Salles, L. 1992. Felid Phylogenetics: Extant Taxa and Skull Morphology (Felidae, Aeluroidea). *American Museum Novitates*, 3047: 1-62.
- Savage, D.E. 1960. A survey of various late Cenozoic vertebrate faunas of the Panhandle of Texas, Part III (Felidae). *University of California Publications in Geological Sciences*, 36, 317-344.
- Schinz, H. R. 1821. *Das Thierreich eingetheilt nach dem Bau der Thiere als Grundlage ihrer Naturgeschichte und der vergleichenden Anatomie von dem Herrn Ritter von Cuvier*. Ester Band, Säugethiere und Vögel, Stuttgart, Germany.
- Schreber, J.C.D.von. 1775. *Die Säugethiere in Abbildungen nach der Natur, mit Beschreibungen*. Stiegfried Leberecht Crusius, Leipzig, Germany.
- Severtzow, M.N. 1858. Notice sur la classification multiériale des carnivores, spécialement des félidés, et les études de zoologie générale qui s’y rattachent. *Revue et Magazine de Zoologie*, 9: 358–393.
- Seymour, K.L. 1999. *[Taxonomy, morphology, paleontology and phylogeny of the South American small cats (Mammalia: Felidae)]*. Thesis (Unpublished), University of Toronto, 929 pp.]
- Soibelzon, E., Gasparini, G.M., Zurita, A.E. y Soibelzon, L.H. 2008. Análisis faunístico de vertebrados de las “toscas del Río de la Plata” (Buenos Aires, Argentina): un yacimiento paleontológico en desaparición. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales, nueva serie*, 10(2): 291-308.
- Soljan, L.N., Chebez, J.C. y Nigro, N.A. 2010. Nuevo registro del Gato del Pantanal *Lynchaillurus braccatus* (Cope, 1889) para la provincia de Corrientes, Argentina. *Nótulas Faunísticas*, segunda serie, 41: 1-4.
- Sotnikova, M.V., Baigusheva, V.S. y Titov, V.V. 2002. Carnivores of the Khapry Faunal Assemblage and Their Stratigraphic Implications. *Stratigraphy and Geological Correlation*, 10(4): 375-390.
- Spassov, N. 2011. *Acinonyx pardinensis* (Croizet et Jobert) remains from the Middle Villafranchian locality of Varshets (Bulgaria) and the Plio-Pleistocene history of the cheetahs in Eurasia. *Estudios Geológicos*, 67(2): 245-253.
- Tonni, E.P., Bargo, M.S. and Prado, J.L. 1988. Los cambios ambientales en el Pleistoceno tardío-Holoceno del SE de la provincia de Buenos Aires a través de una secuencia de mamíferos. *Ameghiniana*, 25(2): 99-110.
- Tonni, E.P., Soibelzon, E., Cione, A.L., Carlini, A.A., Scillato-Yané, G.J., Zurita, A.E. y Paredes Ríos, F. 2009. Preliminary correlation of the Pleistocene sequences of the Tarija valley (Bolivia) with the Pampean chronological standard. *Quaternary International*, 210: 57-65.
- Trigo, T.C., Schneider, A., Oliveira, T.G.de, Lehueur, L.M., Silveira, L., Freitas, T.R.O. and Eizirik, E. 2013. Molecular Data Reveal Complex Hybridization and a Cryptic Species of Neotropical Wild Cat. *Current Biology*, 23: 1-6.
- Van Valkenburgh, B., Grady, F. y Kurtén, B. 1990. The Plio-Pleistocene cheetah-like cat *Miracinonyx inexpectatus* of North America. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 10: 434-454.
- Viret, J. 1954. Le loess à bancs durcis de Saint-Vallier (Drome) et sa faune mammifères villafranchiens. *Nouvelles Archives du Muséum d'Histoire Naturelle de Lyon* 4: 1-200.
- Vizcaíno, S.F., Fariña, R.A., Zárate, M.A., Bargo, M.S. and Schultz, P. 2004. Palaeoecological implications of the mid-Pliocene faunal turnover in the Pampean Region (Argentina). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 213: 101–113.
- Werdelin, L. 1985. Small Pleistocene Felines of North America. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 5: 194-210.

- Wozencraft, W.C. 2005. Order Carnivora. En: D.E. Wilson y D.M. Reeder (Eds.), *Mammals Species of the World: A Taxonomic and Geographic References* (3rd edition), Johns Hopkins University Press, Baltimore: 532-628.
- Ximenez, A. 1973. Notas sobre félidos neotropicales, III. Contribución al conocimiento de *Felis geoffroyi* D'Orbigny y Gervais, 1844 y sus formas geográficas (Mammalia, Felidae). *Papeis Avulsos de Zoologia*, 27(3): 31-43.
- Ximenez, A. 1975. *Felis geoffroyi*. *Mammalian Species*, 54:1-4.
- Yensen, E. and Seymour, K.L. 2000. *Oreailurus jacobita*. *Mammalian Species*, 644: 1-6.
- Young, S.P. y Goldman, E.A. 1946. *The puma - mysterious American cat*. Wildlife Management Institute, Washington D.C., 358 pp.
- Zamorano, M., Mones, A. y Scillato-Yané, G.J. 2012. Redescrición y designación de un neotipo de *Panochthus tuberculatus* (Owen) (Mammalia, Cingulata, Glyptodontidae). *Revista Brasileira de Paleontologia*, 15(1): 113-122.
- Zamorano, M., Scillato-Yané, G.J.; González Ruiz, L.R. y Zurita, A.E. 2011. Revisión de los géneros *Nopachtus Ameghino* y *Phlyctaenopyga Cabrera* (Xenarthra, Glyptodontidae, Hoplophorinae) del Mioceno tardío y Plioceno de Argentina. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"*, nueva serie, 13: 59-68.
- Zurita, A.E., Miño Boilini, AR, Soibelzon, E., Carlini, A.A. and Paredes Ríos, F. 2009. The Diversity of (Xenarthra) in the Tarija valley (Bolivia): systematic, biostratigraphic and paleobiogeographic aspects of a particular assemblage. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie*, 251/52: 225-237.

**Recibido:** 07 de Abril del 2014

**Aceptado:** 29 de Octubre del 2014