



UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES

FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES

DEPARTAMENTO DE CIENCIAS GEOLÓGICAS

**Descripción de un Thylacosmilidae (Metatheria,
Sparassodonta) del Plioceno de la provincia de Buenos Aires
y sus aportes al conocimiento del grupo**

Tesis de Licenciatura en Paleontología

Eric Nicolás del Campo

Directores: Dr. Federico L. Agnolin y Dr. Leandro C. Gaetano

Lugar de trabajo: Laboratorio de Anatomía Comparada y Evolución de los
Vertebrados, Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia

Buenos Aires, Argentina

2024



UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES
DEPARTAMENTO DE CIENCIAS GEOLÓGICAS

**Descripción de un Thylacosmilidae (Metatheria, Sparassodonta) del Plioceno
de la provincia de Buenos Aires y sus aportes al conocimiento del grupo**

Tesis de Licenciatura en Paleontología

Tesista:

Sr. Eric Nicolás del Campo

Directores:

Dr. Federico Agnolin

Dr. Leandro Gaetano

Lugar de trabajo: Laboratorio de Anatomía Comparada y Evolución de los Vertebrados, Museo
Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia

Buenos Aires, Argentina. 2024

AGRADECIMIENTOS

En primer lugar, agradezco a mis directores, los doctores Federico Agnolin y Leandro Gaetano por su guía, paciencia, apoyo y consejos durante la realización de esta tesis y a los jurados que ejercieron de árbitros para este trabajo, los doctores Juan Carlos Fernicola, Guillermo Cassini y Diego Pol por sus correcciones, comentarios y sugerencias. Agradezco también a Leandro por haber sido mi tutor de estudios al momento de elegir las materias optativas de mi carrera.

También quiero agradecer a todos los docentes, jefes de trabajos prácticos y ayudantes con los que he cursado a lo largo de toda mi carrera universitaria, especialmente a aquellos pertenecientes a las carreras de Paleontología y Geología, cuya vocación a la hora de dictaminar las clases no solo incrementaron mi interés por la ciencia, sino que me permitieron conocer con más detalle la temática que más me apasiona.

Quiero agradecer a todos los integrantes del Laboratorio de Anatomía Comparada y Evolución de los Vertebrados del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia" por permitirme trabajar en el museo y por su compañía, amistad y apoyo.

Quiero agradecer a mi familia, especialmente a mis padres, por acompañarme y bancarme en esta elección de seguir Paleontología, más aún durante los últimos trechos de esta carrera.

Por último, quiero darle las gracias a todos mis amigos, aquellos previos a la facultad y a aquellos que conocí durante la cursada, por su amistad, buena onda y acompañamiento durante estos años.

Índice

1. Resumen.....	5
2. Introducción.....	6
2.1 Antecedentes.....	6
2.2 Objetivos.....	10
2.3 Hipótesis de Trabajo.....	10
3. Marco geológico.....	13
4. Materiales y métodos.....	17
4.1 Abreviaturas institucionales.....	17
4.2 Material Analizado.....	17
4.3 Descripción del material.....	17
4.4 Análisis filogenético.....	20
4.5 Inferencias paleobiológicas.....	22
4.6 Estimación de masa corporal.....	23
5. Resultados.....	25
5.1 Descripción.....	25
5.1.1 Región Axial.....	25
Región cervical.....	25
Región caudal.....	38
5.1.2 Esqueleto apendicular.....	41
Región pectoral y extremidad anterior.....	41
Extremidad Posterior.....	49
5.1.3 Huesos indeterminados.....	54
5.2 Análisis Filogenético.....	55
5.3 Estimación de masa corporal.....	60
6. Discusión.....	60
6.1 Comparaciones.....	60
6.1.1 Vértabras cervicales.....	62
6.1.2 Vértabras caudales.....	66
6.1.3 Extremidad anterior.....	68
6.1.3 Extremidad Posterior.....	72
6.2 Hipótesis filogenéticas.....	75
6.3 Inferencias paleobiológicas.....	75
6.3.1 Anatomía de MPH P022 e inferencias de morfología funcional.....	77
6.3.2 Estimación de masa corporal.....	85
7. Conclusiones.....	86
7.1 Evaluación de las hipótesis.....	88
Referencias bibliográficas.....	89
Anexo I: Caracteres y estados.....	103
Anexo II: Matriz de datos.....	126
Anexo III: Topologías obtenidas en el análisis filogenético.....	137

1. Resumen

Durante la revisión de materiales fósiles alojados en las colecciones del Museo Municipal “Punta Hermengo” de la localidad de Miramar (provincia de Buenos Aires) fue hallado un esqueleto postcraneal parcial perteneciente a un Thylacosmilidae (MPH P022) en capas de la formación Vorohué (Plioceno tardío). El ejemplar está representado por la escápula, el húmero, el radio, el fémur, la tibia y varias vértebras cervicales y caudales de un mismo individuo. MPH P022 comparte con los Sparassodonta la presencia de crestas ventrales en las primeras vértebras cervicales, rasgo característico de este grupo. A su vez, comparte numerosas características con los Borhyaenoidea (una de las dos principales superfamilias dentro de este grupo), incluyendo vértebras cervicales muy robustas y con procesos transversos proyectados posteriormente. MPH P022 es de tamaño semejante al de *Thylacosmilus atrox*, con el que comparte la gran extensión posterior de los procesos transversos del atlas, la ausencia del foramen entepicondilar en el húmero y la reducción de la longitud de la tibia con respecto al fémur, rasgos que permiten asignarlo a la familia Thylacosmilidae. Sin embargo, presenta diferencias significativas con el esqueleto de *Thylacosmilus atrox*, incluyendo diáfisis de la tibia recta, mayor desarrollo del epicóndilo medial del húmero, fosa olecraneana profunda y una fosa coronoidea muy amplia, profunda y delimitada por una cresta prominente. Estas diferencias sugieren que MPH P022 representa una especie diferente, no reconocida previamente. Asimismo, estos rasgos indican en conjunto una mayor estabilidad del antebrazo durante la extensión del miembro anterior.

2. Introducción

2.1 Antecedentes

Los Sparassodonta, grupo definido originalmente por Ameghino (1894), son un clado de mamíferos metaterios predadores que habitaron América del Sur durante gran parte del Cenozoico. Restos fósiles asignados a Sparassodonta se han hallado en Venezuela, Colombia, Perú, Bolivia, Brasil, Chile y Argentina, siendo este último país el que contiene la mayor parte del registro. Si bien hay posibles registros del Peligrense (Paleoceno), los primeros registros confirmados de Sparassodonta datan del Itaboriense (Eoceno) y se extienden hasta el Chapadmalalense (Plioceno), con un pico en la diversidad del grupo durante el Mioceno (Simpson, 1950, 1980; Marshall, 1977, 1978, 1979, 1981; Goin y Pascual, 1987; Marshall y Muizon, 1988; Muizon, 1994, 1998, 1999; Forasiepi, 2009; Prevosti et al., 2013; Babot y Forasiepi, 2016; Muizon et al., 2018; Engelman et al., 2020; Suarez et al., 2023). Este grupo contiene a dos grandes clados, el que incluye a los Hathliacynidae y el clado de los Borhyaenoidea (ambos agrupamientos nominados por Ameghino en 1894). Dentro de los Borhyaenoidea se incluyen tres grupos; los Borhyaenidae (Savage, 1951), los Proborhyaenidae (Ameghino, 1897) y los Thylacosmilidae (Riggs, 1933).

El grupo de mayor interés para este trabajo es Thylacosmilidae, metaterios depredadores que poblaron el continente sudamericano a partir del Mioceno medio hasta principios del Plioceno (Riggs, 1933, 1934; Kraglievich 1960; Marshall 1976; Goin & Pascual 1987; Cione et al. 2000; Goin et al. 2000; Álvarez y Tauber 2004; Forasiepi et al. 2007). Los tilacosmílidos se caracterizan por la presencia de caninos superiores hipertrofiados, un cráneo corto con un hocico macizo, bullas auditivas osificadas, sínfisis mandibular proyectándose ventralmente y desarrollando

una amplia lámina ósea que protege los caninos superiores y molariformes simplificados (Goin y Pascual, 1987). La particularidad de su morfología, especialmente los caninos hipertrofiados y las importantes modificaciones observadas en el esqueleto postcraneal, como ser un cuello largo y robusto con una elevada flexibilidad, un miembro anterior con una desarrollada musculatura pectoral y una región lumbar muy estabilizada, entre otras (Argot, 2004a), diferentes en muchos aspectos al resto de los Borhyaenoidea y similares a los observados en las formas placentarias con dientes de sable (como por ejemplo la subfamilia de félidos Machairodontinae) (Salesa et al. 2005, 2010; Meachen-Samuels y Van Valkenburgh, 2010; Martín-Serra et al., 2017), hizo que los Thylacosmilidae hayan sido el objeto de estudio de numerosos análisis morfofuncionales (Turnbull, 1976; Turnbull y Segall, 1984; Argot, 2004a; Ercoli et al., 2012; Janis et al., 2020; Gaillard et al., 2023).

En su descripción original, Riggs (1934) concibió a Thylacosmilidae como una subfamilia de los Borhyaenidae, bajo el nombre Thylacosmilinae, y en ella incluyó a las especies *Thylacosmilus atrox* y *T. lentis* (Riggs, 1934), procedentes del Plioceno de la provincia de Catamarca, Argentina. Luego, Kraglievich (1960) refirió a esta misma agrupación al nuevo género y especie *Notosmilus pattersoni*, del Plioceno de la provincia de Buenos Aires. Posteriormente, Marshall (1976) sinonimizó ambas especies de *Thylacosmilus*, y refirió al grupo varias formas del Mioceno y Plioceno de las provincias de Corrientes, La Pampa y Buenos Aires (véase Ameghino, 1891, 1904, 1908; Rovereto, 1914; Riggs, 1933; Reig, 1958; Kraglievich, 1960). En 1987, Goin y Pascual, tras el hallazgo de más restos y una revisión de todo el material asignable al grupo, consideraron que esta agrupación merecía un estatus familiar propio (i.e., Thylacosmilidae) y propusieron que todos los restos de tilacosmílicos

encontrados hasta ese momento pertenecen a una única especie: *Thylacosmilus atrox* (Zetti, 1972; Goin y Pascual, 1987). Este criterio fue seguido por la gran mayoría de los autores posteriores (Goin, 1997; Mones y Rinderknecht, 2004; Argot, 2004a, b; Forasiepi y Carlini, 2010; Prevosti y Forasiepi, 2018; Forasiepi et al., 2019). En el año 2020, Engelman y asociados, tras el estudio de los restos fósiles de un posible Thylacosmilidae (*Eomakhaira molossus*; Engelman et al., 2020) afirman que la familia Thylacosmilidae ya no resultaría válida, bajando su categoría a la subfamilia Thylacosmilinae la cual ubican dentro de la familia Proborhyaenidae. (Figura 2.1) Trabajos como el de Rangel y asociados (2023) continúan utilizando este criterio. En una publicación muy reciente (Suarez et al., 2023), tras el estudio a detalle de nuevos restos del tilacosmílido *Anachlysictis gracilis*, recuperan nuevamente a los tilacosmílidos como una familia por fuera de los Proborhyaenidae y descartan a *Eomakhaira molossus* como un posible tilacosmílido basal (Figura 2.1).

Dentro de las más de 50 especies descritas de esparasodontes, existen especies con una gran diversidad de formas y tamaños, incluyendo especies de apenas unos 3 kilogramos de masa corporal, hasta miembros pertenecientes a Borhyaenoidea que superarían los 100 kg de masa corporal, estos últimos ubicados en los grupos Thylacosmilidae y Proborhyaenidae (Wroe et al. 2004; Ercoli y Prevosti, 2012; Zimicz, 2012; Prevosti et al., 2013; Suarez et al. 2015). A pesar de ser un grupo tan diverso en el registro fósil, el postcráneo de los Sparassodonta es poco conocido y gran parte de los taxones supragenéricos están definidos por características craneodentarias.

En la actualidad se reconocen como válidas tres especies de Thylacosmilidae: *Anachlysictis gracilis* del Mioceno de Colombia (Goin, 1997),

Patagosmilus goini del Mioceno de Patagonia (Forasiepi y Carlini, 2010) y *Thylacosmilus atrox* del Plioceno de Argentina (Riggs, 1934). Adicionalmente, se ha reportado el hallazgo de un tilacosmílido indeterminado del Mioceno de Uruguay (Mones y Rinderknecht, 2004). Casi todos los restos conocidos son elementos craneales y/o dentarios, y los diversos taxones han sido diagnosticados mayormente sobre la base de caracteres dentarios, mientras que el postcráneo se ha estudiado y publicado únicamente para la especie *Thylacosmilus atrox* (Riggs, 1933), mencionando Suarez y asociados (2023) el hallazgo de huesos postcraneales de *Anachlysictis gracilis* cuyo estudio está en progreso.

En el contexto de la revisión de materiales de mamíferos fósiles alojados en las colecciones paleontológicas del Museo Municipal Punta Hermengo de Miramar, ciudad de Miramar, provincia de Buenos Aires, Argentina (MPH P) fue hallado un esqueleto parcial de un Thylacosmilidae, ingresado en las colecciones de dicha institución bajo el número MPH P022 (Figura 2.2). Este individuo está representado por varios elementos postcraneales con un buen estado de preservación, algunos de los cuales eran previamente desconocidos para el grupo.

2.2 Objetivos

El objetivo general de la presente tesis es el de aportar al conocimiento de los Thylacosmilidae en cuanto a su diversidad e historia evolutiva se refiere, con particular énfasis en las formas fósiles del Plioceno de Argentina.

Los objetivos específicos incluyen:

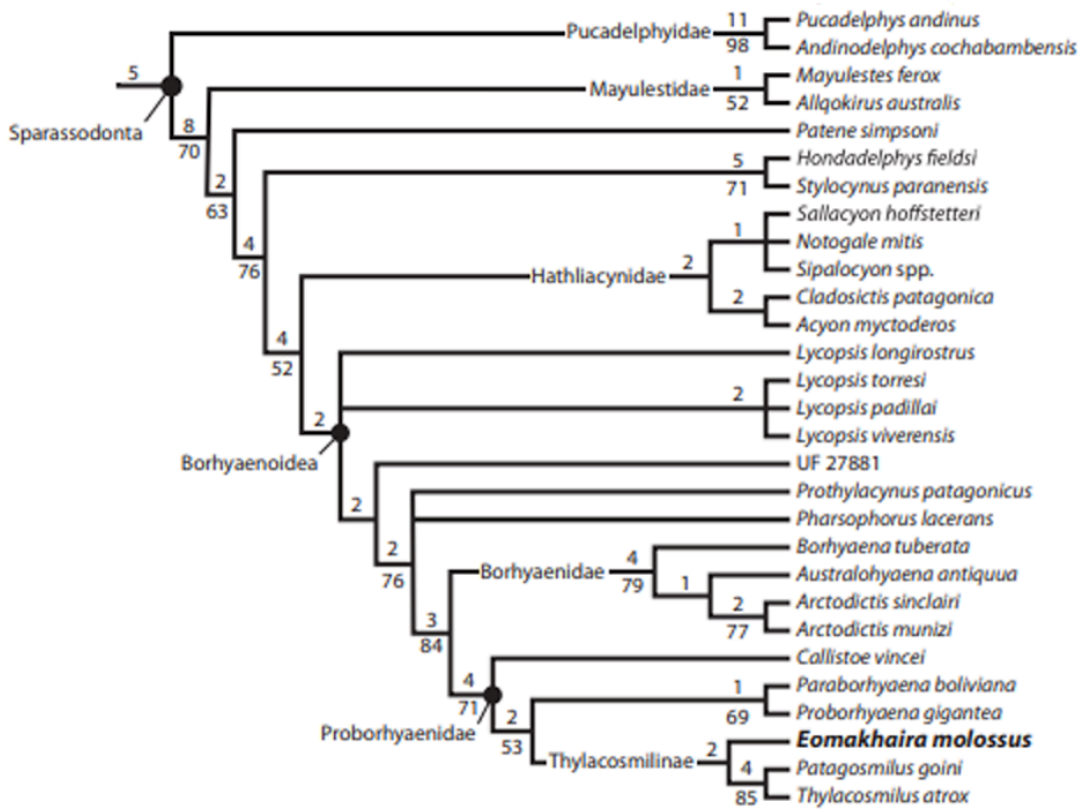
- Realizar una descripción detallada del ejemplar MPH P022.
- Asignar taxonómicamente al individuo.
- Realizar una caracterización paleobiológica del individuo, incluyendo inferencias de morfología funcional y una estimación de masa corporal

2.3 Hipótesis de Trabajo

Para la presente tesis de licenciatura, se establecen las siguientes hipótesis de trabajo:

- MPH P022 pertenece a Sparassodonta, más específicamente a Thylacosmilidae
- El material MPH P022 representa un taxón previamente no reconocido dentro de los Thylacosmilidae, diagnosticable sobre la base de características del esqueleto postcraneal.

Engelman et al. 2020



Suarez et al. 2023

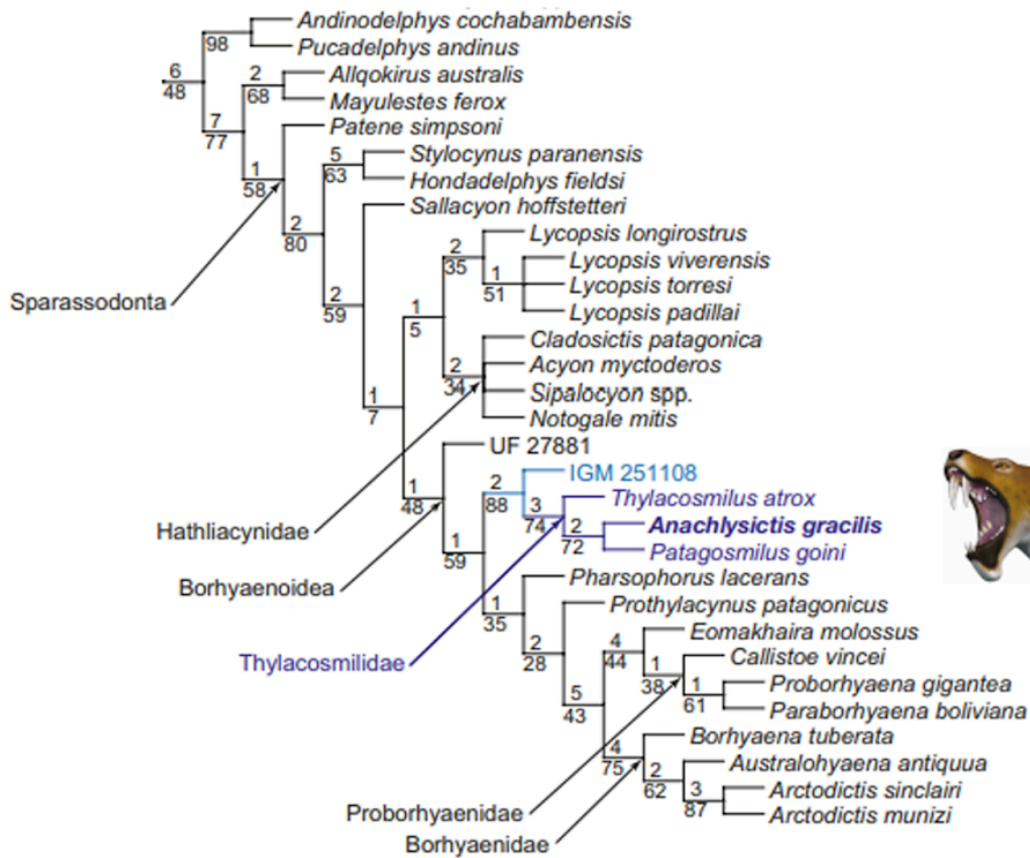


Figura 2.1. Análisis filogenéticos más recientes publicados para los esparasodontes. Arriba, análisis filogenético de Engelman et al. (2020), quienes postulan la invalidez de Thylacosmilidae. Abajo, análisis filogenético de Suarez et al. (2023), quienes recuperan al grupo Thylacosmilidae como válido.

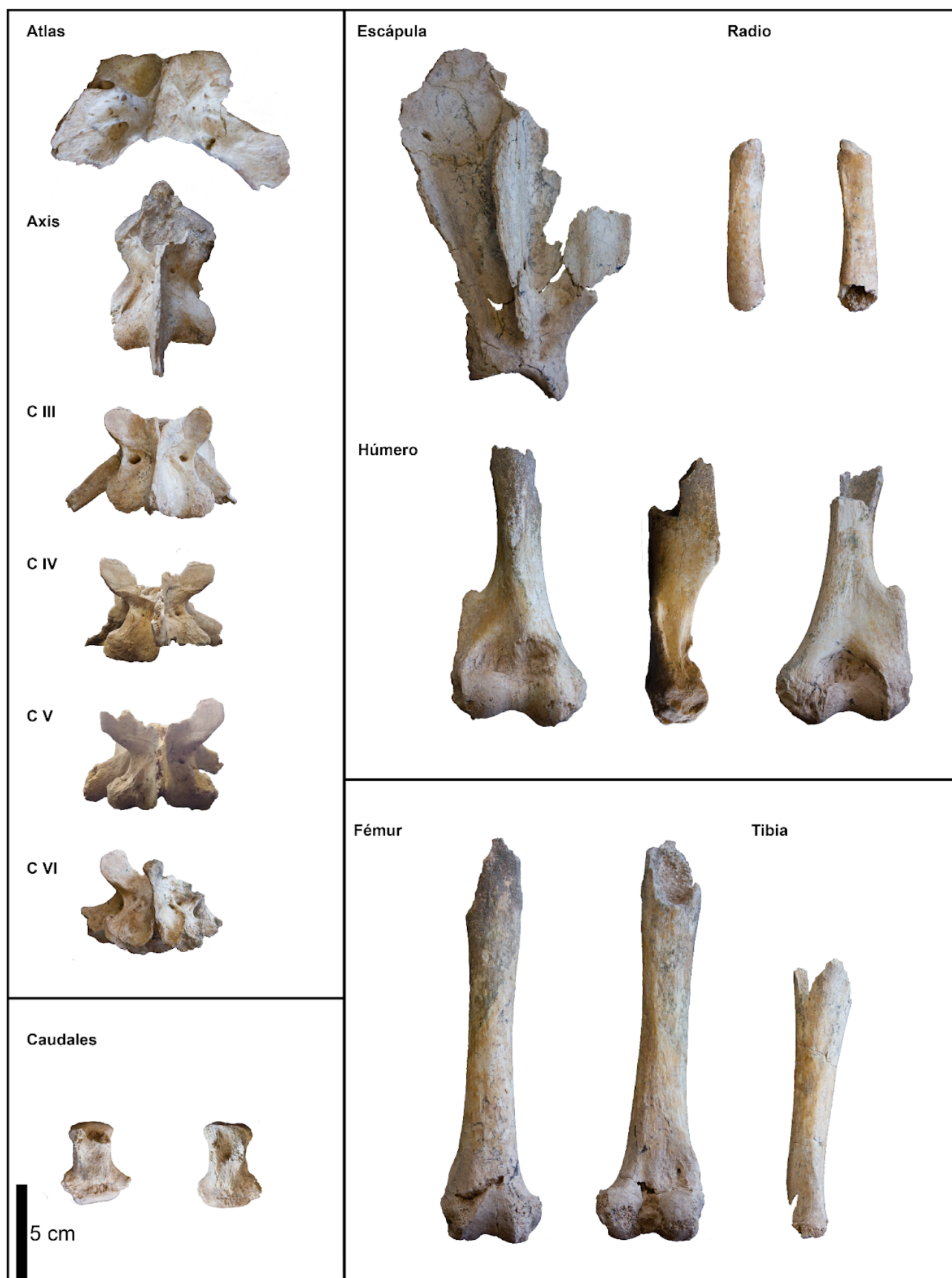


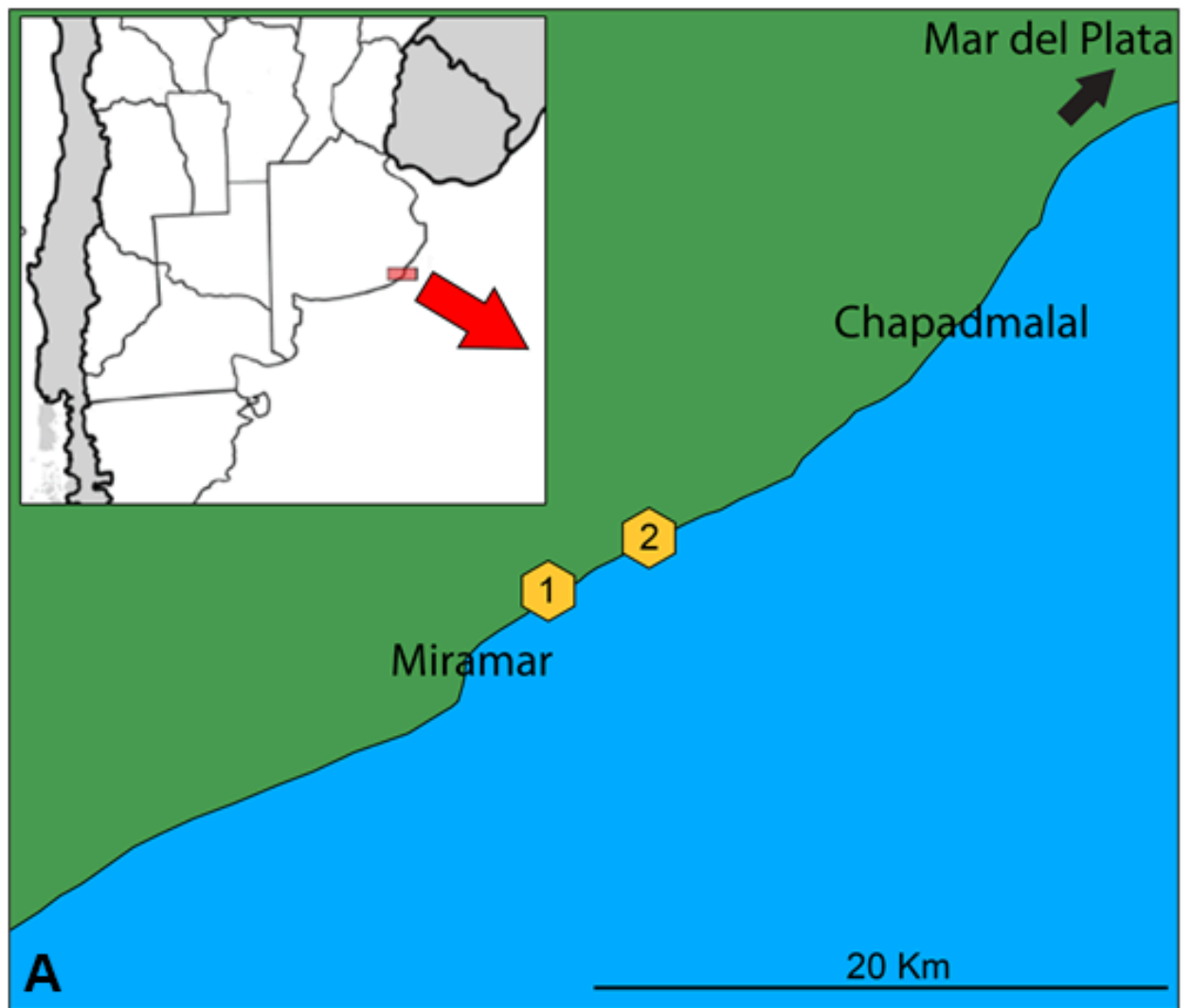
Figura 2.2. Material foco del estudio, número de colección MPH P022

3. Marco geológico

El ejemplar MPH P022 fue recuperado en un acantilado ubicado al sur de la Provincia de Buenos Aires, cercano al límite norte de la ciudad de Miramar (Coordenadas: 38° 15' 29.5" S, 57°48' 10.1" W, Figura 3.1.A). La sucesión estratigráfica de la que provienen los restos de MPH P022 es una continuación lateral de los niveles en donde se halló el xenartro *Neosclerocalyptus castellanosi* (Figura 3.2; Zurita et al., 2013), cuya localidad tipo se halla 4 km al norte del sitio de MPH P022. *Neosclerocalyptus castellanosi* se recuperó en niveles de arenisca limosa estratificada en los que se tienen presencia de numerosas paleocuevas realizadas por vertebrados. El límite inferior de este nivel se diferencia del nivel subyacente debido al desarrollo de paleosuelos en el techo de este último. Estas mismas características fueron observadas en el sitio de hallazgo de MPH P022 (Figura 3.2.B). El hallazgo de restos fósiles del roedor *Auliscomys* cf. *A. osvaldoreigi* en el relleno de una madriguera en el mismo nivel que *Neosclerocalyptus castellanosi* permitió a Zurita y asociados (2013) determinar que la antigüedad de los estratos no podía sobrepasar a la subedad Sanandresense (Marplatense Superior; Cione y Tonni, 1995), debido a que el mismo está restringido a la biozona de *Ctenomys chapadmalensis* (Cione y Tonni 1995, 2005; Quintana, 2002; Cione et al. 2007), base de la subedad mencionada. Finalmente, Zurita et al (2013) concluyen que la estratigrafía del sitio de hallazgo de *Neosclerocalyptus castellanosi* corresponde a la Formación Vorohué, siendo comparable a la carta litoestratigráfica determinada por Kraglievich (Kraglievich, 1952; revisada por Kraglievich, 1959), asignándole una subedad Vorohuense (Marplatense medio, Plioceno superior a Pleistoceno temprano; Cione y Tonni, 1995). Cabe destacar que posteriormente, Cione y asociados (2015) proponen que

la biozona de *Ctenomys chapadmalensis* se encuentra enteramente en el Pleistoceno temprano y no a finales del Plioceno, por lo que el registro del xenartro *Neosclerocalyptus castellanosi* podría ser aún más joven.

La formación Vorohué está constituida por limos y arenas finas depositadas en canales fluviales, siendo una de las características más notables de este nivel la gran cantidad de paleocuevas de tamaño mediano a pequeño (Isla et al. 2015). Si bien no se ha realizado hasta el momento un estudio estratigráfico detallado de la sucesión en la localidad de interés para el presente trabajo, al ser esta secuencia una extensión horizontal de la detallada por Zurita et al. (2013), y con la presencia de estratos comparables a la misma, se puede determinar que los niveles en los que se recuperó el material aquí estudiado (MPH P022) son concordantes con los niveles detallados por Zurita y asociados, por lo que pueden ser interpretados como niveles de edad Marplatense, más específicamente a la subedad Vorohuense.



1 MPH P 022

2 *Neosclerocalyptus castellanosi*

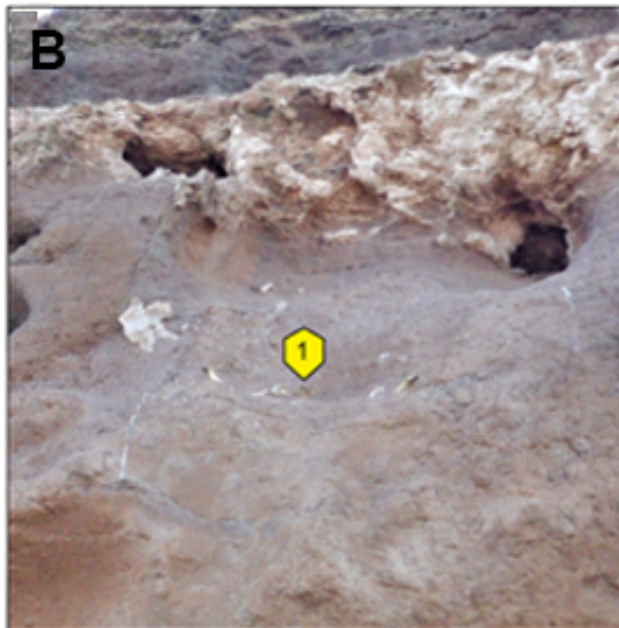


Figura 3.1 A. Mapa que muestra la localidad en la que se recuperó el ejemplar MPH P022 y el sitio de hallazgo de *Neosclerocalyptus castellanosi*. **B.** Fotografía de la zona en la que se halló a MPH P022 (izquierda) y del proceso de extracción del material (derecha). Fotos cortesía del Museo de Cs. Naturales “Punta Hermengo”, Miramar.

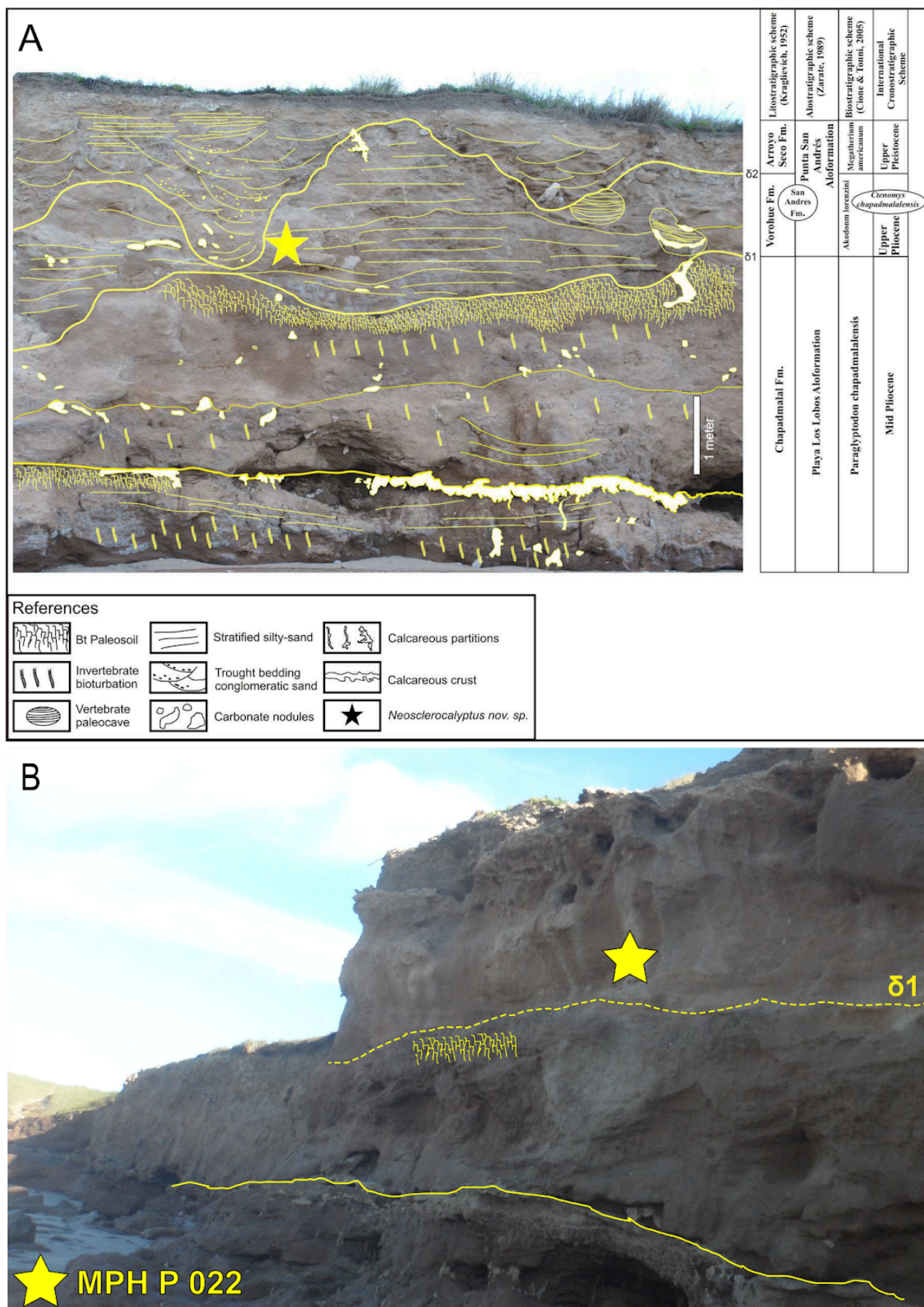


Figura 3.2 A. Foto de los niveles portadores e interpretación estratigráfica postulada para el sitio de hallazgo de *Neosclerocalyptus castellanosi* (Zurita et al. 2013). **B.** Zona de hallazgo del material MPH P022. La línea $\delta 1$ representa el límite inferior de la Fm. Vorohué.

4. Materiales y métodos

4.1 Abreviaturas institucionales.

FMNH, Museo Field de historia Natural, Chicago, Estados Unidos; **MACN A**, Colección Nacional Ameghino, Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Buenos Aires, Argentina; **MLP**, Museo de La Plata, La Plata, Argentina; **MPH P**, Colección Paleontología, Museo Municipal “Punta Hermengo”, Miramar, Argentina; **PU**, Museo Peabody de Historia Natural de la Universidad Yale, New Haven, Estados Unidos; **PVL**, Paleontología Vertebrados Lillo, Tucumán, Argentina; **SAMA**, South Australian Museum, Adelaide, Australia; **UCMP**, Museo de Paleontología de la Universidad de California, California, Estados Unidos.

4.2 Material Analizado

MPH P022 (material no nominado de un posible tilacosmílido): Compuesto por las primeras seis vértebras cervicales, la escápula, el sector distal del húmero, un fragmento de radio, la mitad distal del fémur, un fragmento de tibia, dos vértebras caudales y restos óseos indeterminados muy fragmentados.

Localidad y procedencia estratigráfica: El material se recuperó en un acantilado ubicado al norte de la localidad de Miramar (38° 15' 29.5" S, 57°48' 10.1" W). Formación Vorohué (Edad Marplatense, Plioceno tardío - Pleistoceno temprano)

4.3 Descripción del material

Para la descripción del material fósil referido al postcráneo se utilizará la nomenclatura empleada por Argot (2004a, b), complementando con la terminología utilizada por Forasiepi (2009) para la descripción de restos postcraneales de

diferentes ejemplares pertenecientes a los Sparassodonta. Esta terminología sigue la *Nomina Anatomica Veterinaria* (Schaller 1992) en su sexta edición, publicada por el Comité Internacional de Nomenclatura Anatómica Veterinaria (2017) y publicaciones específicas que tratan sobre metaterios (Muizon, 1998; Horovitz y Sanchez-Villagra, 2003).

Las mediciones fueron tomadas mediante el uso de un calibre de precisión con error de 0,05 mm. Los parámetros medidos para los elementos óseos pueden encontrarse en las Figuras 4.1 a 4.3. Para la confección de las figuras se fotografió al material mediante el uso de una cámara digital Canon EOS Rebel T2i de 18 megapíxeles. Las fotografías fueron procesadas mediante el uso de software del paquete de programas de edición de imágenes de Adobe (Lightroom, Photoshop e Illustrator).

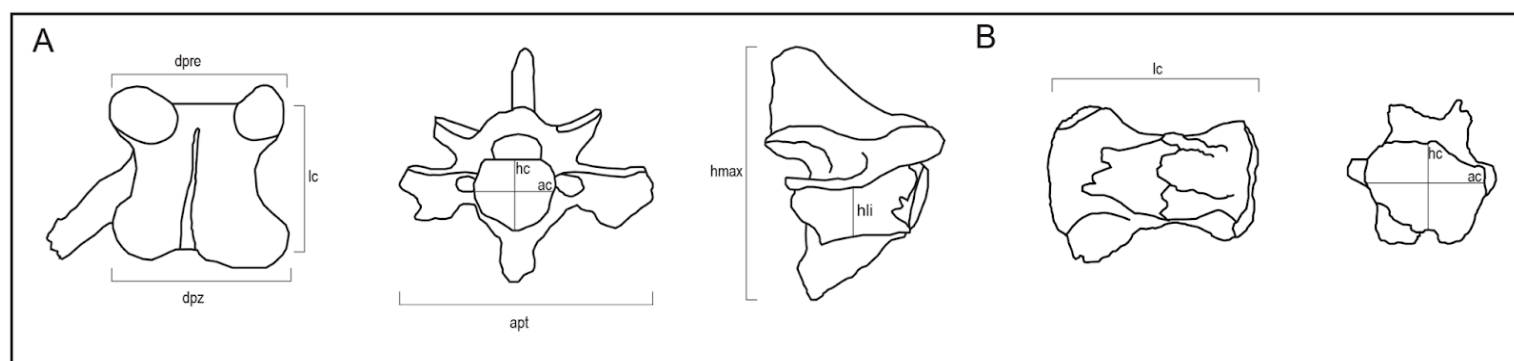


Figura 4.1. Parámetros medidos para las vértebras de MPH P022. **A.** Vértebra cervical en vista dorsal (izquierda), anterior (medio) y lateral (derecha) **B.** Vértebra caudal en vista dorsal (izquierda) y anterior (derecha). Abreviaturas: ac, ancho del centro; apt, ancho máximo entre procesos transversos; dpre, distancia entre prezigapófisis; dz, distancia entre postzigapófisis; hc, altura del centro; hli, extensión lámina inferior del proceso transverso; lc, longitud del cuerpo.

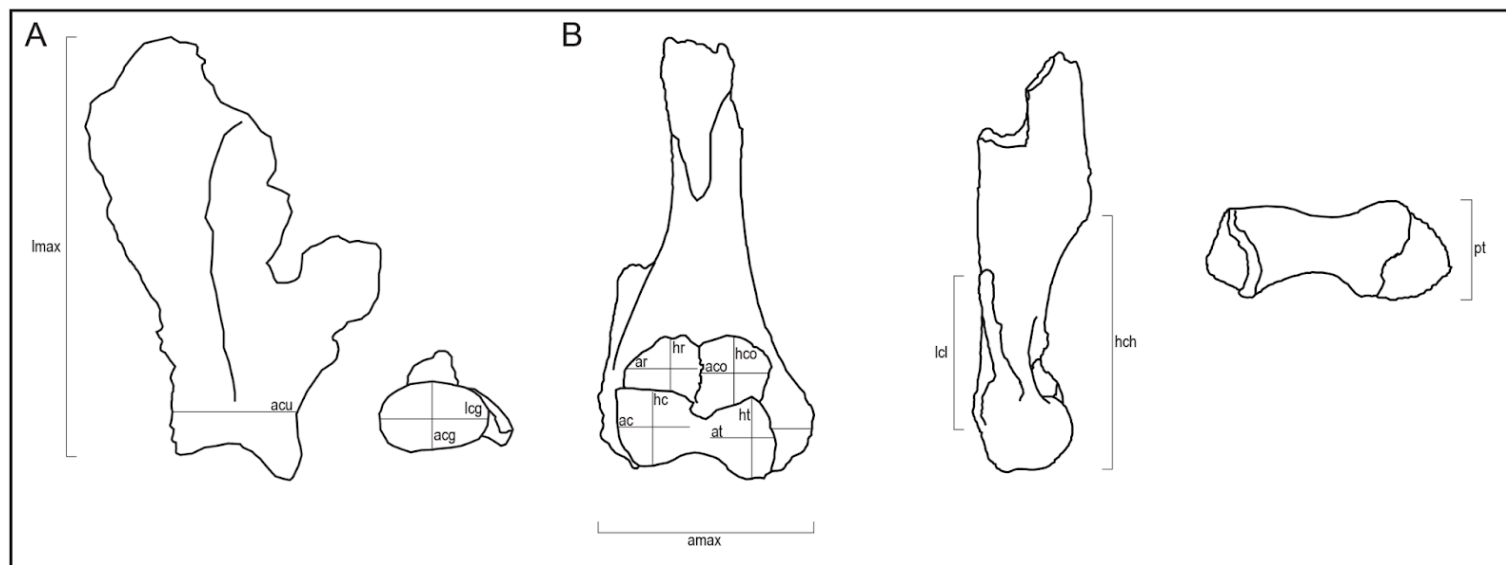


Figura 4.2. Parámetros medidos para la extremidad anterior de MPH P022. **A.** Escápula en vista lateral (izquierda) y distal (derecha). **B.** Húmero en vista anterior (izquierda), lateral (medio) y distal (derecha). Abreviaturas: ac, ancho del capítulo; acg, ancho cavidad glenoide; aco, ancho fosa coronoide; acu, ancho del cuello escapular; amax, ancho máximo epífisis distal; ar, ancho fosa radial; at, ancho de la tróclea; hc, altura capítulo; hch, altura entre cresta deltopectoral y margen distal del húmero; hco, altura fosa coronoide; hr, altura fosa radial; ht, altura de la tróclea; lcg, longitud cavidad glenoide; lcl, longitud cresta lateral; lmax, longitud máxima de la escápula; pt, profundidad de la tróclea.

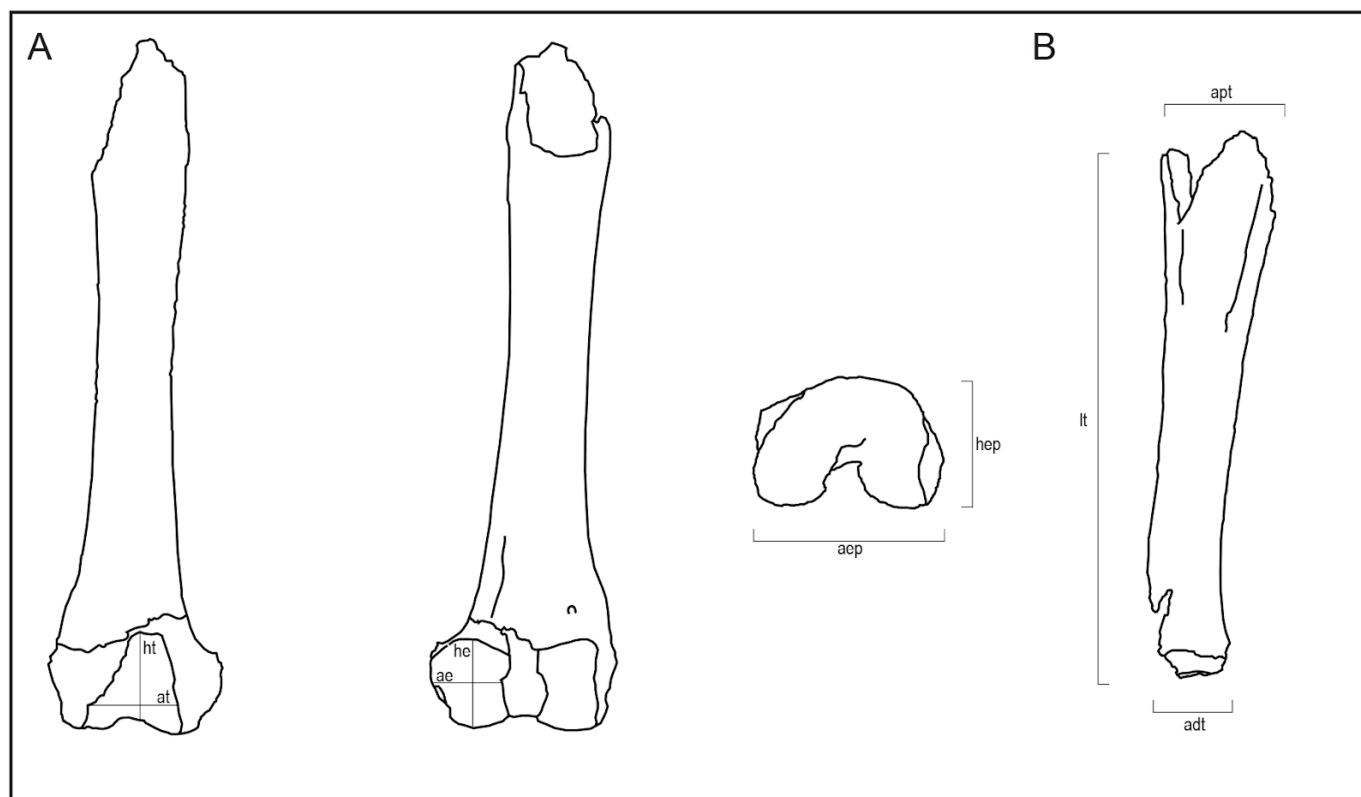


Figura 4.3. Parámetros medidos para la extremidad posterior de MPH P022. **A.** Fémur en vista anterior (izquierda), posterior (medio) y distal (derecha). **B.** Tibia en vista anterior. Abreviaturas: adt, ancho distal de la tibia; ae, ancho del epicóndilo; aep, ancho de la epífisis en vista distal; apt, ancho proximal de la tibia; at, ancho de la tróclea; he, altura del epicóndilo; hep, altura de la epífisis en vista distal; ht, altura de la tróclea; lt, longitud máxima de la tibia.

4.4 Análisis filogenético

Para analizar las relaciones de parentesco del ejemplar MPH P022 entre los Sparassodonta se realizaron análisis filogenéticos basados en la matriz de datos de Sparassodonta más actualizada hasta el momento, aquella utilizada por Suarez et al. (2023) en un trabajo que se focalizó en el cráneo de *Anachlysictis gracilis* y la sistemática de los Thylacosmilidae. Esta matriz se basa en la matriz de Forasiepi (2009), incluyendo las modificaciones que se le han realizado posteriormente (Engelman y Croft, 2014; Forasiepi et al. 2015; Suarez et al. 2016) y a la que Engelman (2020) le añade caracteres y estados basados en el trabajo de Muizon et al. (2018).

A la matriz publicada por Suarez et al. (2023) se ha añadido al taxón aquí estudiado, MPH P022, pudiéndose codificar 30 caracteres postcraneales, de los cuales 13 pertenecen a la región cervical, 14 a la extremidad anterior y 3 a la extremidad posterior. En el Anexo I (página 103) puede encontrarse la información de los diferentes caracteres de la matriz, estando resaltados los codificados para MPH P022.

Durante la codificación de los caracteres de MPH P022 se corrigió la definición del carácter número 280 “Foramen ventral en el proceso transversal del axis”. Considerando que en la matriz original de Forasiepi (2009) se define a este carácter como “Foramen ventral en el proceso del atlas”, y la ausencia de información acerca de un foramen en la región ventral del proceso transversal del axis, se decidió utilizar la definición original del carácter (Forasiepi, 2009). A su vez, como producto de las observaciones realizadas en MPH P022 y otros esparasodontes, se ha añadido el carácter 404 “C5: cresta ventral con proceso

posterior desarrollado” con los estados: 0, ausente y 1, presente. Este carácter fue codificado para todos los taxones de la matriz original. La matriz de datos resultante contiene 52 taxones (27 de los cuales pertenecen a Sparassodonta, siendo el resto de los taxones metaterios no esparasodontes y considerando a Prokennalestes como outgroup) y 402 caracteres (158 craneales, 119 dentales y 126 postcraneales). Las modificaciones realizadas a la misma en el presente estudio se realizaron mediante el uso de los programas ASADO v2.0 y Mesquite v3.81.

La matriz fue analizada utilizando el criterio de máxima parsimonia, asumiendo igual peso para todos los caracteres, mediante el programa TNT en su versión 1.6 (Goloboff y Morales, 2023). La estrategia de búsqueda incluyó 10.000 réplicas aleatorias (RAS), aplicando el algoritmo de cambio de ramas TBR y guardando hasta 10 árboles para cada réplica. Luego se calculó el árbol consenso bajo el criterio de Consenso estricto o de Nelsen. Se decidió seguir la metodología aplicada por Suarez et al. (2023), forzando la monofilia de Dasyuromorphia (representado por los taxones *Dasyurus* sp., *Sminthopsis crassicaudata* y *Thylacinus cynocephalus*). Adicionalmente, se realizaron los mismos análisis excluyendo a *Thylacinus cynocephalus* de la matriz de datos (Metodología empleada por Forasiepi et al., 2015). Los índices de consistencia y retención, criterios que miden el ajuste de los datos a las topologías halladas, fueron obtenidos mediante el uso del script de libre acceso Stats.run. Como criterios de soporte de ramas se han calculado los soportes de Bremer y los índices de Bootstrap. Los soportes de Bremer fueron calculados como soportes absolutos mediante el remuestreo por TBR de los árboles hallados previamente, reteniendo árboles subóptimos de hasta 10 pasos y colapsando todos los nodos con soporte igual a 0. Las frecuencias de Bootstrap se calcularon mediante el remuestreo de los árboles

hallados en los exámenes previos, utilizando los parámetros estándar, buscando los nuevos árboles mediante búsquedas tradicionales y realizando 10.000 réplicas. Los resultados se presentarán en frecuencias absolutas.

Se realizó adicionalmente un análisis mediante una búsqueda con nuevas tecnologías, haciendo uso de búsquedas selectivas y los criterios de Ratchet, Drifting y Tree fusing, deteniendo el análisis tras hallar el valor mínimo 100 veces. Para este análisis también fue forzada la monofilia de los Dasyuromorphia y se ha excluido a *Thylacinus cynocephalus* como metodología adicional. Como una medida de soporte adicional se realizaron los análisis explicados previamente pero bajo el uso de pesos implicados. Esta metodología modifica aleatoriamente los pesos de distintos caracteres para reducir el impacto que pueda tener la homoplasia en el armado de las topologías. Si bien el uso de pesos implicados ha sido criticado (Congreve y Lamsdell, 2016; Madzia y Cau, 2017) los trabajos publicados para los esparasodontes han realizado estos estudios como una medida de soporte adicional de las topologías halladas bajo pesos iguales. El coeficiente K fue utilizado inicialmente con un valor igual a 3 y fue aumentando gradualmente (tomando valores K de 12, 20, 25 y mayores a 30) para observar posibles cambios en las topologías. Esto se debe a que según Goloboff y asociados (2018) un mayor índice K produce topologías más precisas.

4.5 Inferencias paleobiológicas

Para la nomenclatura de los músculos se utilizará la terminología empleada por Argot (2001, 2002 y 2003c), con las modificaciones realizadas por Ercoli et al. (2013, 2015) y Smith et al. (2020) para el estudio del postcráneo de diversos mamíferos, dado que los autores mencionados han trabajado con restos fósiles de

esparasodontes. Para el desarrollo de las inferencias paleobiológicas se incluyeron además trabajos referentes a la musculatura en mamíferos marsupiales y placentarios de autores que no han trabajado en esparasodontes o grupos fósiles afines, como los de Stein (1981), Fisher et al. (2008, 2009) y Warburton et al. (2012)

4.6 Estimación de masa corporal

Para la estimación del peso del ejemplar MPH P022 se utilizaron las ecuaciones de regresión establecidas por Anyonge (1993), el cual se basó en muestras de 28 carnívoros actuales (14 félidos, 7 cánidos, 4 úrsidos y 3 hiénidos) cuyos pesos varían desde los 5 hasta los 500 kilogramos. Estas ecuaciones han sido utilizadas para la estimación de la masa corporal de todos los Borhyaenoidea con esqueleto postcraneal preservado. De todas las medidas posibles utilizadas por Anyonge (1993) sólo dos son aplicables para MPH P022, la circunferencia de la diáfisis del fémur en su punto medio (f) y el área de los cóndilos de la epífisis distal del fémur (DAA). Si bien algunos autores (Ercoli y Prevosti, 2012) afirman que las ecuaciones de Anyonge (1993) tienden a sobreestimar o subestimar la masa corporal en el caso de los metaterios, especialmente en aquellos de mayor tamaño, debido en parte a que los mismos no fueron utilizados en la construcción de las ecuaciones de regresión, estimaciones de masa en esparasodontes utilizando estas ecuaciones han dado lugar a resultados similares a los obtenidos con otras metodologías (Ercoli y Prevosti, 2012). Las ecuaciones que relacionan la masa corporal y las medidas del fémur para la muestra de carnívoros utilizadas son:

- 1) $\text{Log Peso} = 2.88 \times \text{Log (f)} - 3,40$; con un coeficiente de correlación (r) de 0.98 y un porcentaje de error (PE), indicativo de la diferencia entre el peso estimado por la regresión y el peso verdadero del ejemplar, de 22%.
- 2) $\text{Log Peso} = 1,31 \times \text{Log (DAA)} - 2,02$; con un r de 0.99 y un PE de 22%.

5. Resultados

5.1 Descripción

El espécimen MPH P022 consiste en un esqueleto parcialmente articulado perteneciente a un mismo individuo. El ejemplar carece de restos craneanos o dentarios, el esqueleto axial y los elementos de los miembros se encuentran preservados satisfactoriamente.

5.1.1 Región Axial

Región cervical

Atlas (primera vértebra cervical)

Se ha preservado gran parte del atlas, sólo los procesos transversos se encuentran fragmentados (Figura 5.1). En vista dorsal (Figuras 5.1.A y A') el arco dorsal del atlas es antero-posteriormente extenso y presenta un borde anterior recto y grueso, mientras que el borde posterior es ligeramente cóncavo y con una menor expansión lateromedial. En el arco dorsal, y por detrás de las facetas de articulación, existe un surco que termina medialmente en un foramen interpretado como el foramen atlantal por su posición (Figuras 5.1.A y A'). Este surco se extiende por sobre el lateral del cuerpo vertebral y termina en la cara ventral del elemento. La espina dorsal es baja sin proyectarse dorsalmente en vista lateral, y en vista dorsal tiene un contorno subtriangular (Figura 5.1.A'). El arco ventral del atlas es notablemente más corto anteroposteriormente en su parte media que su contraparte dorsal y presenta una marcada robustez. Tanto el margen anterior como el posterior son cóncavos en vista ventral. En vista ventral (Figuras 5.1.C y C'), se puede observar el tubérculo ventral, de superficie rugosa.

Las facetas de articulación anteriores son marcadamente cóncavas y se curvan medialmente en su margen dorsal (Figuras 5.1.B y B'). Las facetas de articulación posteriores son similares a las anteriores en tamaño y forma, pero a diferencia de las facetas anteriores la concavidad de las superficies articulares es menor (Figuras 5.1.D y D') y se encuentran más separadas (Tabla 5.1)

Los procesos transversos del atlas se extienden postero-lateralmente y sobrepasan el nivel posterior del arco neural (Figuras 5.1.A, A', C, C', E y E'). En la cara dorsal de ambos procesos, cerca de la base, se observan numerosos forámenes, mientras que su cara ventral carece de forámenes. En vista lateral el proceso transverso es levemente oblicuo, con el margen anterior más elevado que el posterior (Figuras 5.1.E y E').

Tabla 5.1 - Medidas del atlas de MPH P022

Rasgo	Medida en mm.
Ancho máximo del cuerpo del Atlas (anterior)	71
Ancho máximo del atlas entre los procesos transversos	118
Distancia máxima entre los laterales de las facetas anteriores	43,4
Distancia máxima entre los laterales de las facetas posteriores	49,5

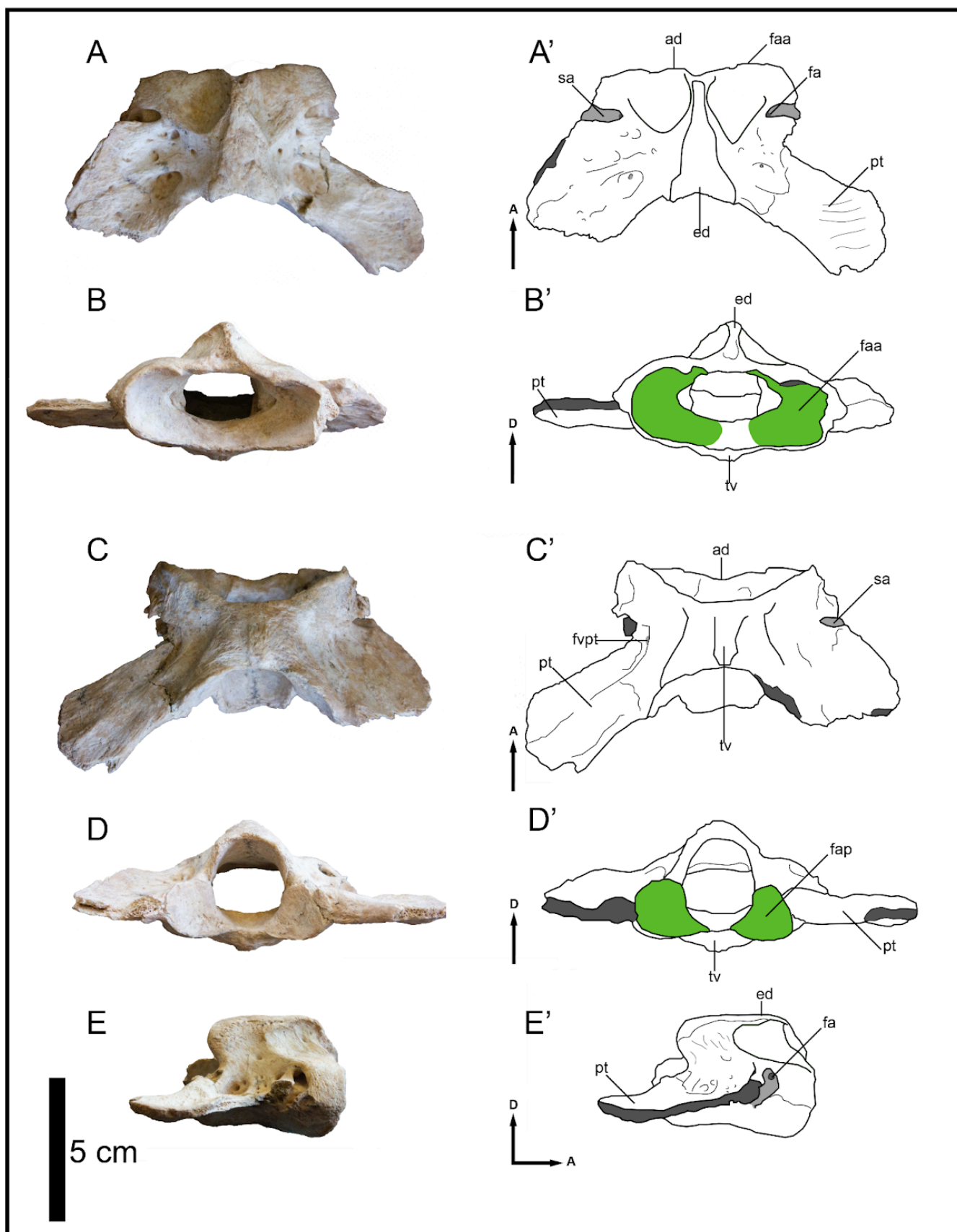


Figura 5.1. Fotos y esquemas del atlas de MPH P022 en vista dorsal (A, A'), anterior (B, B'), ventral (C, C'), posterior (D, D') y lateral (E, E'). Abreviaturas: ad, arco dorsal; ed, espina dorsal; fa, foramen atlantal; faa, faceta de articulación anterior; fap, faceta de articulación posterior; fvpt, foramen ventral del proceso transverso; pt, proceso transverso; sa, surco anterior; tv, tubérculo ventral. El color gris oscuro representa los sectores en los que el hueso se ha roto. El color verde representa superficies de articulación. *Ejes de polaridad:* A, anterior; D, dorsal.

Axis (segunda vértebra cervical)

Se ha preservado principalmente el cuerpo vertebral del axis, faltando gran parte de los procesos transversos (Figura 5.2). La espina neural es muy delgada y se encuentra incompleta (Figuras 5.2.A, A', E y E'). Posteriormente la espina neural se extiende por detrás del cuerpo vertebral y las postzigapófisis (Figuras 5.2.E y E'). Al no preservarse el margen posterior de la espina no es posible conocer la extensión posterior de la misma, pero al articular esta vértebra con la tercera vértebra cervical se puede inferir que la espina del axis se proyecta parcialmente por sobre la misma, estando probablemente limitada por la presencia de la espina neural de la tercera cervical. A ambos lados de la espina neural existen pequeños forámenes.

El cuerpo vertebral es antero-posteriormente elongado (Tabla 5.2), siendo más alto dorso-ventralmente en los primeros dos tercios. Presenta un proceso odontoides robusto y corto (Figuras 5.2.A y A'). En vista ventral (Figuras 5.2.B y B') el cuerpo vertebral posee una textura rugosa y se observa una leve cresta sagital que, en la mitad posterior del cuerpo vertebral, se proyecta ventralmente y culmina en un robusto proceso (Figuras 5.2.E y E'). Este proceso se ensancha posteriormente lo que le da un aspecto subtriangular en su vista ventral (Figuras 5.2.B y B')

Las prezigapófisis tienen un gran tamaño, son levemente convexas y están separadas por el proceso odontoides (Figuras 5.2.C y C'). Las facetas articulares de las postzigapófisis son planas y de menor tamaño que su contraparte anterior (Tabla 5.2). Se orientan ventralmente y se extienden por detrás del cuerpo vertebral (Figuras 5.2.D y D').

Sólo se preservó la base y una pequeña extensión del proceso transversal izquierdo (Figuras 5.2.A, A', E y E') y la parte más dorsal de la base del proceso transversal derecho. El proceso transversal se extiende posteriormente de manera pronunciada (Figuras 5.2.B y B'). Se observa la presencia de un foramen transversal y un foramen adicional sobre el margen anterior del proceso transversal (Figura 5.2.E y E'). Ambos se encuentran separados por una cresta ósea de orientación oblicua.

Tabla 5.2 - Medidas del axis de MPH P022

Rasgo	Medida en mm.
Longitud máxima con proceso odontoides	68
Ancho máximo anterior (prezigapófisis)	49,4
Ancho máximo posterior (postzigapófisis)	47
Extensión máxima de la cresta ventral	24

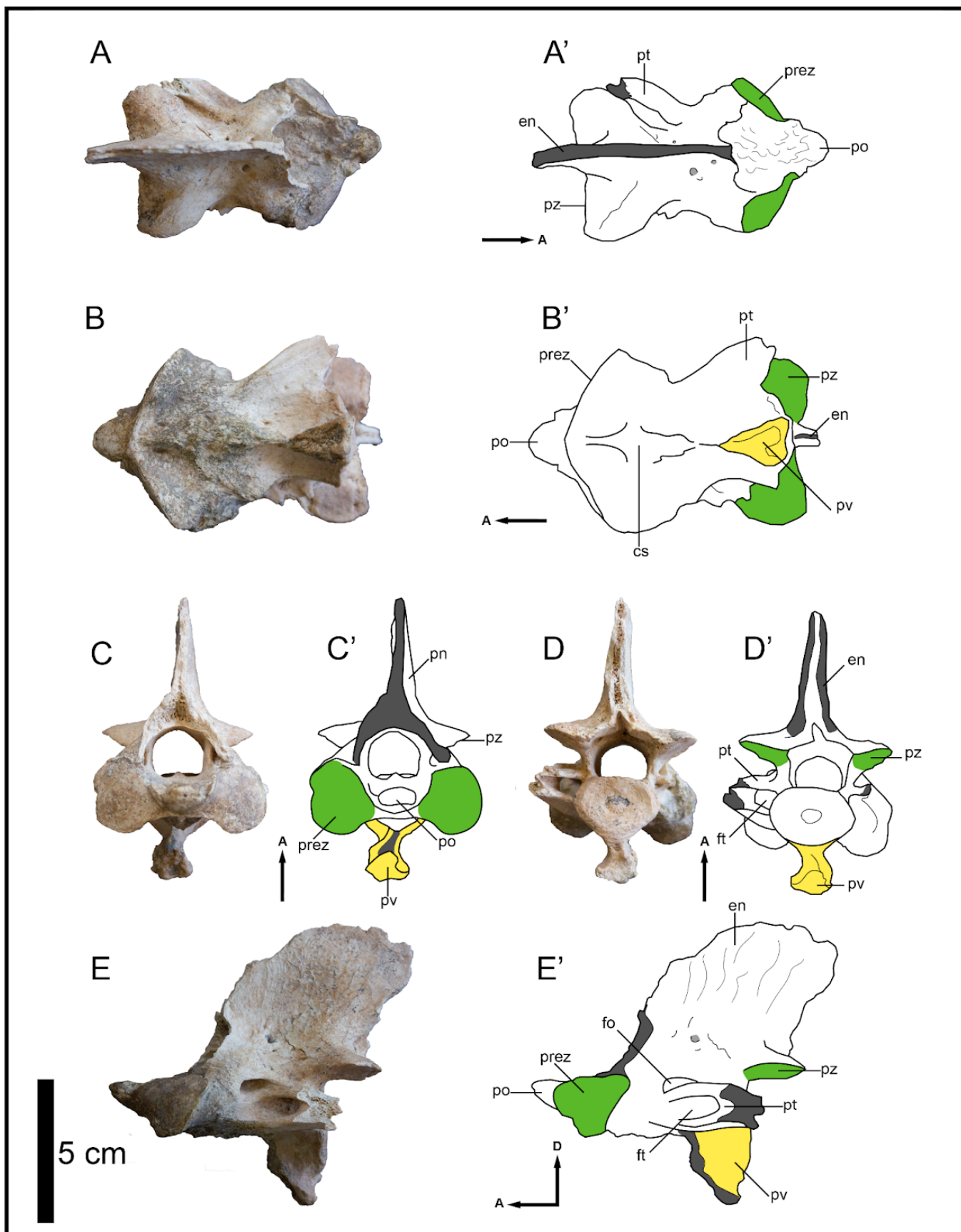


Figura 5.2. Fotos y esquemas del axis de MPH P022 y en vista dorsal (A, A'), ventral (B, B'), anterior (C, C'), posterior (D, D') y lateral (E, E'). Abreviaturas: cs, cresta sagital; en, espina neural; fo, foramen del proceso transverso; ft, foramen transverso; po, proceso odontoide; prez, prezigapófisis; pt, proceso transverso; pv, proceso ventral; pz postzigapófisis. El color gris oscuro representa los sectores en los que el hueso se ha roto. El color verde representa superficies de articulación. El color amarillo representa la extensión de la cresta ventral. Ejes de polaridad: A, anterior; D, dorsal.

Cervicales postaxiales.

Se han preservado las vértebras cervicales 3 a 6, no así la vértebra 7 (Figuras 5.3 a 5.6). Todas las vértebras de la serie cervical poseen una longitud antero-posterior muy similar, siendo aproximadamente la mitad de la longitud del axis, con una leve reducción hacia las vértebras cervicales más posteriores (Tabla 5.3)

Las espinas neurales de la serie cervical son robustas y elongadas, salvo la espina neural de la tercera vértebra cervical que es corta y de contorno subtriangular en vista lateral (Figuras 5.3.E y E'). La orientación de la espina neural varía de posterior para la tercera vértebra cervical a casi vertical para la cuarta y a una orientación más anterior para la quinta y sexta vértebra (Figuras 5.3.E,E'; 5.4.C, C'; 5.5.E, E' y 5.6.E y E')

En la cara ventral del cuerpo vertebral de las primeras tres vértebras cervicales postaxiales se observa una cresta sagital que culmina en un proceso posterior muy desarrollado y que subdivide la parte ventral del cuerpo vertebral en dos caras cóncavas. Este desarrollo es más marcado en la tercera vértebra cervical (Figuras 5.3.E y E') y se reduce tanto en la cuarta (Figuras 5.4.E y E') como en la quinta (Figuras 5.5.E y E'). El proceso ventral de la tercera y quinta vértebra cervical se expande posteriormente dándole un aspecto subtriangular en vista ventral, similar a lo que se observa en el axis (Figuras 5.3.B, B' y 5.5.B, B'). Para la sexta vértebra cervical también se tiene la presencia de una cresta sagital ventral que divide al cuerpo vertebral en dos caras cóncavas (Figuras 5.6.A, A', D y D'), sin embargo, el desarrollo de la misma es más leve en comparación con las crestas sagitales del resto de la serie cervical postaxial (Figuras 5.3.E, E'; 5.4.C, C' y 5.5.E,

E'). Debido a que el sector más posterior de esta cresta no se ha preservado no es posible determinar si la misma culmina en un proceso como en el resto de la serie.

Las facetas de articulación de las pre- y postzigapófisis de la serie postaxial están levemente inclinadas con respecto a la horizontal en un ángulo de 30° para las prezigapófisis y un ángulo de 35° para las postzigapófisis. Las facetas de articulación de la sexta vértebra cervical están más inclinadas en comparación con el resto de la serie postaxial, con un ángulo de 45° y 40° para las pre- y postzigapófisis respectivamente. Para las vértebras 3 a 5 las facetas de articulación anteriores y posteriores son de un tamaño y forma similar, mientras que para la sexta la faceta de articulación de la prezigapófisis es de mayor tamaño (Figura 5.6.E'). En vista dorsal, entre las pre- y las postzigapófisis, existe un foramen a cada lado de la espina neural, a excepción de la quinta vértebra, en la que sólo está presente el foramen derecho (Figuras 5.3.A, A'; 5.4.A, A' y 5.5.A, A').

Los procesos transversos de toda la serie postaxial se extienden en sentido posterolateral, siendo el desarrollo posterior más marcado en la tercera vértebra cervical (Figuras 5.3.E y E'). El margen dorsal de los procesos transversos es cóncavo para la serie postaxial y termina en un engrosamiento en las vértebras 4 y 5 (Figuras 5.4 y 5.5). El margen ventral del proceso transversal se extiende en una lámina. Esta lámina está menos desarrollada en la tercera vértebra cervical y se inclina anteriormente (Figura 5.3.E y E'). El desarrollo de esta lámina aumenta en la cuarta vértebra cervical, siendo cóncava en su cara anterior (Figura 5.4.C). La lámina ventral de la quinta vértebra cervical es la más desarrollada de las preservadas, proyectándose tanto anterior como posteriormente y sobrepasando al cuerpo vertebral en ambos casos. En el caso de la sexta vértebra cervical sólo se

preserva la base del proceso transversal izquierdo en la que se puede observar parte de la lámina inferior al mismo, como en el caso de las vértebras cervicales cuarta y quinta (Figura 5.6.C).

Tabla 5.3. Medidas de las vértebras cervicales de MPH P022

Rasgo	Medida en mm.			
	C3	C4	C5	C6
Longitud del cuerpo	33	32,2	31,2	31,4
Ancho del cuerpo (cara anterior)	23,3	20	23,2	24
Alto del cuerpo (cara anterior)	22	23	18,9	21
Ancho del cuerpo (cara posterior)	26,4	25	25,8	25
Alto del cuerpo (cara posterior)	18,4	21	21,5	22
Distancia entre las prezigapófisis	48,4	53	50,4	-
Distancia entre las postzigapófisis	48,5	51	48	42
Altura desde la espina neural hasta la cresta ventral	73	-	-	-
Extensión máxima de la lámina inferior del proceso transversal (vista lateral)	17	24	41	-

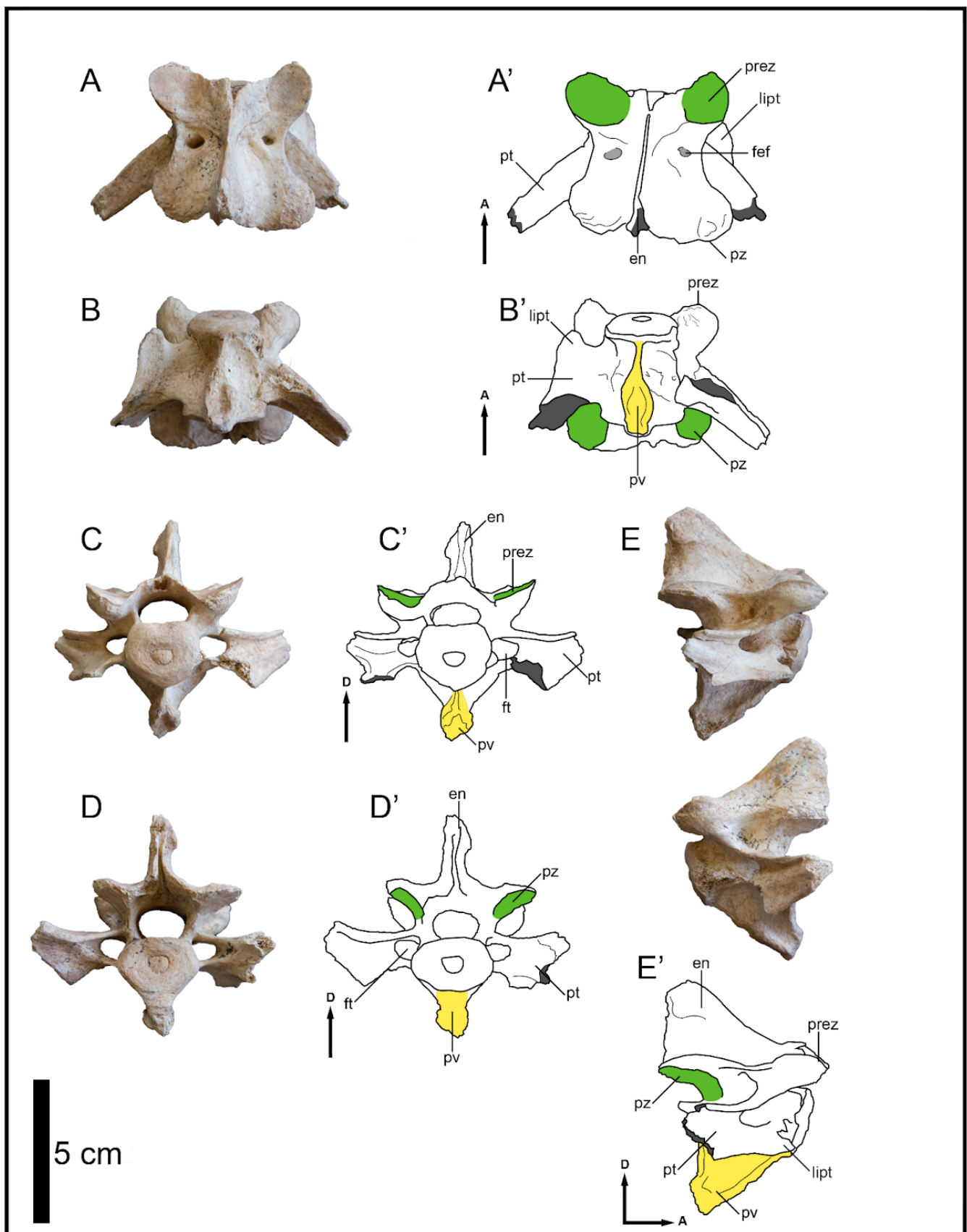


Figura 5.3. Fotos y esquemas de la tercera vértebra cervical de MPH P022 en vista dorsal (A, A'), ventral (B, B'), anterior (C, C'), posterior (D, D') y lateral (E, E'). Abreviaturas: en, espina neural; fef, foramen entre facetas; ft, foramen transverso; prez, prezigapófisis; pt, proceso transverso; pv, proceso ventral; pz, postzigapófisis. El color gris oscuro representa los sectores en los que el hueso se ha roto. El color verde representa superficies de articulación. El color amarillo representa la extensión de la cresta ventral. *Ejes de polaridad:* A, anterior; D, dorsal.

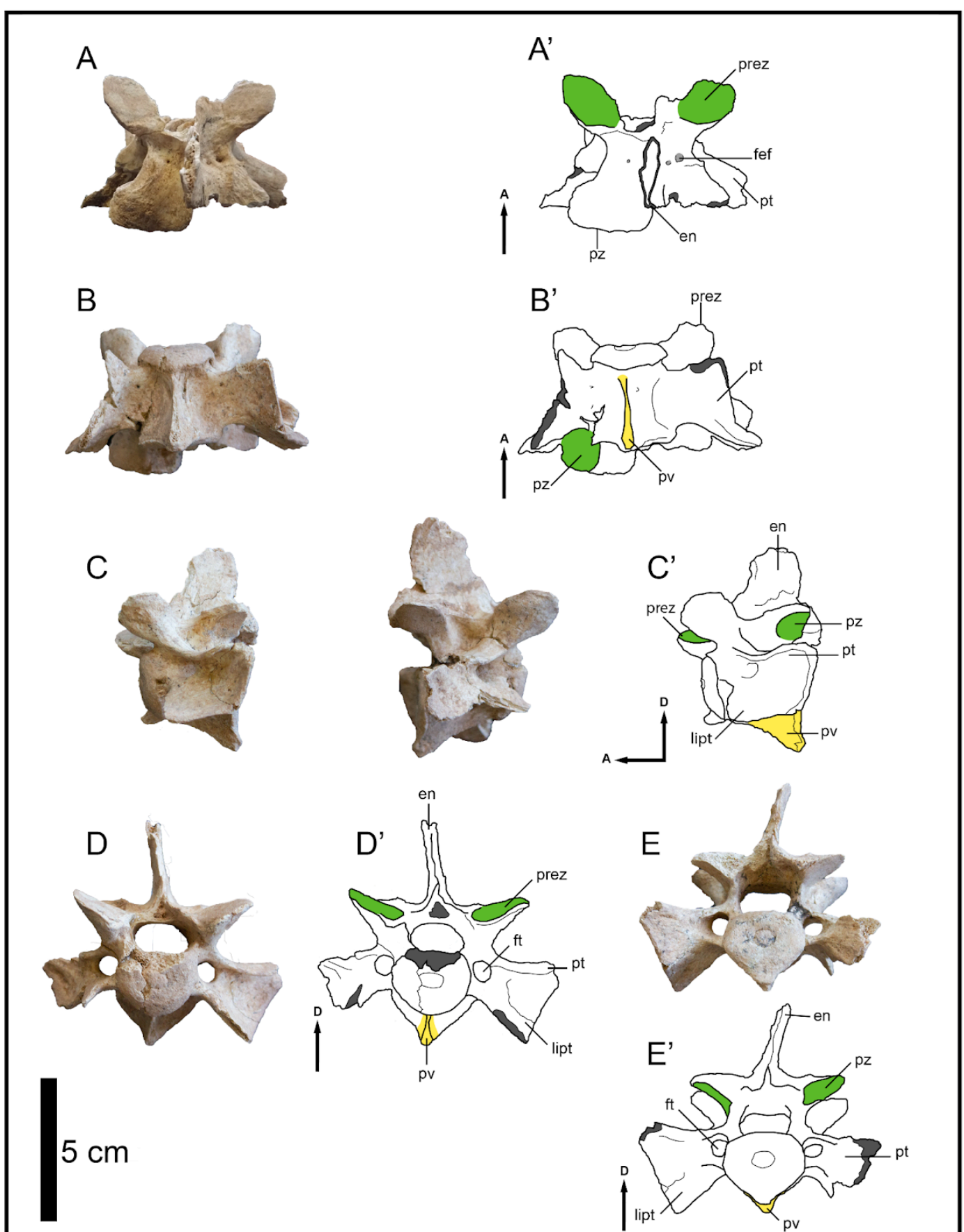


Figura 5.4. Fotos y esquemas de la cuarta vértebra cervical de MPH P022 en vista dorsal (A, A'), ventral (B, B'), anterior (C, C'), posterior (D, D') y lateral (E, E'). Abreviaturas: en, espina neural; fef, foramen entre facetas; ft, foramen transverso; lipt, lámina inferior del proceso transverso; prez, prezigapófisis; pt, proceso transverso; pv, proceso ventral; pz, postzigapófisis. El color gris oscuro representa los sectores en los que el hueso se ha roto. El color verde representa superficies de articulación. El color amarillo representa la extensión de la cresta ventral. *Ejes de polaridad:* A, anterior; D, dorsal.

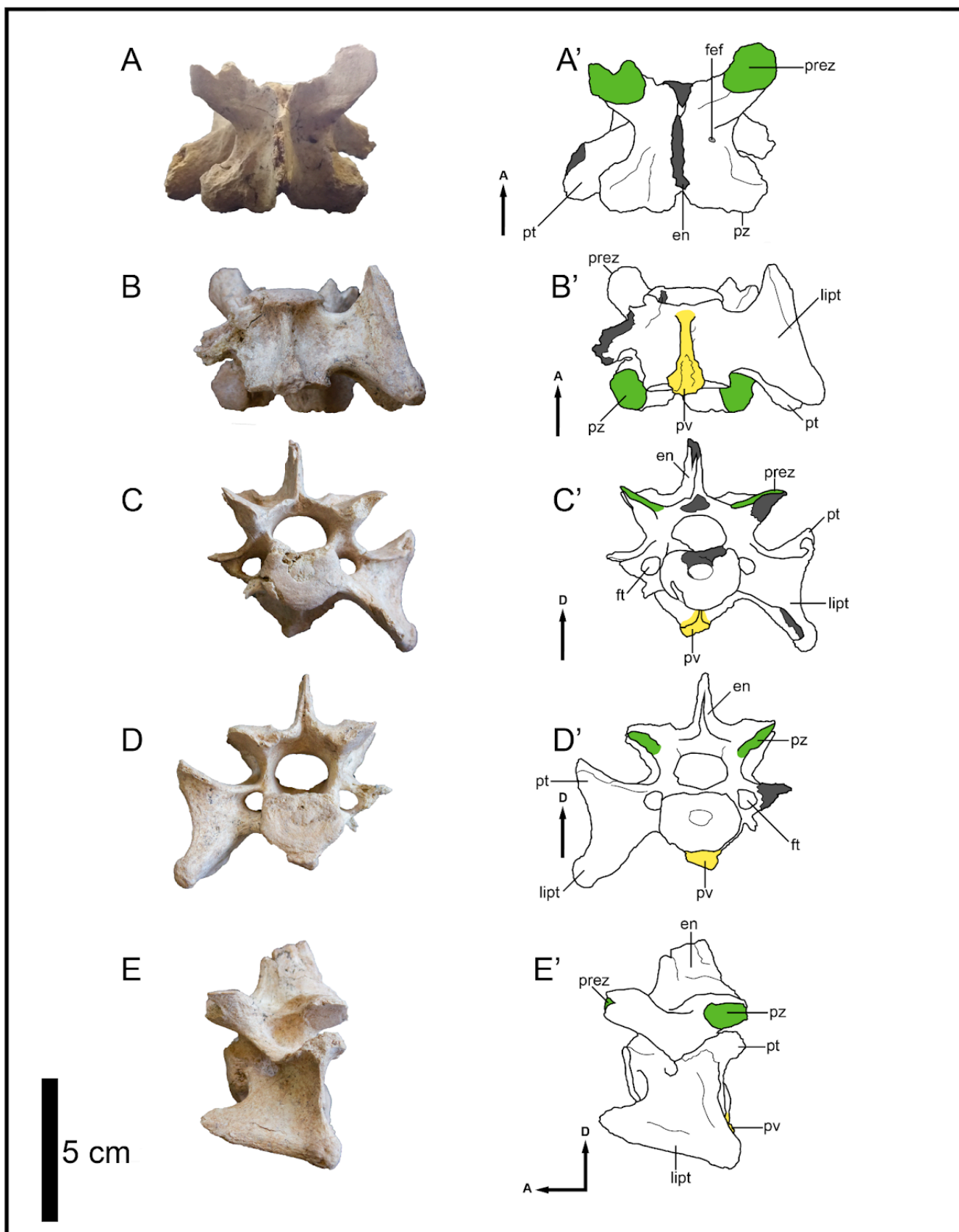


Figura 5.5. Fotos y esquemas de la quinta vértebra cervical de MPH P022 en vista dorsal (A, A'), ventral (B, B'), anterior (C, C'), posterior (D, D') y lateral (E, E'). Abreviaturas: en, espina neural; fef, foramen entre facetas; ft, foramen transverso; lipt, lámina inferior del proceso transverso; prez, prezigapófisis; pt, proceso transverso; pv, proceso ventral; pz, postzigapófisis. El color gris oscuro representa los sectores en los que el hueso se ha roto. El color verde representa superficies de articulación. El color amarillo representa la extensión de la cresta ventral. *Ejes de polaridad:* A, anterior; D, dorsal.

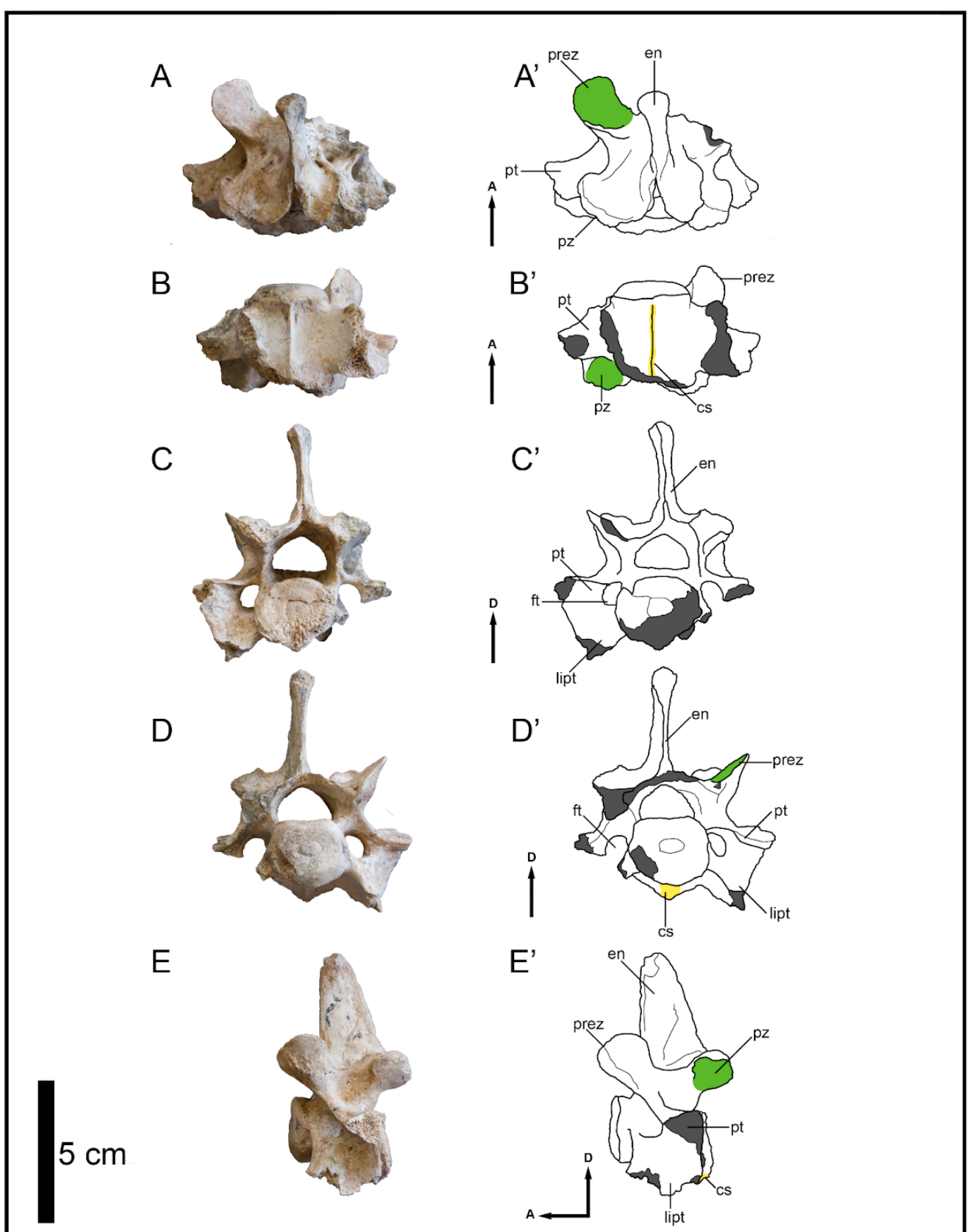


Figura 5.6. Fotos y esquemas de la sexta vértebra cervical de MPH P022 en vista dorsal (A, A'), ventral (B, B'), posterior (C, C'), anterior (D, D') y lateral (E, E'). Abreviaturas: en, espina neural; ft, foramen transverso; lipt, lámina inferior del proceso transverso; prez, prezigapófisis; pt, proceso transverso; pv, proceso ventral; pz, postzigapófisis. El color gris oscuro representa los sectores en los que el hueso se ha roto. El color verde representa superficies de articulación. El color amarillo representa la extensión de la cresta ventral. *Ejes de polaridad:* A, anterior; D, dorsal.

Región caudal

Vértebras caudales

Solo dos vértebras caudales se han preservado (Figura 5.7). En ambas vértebras caudales no se observa una espina neural desarrollada (Figuras 5.7.A y F), lo que nos indica que se trata de vértebras caudales transicionales a posteriores en la serie. La primera de ellas presenta un cuerpo vertebral corto y se puede observar la existencia de un canal neural de tamaño reducido con respecto al cuerpo vertebral, siendo su diámetro un tercio del diámetro del cuerpo vertebral (Figura 5.7.A y A'). En la segunda vértebra caudal el cuerpo vertebral se encuentra levemente más alargado antero-posteriormente (Tabla 5.4) y el canal neural se encuentra aún más reducido, logrando distinguirlo con claridad en la vista posterior (Figura 5.7.I e I'). Tanto la cara anterior como la posterior del cuerpo vertebral de ambas vértebras tienen una orientación subvertical (Figuras 5.7.E, E', J y J'), con la cara anterior de contorno subcircular (Figuras 5.7.C y H) y la cara posterior de contorno ovoidal (Figuras 5.7.D e I). Ventralmente se pueden distinguir un par de crestas anteriores y un par de crestas posteriores, estas últimas más reducidas en tamaño (Figuras 5.7.B y G). Esta diferencia de tamaño entre las crestas anteriores y posteriores es más marcada en la segunda vértebra caudal. En ambas vértebras, las prezigapófisis se encuentran muy reducidas y no se extienden anteriormente por delante del cuerpo vertebral (Figuras 5.7.A y F). Las postzigapófisis no se han preservado. El proceso transversal ocupa la parte más posterior del cuerpo vertebral, tiene un contorno subtriangular y no tiene una extensión lateral marcada. La presencia de un foramen vertebral visible y desarrollado en la primera de las vértebras caudales de MPH P022 y de uno más reducido, pero aún visible, en la segunda nos indica que ambas vértebras podrían pertenecer o bien al sector más

distal de las caudales anteriores (Caudales 5 a 7 aproximadamente) o a una caudal de transición (Caudal 8), descartando la posibilidad de que sean caudales posteriores debido a que en las mismas el foramen vertebral está muy reducido al punto de no ser distinguible. Un desarrollo mayor del par de crestas ventrales anteriores en comparación con las posteriores nuevamente nos indica que estas caudales no podrían ser muy anteriores sino más bien más cercanas a la caudal de transición (Caudales 5 en adelante), debido a que en las primeras son las crestas posteriores las más desarrolladas. Para ambas vértebras caudales se observa una reducción en las pre y postzigapófisis, más marcada en la más distal, siendo este un rasgo típico de las vértebras posteriores y no de las anteriores. Por otra parte, ambas vértebras caudales presentan un reducido proceso transversal ubicado en el sector más posterior de la vértebra, sin observarse un desarrollo de una rama anterior del mismo. Esto también nos indica que su posición en la serie caudal es relativamente anterior, dado que el desarrollo anterior del proceso transversal es algo más común en las vértebras caudales post transicionales.

Tabla 5.4 - Medidas de las vértebras caudales de MPH P022

Rasgo	Medida en mm.	
	Posterior 1	Posterior 2
Longitud del cuerpo	30	32,4
Ancho del cuerpo (cara anterior)	17,7	18,1
Altura del cuerpo (cara anterior)	15	14
Ancho del cuerpo (cara posterior)	18,5	18
Altura del cuerpo (cara posterior)	14,4	15,1

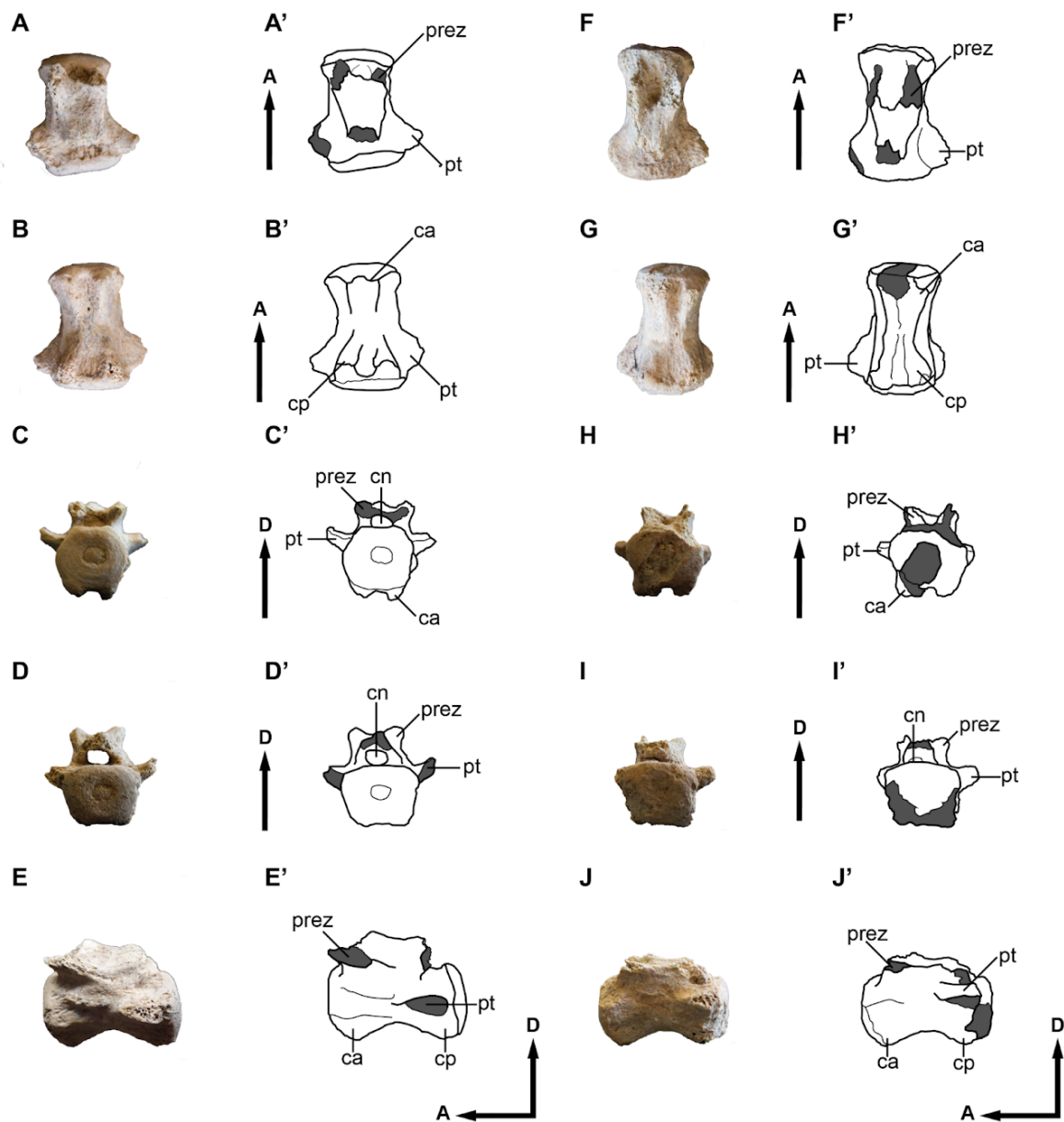


Figura 5.7 Fotos y esquemas de las vértebras caudales preservadas en MPH P022 en vista dorsal (A, A' , F y F'), ventral (B, B', G y G'), anterior (C, C', H y H'), posterior (D, D', I e I') y lateral (E, E', J y J'). Abreviaturas: ca, cresta anterior; cn, canal neural; cp, cresta posterior; prez, prezigapófisis; pt, proceso transverso. El color gris oscuro representa los sectores en los que el hueso se ha roto. *Ejes de polaridad*: A, anterior; D, dorsal.

5.1.2 Esqueleto apendicular

Región pectoral y extremidad anterior

Escápula

Solo la escápula derecha se ha preservado (Figura 5.8). El elemento se encuentra incompletamente preservado, con los márgenes anterior, posterior y dorsal rotos, por lo que el contorno general de la escápula no puede determinarse (Figura 5.8.A y A'). Sin embargo, a pesar de esto, es posible inferir que la hoja escapular habría sido amplia anteroposteriormente. El borde posterior del cuello escapular es recto, mientras que su borde anterior es levemente cóncavo (Figura 5.8.A y A'). El margen anterior de la escápula forma un ángulo de aproximadamente 135° con el eje mayor del hueso. La hoja de la escápula es plana y delgada, salvo en su parte distal, que es más robusta. Separando a la cavidad glenoidea de la hoja escapular existe un cuello escapular corto dorsoventralmente y ancho anteroposteriormente (Figura 5.8.A y A'). Se preserva parte de la espina escapular, la cual muestra una ligera inclinación posterior por sobre la fosa infraespinosa. La fosa supraespinosa es más profunda y más amplia que la fosa infraespinosa. La cavidad glenoidea posee un contorno ovoidal (Figura 5.8.B y B') con el eje antero-posterior más elongado (Tabla 5.5). El margen posterior es más redondeado mientras que el anterior es más agudo, debido a que el último es más estrecho al acercarse al proceso coracoides.

Tabla 5.5 - Medidas de la escápula de MPH P022

Rasgo	Medida en mm.
Longitud próximo-distal máxima	17
Longitud cavidad glenoide	40,5
Ancho cavidad glenoide	27,9
Ancho antero-posterior del cuello	49

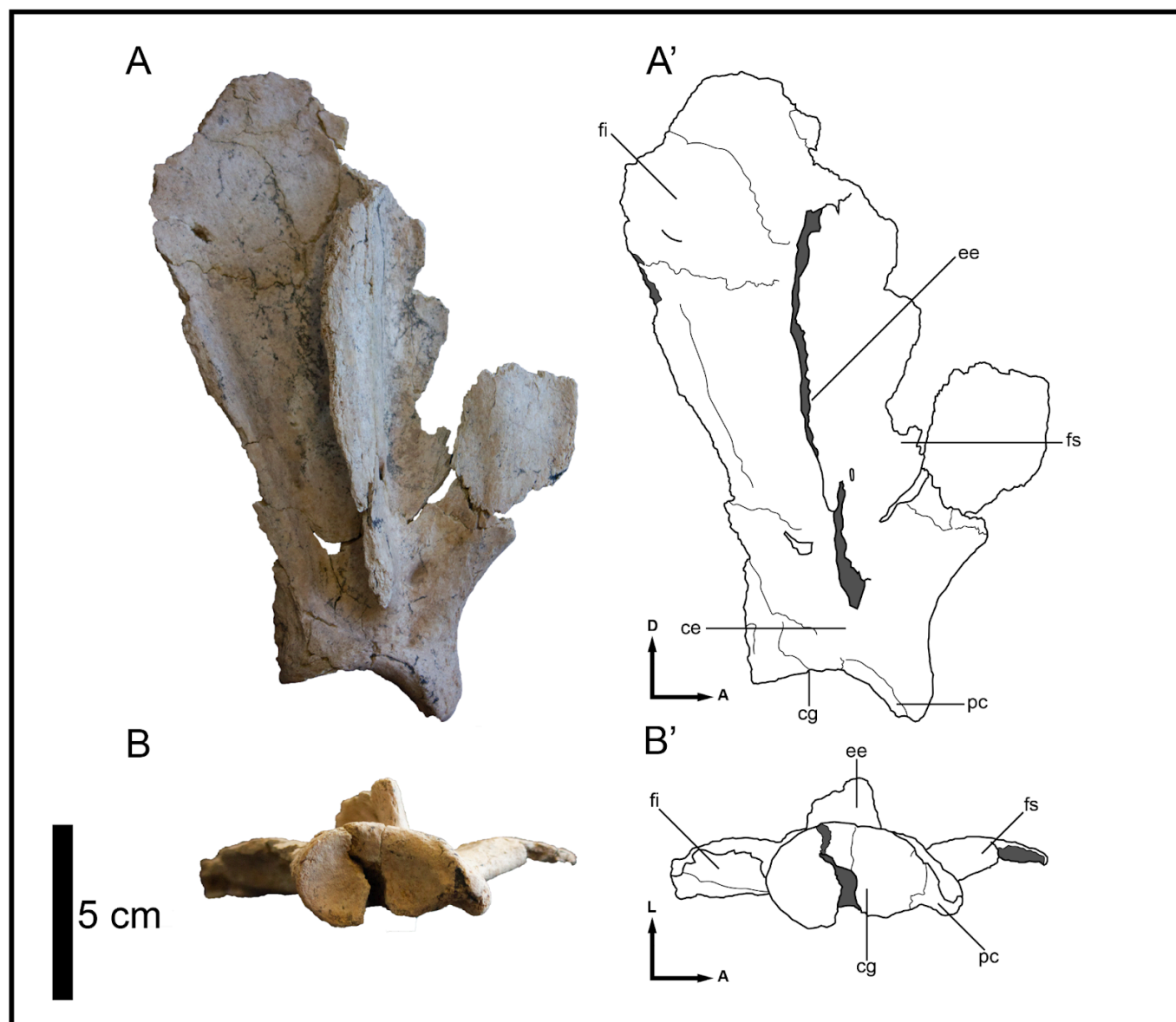


Figura 5.8. Fotos y esquemas de la escápula derecha de MPH P022 en vista lateral (A, A') y distal (B, B'). Abreviaturas: cg, cavidad glenoide; ce, cuello escapular; ee, espina escapular; fi, fosa infraescapular; fs, fosa supraescapular; pc, proceso coracoides. El color gris oscuro representa los sectores en los que el hueso se ha roto. *Ejes de polaridad:* A, anterior; D, dorsal; L, lateral.

Húmero

Se ha preservado aproximadamente la mitad distal del húmero derecho (Figuras 5.9 y 5.10). Se observa la parte más distal de la cresta deltopectoral, que termina en un tubérculo, aproximándose al mismo nivel que el ápice de la cresta epicondilar lateral, pero sin llegar al mismo (Figuras 5.9.A, B y 5.10.A). Por debajo de la cresta deltopectoral la diáfisis del húmero es cóncava, rasgo más observable en sus vistas medial y lateral (Figura 5.9). La cresta epicondilar lateral está muy desarrollada, en vista lateral es ligeramente oblicua con respecto al eje mayor del húmero y su ápice termina en un tubérculo (Figuras 5.9.B' y 5.10.A'). El epicóndilo medial es globoso y más robusto que el epicóndilo lateral. La cara posterior del epicóndilo medial posee una extensión lateromedial mayor que su cara anterior y su textura es marcadamente más rugosa (Figuras 5.10.A' y B'). No existen ni una cresta ni un foramen entepicondilar.

La tróclea, es muy similar en altura próximo-distalmente al cóndilo radial ó capítulo (Tabla 5.6, Figuras 5.10.A y A') En vista anterior el margen medial de la tróclea es ligeramente curvo, formando una leve cresta en su contacto con el epicóndilo medial y se proyecta distalmente, lo que resulta en una forma levemente cónica (Figura 5.10.A'). El capítulo se extiende distalmente de manera leve en comparación con lo observado en la tróclea, es ligeramente convexo y lateralmente su margen es recto (Figura 5.10.A'). En su margen lateral el capítulo presenta una cresta que se proyecta proximalmente. Entre la tróclea y el capítulo se tiene una ranura ligeramente cóncava y profunda (Figura 5.10.A'). La cara posterior de la tróclea se encuentra reducida medialmente, restringida por el mayor desarrollo del epicóndilo medial (Figura 5.10.B'). Posteriormente, el borde lateral de la tróclea

presenta una prominente cresta rugosa, que toma contacto con el epicóndilo lateral (Figura 5.10.B'). En vista distal, la ranura troclear es profunda (Figura 5.10.C'). Anteriormente y por sobre la faceta troclear se observa una profunda fosa coronoide, de contorno subcircular, que se extiende medialmente hasta el margen del húmero (Figura 5.10.A'). El margen próximo-medial de esta fosa se destaca por la presencia de una robusta cresta. Por sobre la faceta capitular existe una fosa radial, más profunda que la fosa coronoide y que contacta con la misma ampliamente a lo largo del margen medial (Figura 5.10.A')

En su cara posterior y por sobre la articulación de la tróclea se encuentra la fosa olecraneana (Figura 5.10.B'). Esta fosa es profunda, especialmente por sobre la tróclea, y se extiende lateralmente sobrepasando las facetas de articulación de la tróclea y el capítulo. Por sobre la fosa olecraneana el húmero es ligeramente cóncavo.

Tabla 5.6 - Medidas del húmero de MPH P022

Rasgo	Medidas en mm.
Ancho máximo de la epífisis distal	67
Altura de la tróclea	21
Ancho de la tróclea	22
Profundidad antero-posterior de la tróclea (vista distal)	30
Ancho del capítulo	24
Altura del capítulo	22
Longitud de la cresta lateral	60
Distancia máxima entre el labio medial de la tróclea y el margen del epicóndilo medial	18
Distancia máxima entre el margen distal del húmero y la cresta deltopectoral	75
Ancho de la fosa coronoide	23,5
Ancho de la fosa radial	21,5
Altura máxima de la fosa coronoide	21,6
Altura máxima de la fosa radial	21

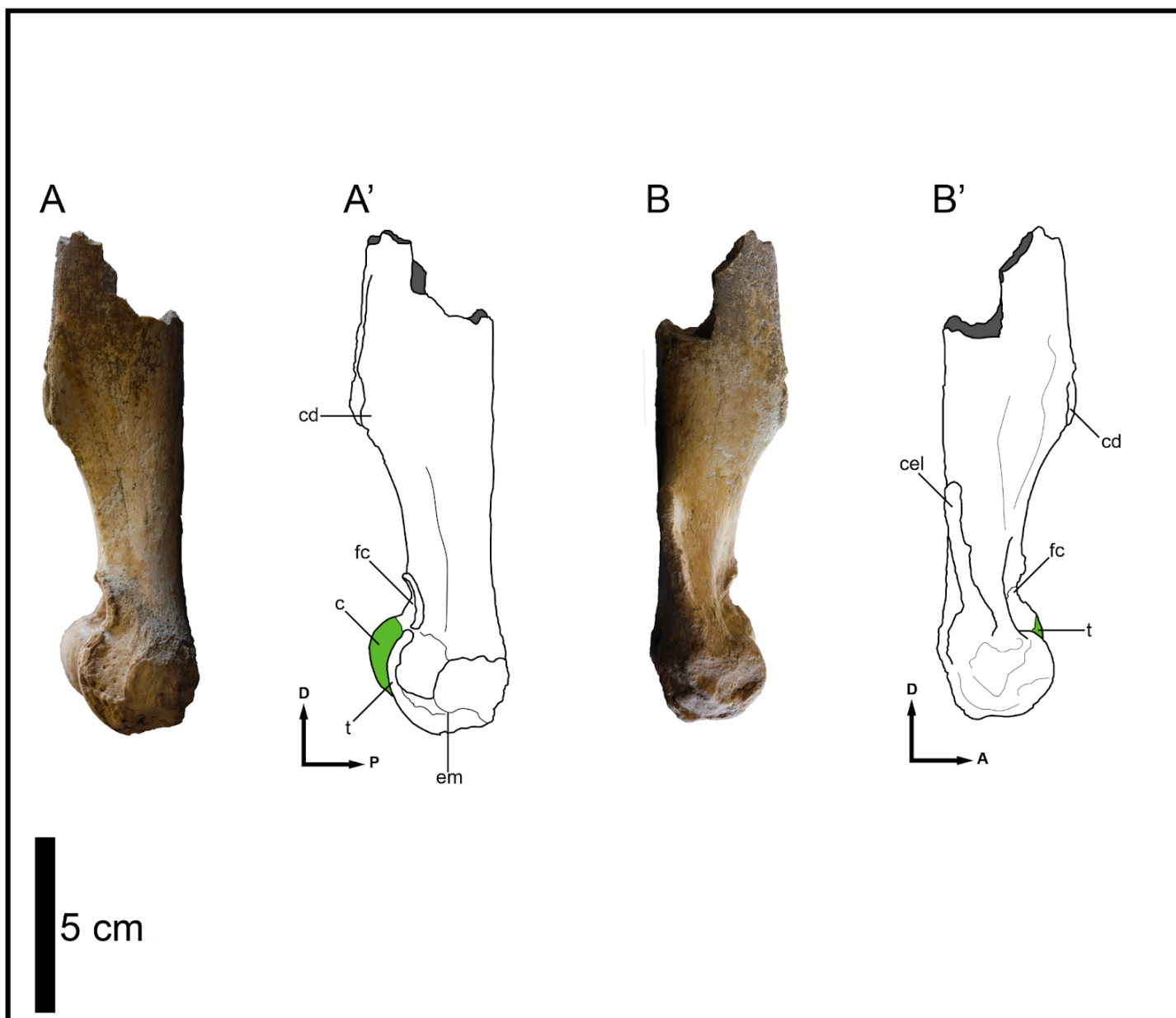


Figura 5.9. Fotos y esquemas del húmero derecho de MPH P022 en vista medial (A, A') y lateral (B, B'). Abreviaturas: c, capítulo; cd, cresta deltopectoral; cel, cresta epicondilar lateral; em, epicóndilo medial; fc, fosa coronoide; t, tróclea. El color gris oscuro representa los sectores en los que el hueso se ha roto. El color verde representa superficies de articulación. *Ejes de polaridad:* A, anterior; D, dorsal; P, posterior.

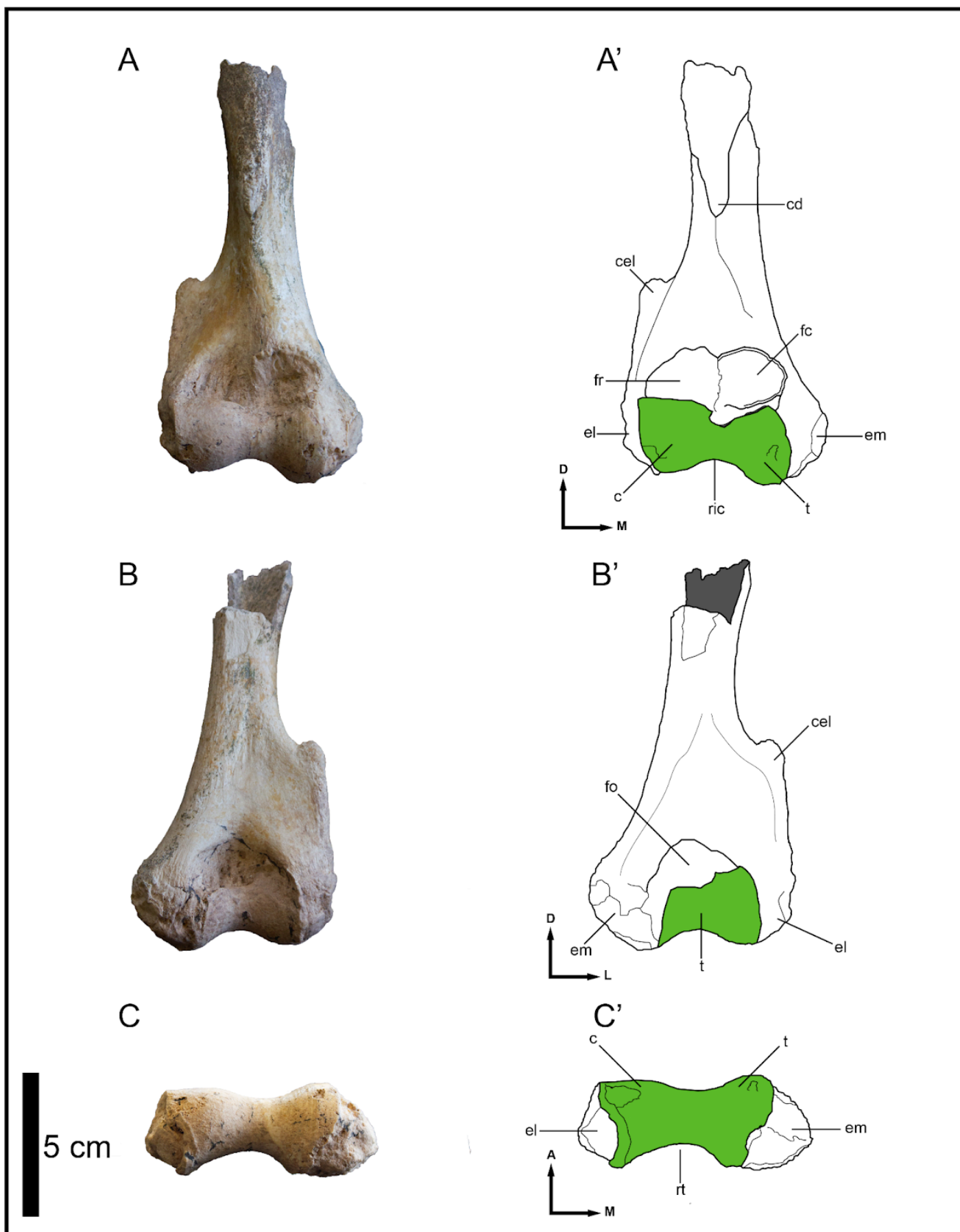


Figura 5.10. Fotos y esquemas del húmero derecho de MPH P022 en vista anterior (A, A'), posterior (B, B') y distal (C, C'). Abreviaturas: c, capítulo; cd, cresta deltopectoral; cel, cresta epicondilar lateral; em, epicóndilo medial; fc, fosa coronoide; fo, fosa del olécranon; fr, fosa radial; ric, ranura intercondilar; rt, ranura troclear; t, tróclea. El color gris oscuro representa los sectores en los que el hueso se ha roto. El color verde representa superficies de articulación. *Ejes de polaridad:* A, anterior; D, dorsal; L, lateral; M, medial.

Radio

Se preserva un fragmento de la diáfisis del radio derecho. El ancho máximo registrado para este fragmento (16 mm) no excede el ancho máximo registrado para el capítulo del húmero (Tabla 5.6). Proximalmente su sección transversal es de contorno ovoidal. El extremo distal es de contorno subtriangular, con las caras posterior y lateral rectas, formando un ángulo, y las caras proximal y medial suavemente convexas (Figura 5.11). En vista medial el margen anterior del radio es levemente convexo, mientras que en el margen posterior la convexidad es más marcada. En el sector más proximal del radio, más cercano a su cara posterior se observa una cresta que presenta una marcada tuberosidad (Figuras 5.11.A' y B'). La posición de esta cresta es la posición típica de la tuberosidad radial, por lo que muy probablemente se trate de esta estructura.

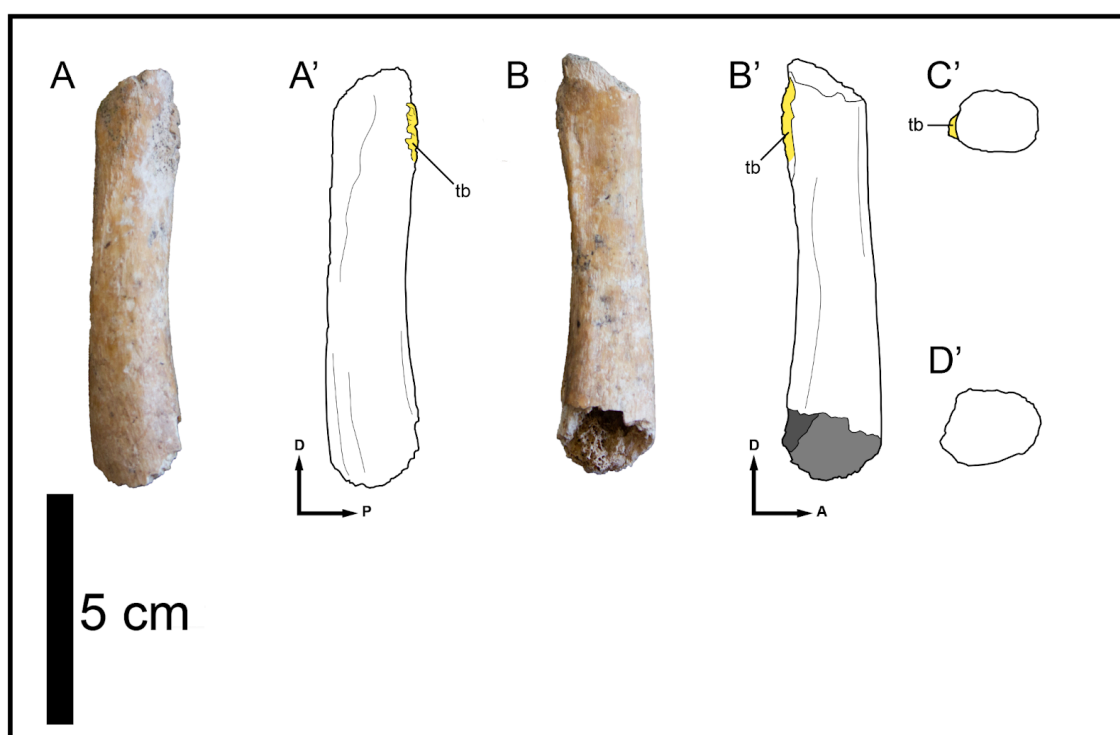


Figura 5.11. Fotos y esquemas del radio derecho de MPH P022 en vista medial (A, A') y lateral (B, B'). Esquemas de la sección transversal del fragmento en su zona proximal (C') y distal (D'). Abreviatura: tb, tuberosidad bicipital. El color gris oscuro representa los sectores en los que el hueso se ha roto. El color amarillo resalta la tuberosidad bicipital. *Ejes de polaridad:* A, anterior; D, dorsal; P, posterior

Extremidad Posterior

Fémur

Se preserva el extremo distal y una parte considerable de la diáfisis femoral (Figura 5.12). La diáfisis es recta y de sección subcircular. Distalmente, la diáfisis se expande ligeramente latero-medialmente (Figura 5.12.A' y B'). El epicóndilo lateral se encuentra mucho más proyectado que el medial (Figura 5.12.A'). En vista posterior, por sobre el cóndilo medial, se observa una fosa de poca profundidad, en cuyo margen proximal-medial se encuentra un foramen (Figura 5.12.B'). Este foramen, ubicado a 5 mm del cóndilo medial, probablemente se trate de un foramen nutricio del fémur. Lateralmente a esta fosa, por sobre el margen medial del cóndilo lateral existe una fosa de menor extensión, pero más profunda. Ambas fosas generan una superficie de contorno triangular en la parte distal del fémur, la superficie poplíteo. En la cara posterior de la diáfisis se puede distinguir un leve relieve, similar a la línea áspera observada en homínidos, que puede estar indicando un sitio de inserción muscular (Figura 5.12.B')

En vista distal, la epífisis del fémur tiene un contorno subrectangular, siendo levemente más desarrollada latero-medialmente que antero-posteriormente (Tabla 5.7, visualizado en Figura 5.12.D'). El cóndilo medial es ligeramente más extenso que el lateral, y ambos están separados por una profunda y estrecha ranura (Figura 5.12.C). Solo el margen lateral de la tróclea se ha preservado, este posee un margen recto e inclinado hacia la línea sagital (Figura 5.12.A'). La tróclea es latero-medialmente amplia y cóncava en vista anterior. En vista lateral es levemente más alta que los cóndilos (Figura 5.12.C'). El margen lateral de la cara anterior de la tróclea está delimitado por la presencia de una cresta. El margen medial de la

tróclea no se ha preservado. En vista posterior los cóndilos femorales son similares en tamaño y forma (Tabla 5.7), aunque el cóndilo lateral es levemente más alto y más ancho latero-medialmente en su sector más proximal. El surco intercondilar entre ambos cóndilos es marcadamente rugoso (Figura 5.12.B)

Tabla 5.7 - Medidas del Fémur de MPH P022

Rasgo	Medida en mm.
Diámetro medial-lateral de la diáfisis en su punto medio	24
Diámetro antero-posterior de la diáfisis en su punto medio	21
Ancho del cóndilo medial en vista posterior	17,5
Altura máxima del cóndilo medial en vista posterior	21
Ancho del cóndilo lateral en vista posterior	19
Altura máxima del cóndilo lateral en vista posterior	22
Ancho de la tróclea en vista anterior	25,5
Altura de la tróclea en vista anterior	27e
Ancho de la epífisis distal en vista distal	48,5
Altura de la epífisis distal en vista distal	35
Circunferencia en el sector medio (f)	75

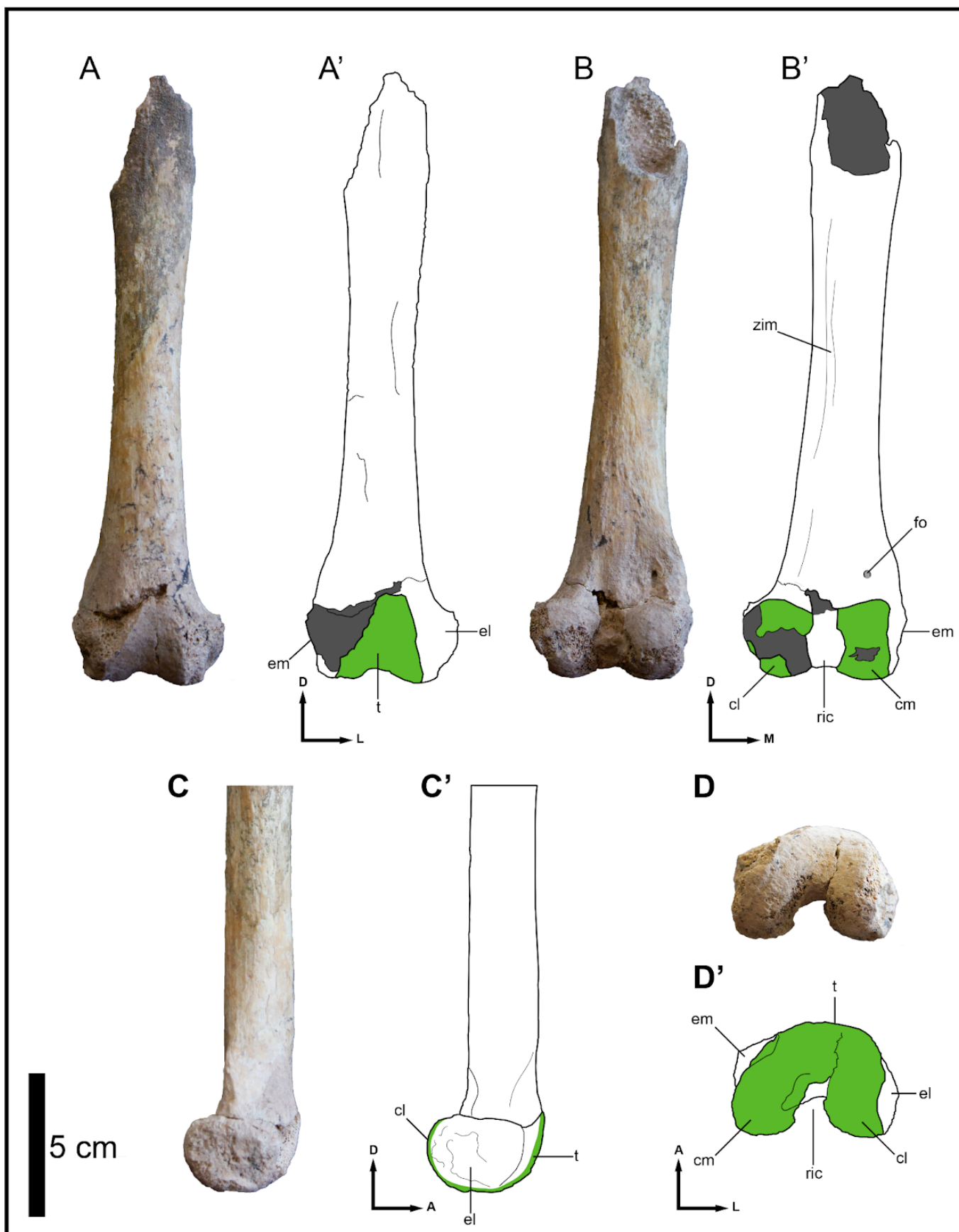


Figura 5.12. Fotos y esquemas del fémur izquierdo de MPH P022 en vista anterior (A, A'), posterior (B, B'), lateral (C, C') y distal (D, D'). Abreviaturas: cm, cóndilo medial; cl, cóndilo lateral; em, epicóndilo medial; el, epicóndilo lateral; fo, foramen; ric, ranura intercondilar; t, tróclea; zim, zona de inserción muscular. El color gris oscuro representa los sectores en los que el hueso se ha roto. El color verde representa superficies de articulación. *Ejes de polaridad:* A, anterior; D, dorsal; L, lateral; M, medial.

Tibia

Se preserva la diáfisis prácticamente completa de la tibia izquierda, con parte de la epífisis distal preservada (Figura 5.13). La diáfisis es recta en vista anterior (Figura 5.13.A), a excepción del sector distal, donde el margen lateral de la tibia se proyecta levemente en sentido anterior. En vista anterior el borde medial del material preservado es recto, mientras que el borde lateral es ligeramente cóncavo, especialmente en su extremo más distal (Figura 5.13.A). En vista anterior puede observarse el sector más distal de la cresta tibial (Figura 5.13.A'). Esta cresta es amplia latero-medialmente y no es muy conspicua, siendo el contacto con la epífisis tibial muy suave. La cara posterior de la tibia forma una superficie plana en gran parte de su extensión, inclinándose en sentido postero-lateral levemente al acercarse a la epífisis distal (Figura 5.13.B). En vista posterior, cerca del margen lateral de la tibia y en el sector más distal de la diáfisis se observa una muesca, que probablemente sea la faceta de articulación para la fíbula (Figura 5.13.B'). El sector más proximal de la diáfisis es subtriangular en sección, siendo la cara posterior plana (Figura 5.13.C). Distalmente, el sector preservado de la diáfisis posee una sección transversal ovoidea. En el margen lateral de la epífisis distal se preserva una pequeña parte de la faceta de articulación distal, que es levemente cóncava (Figura 5.13.B' y D')

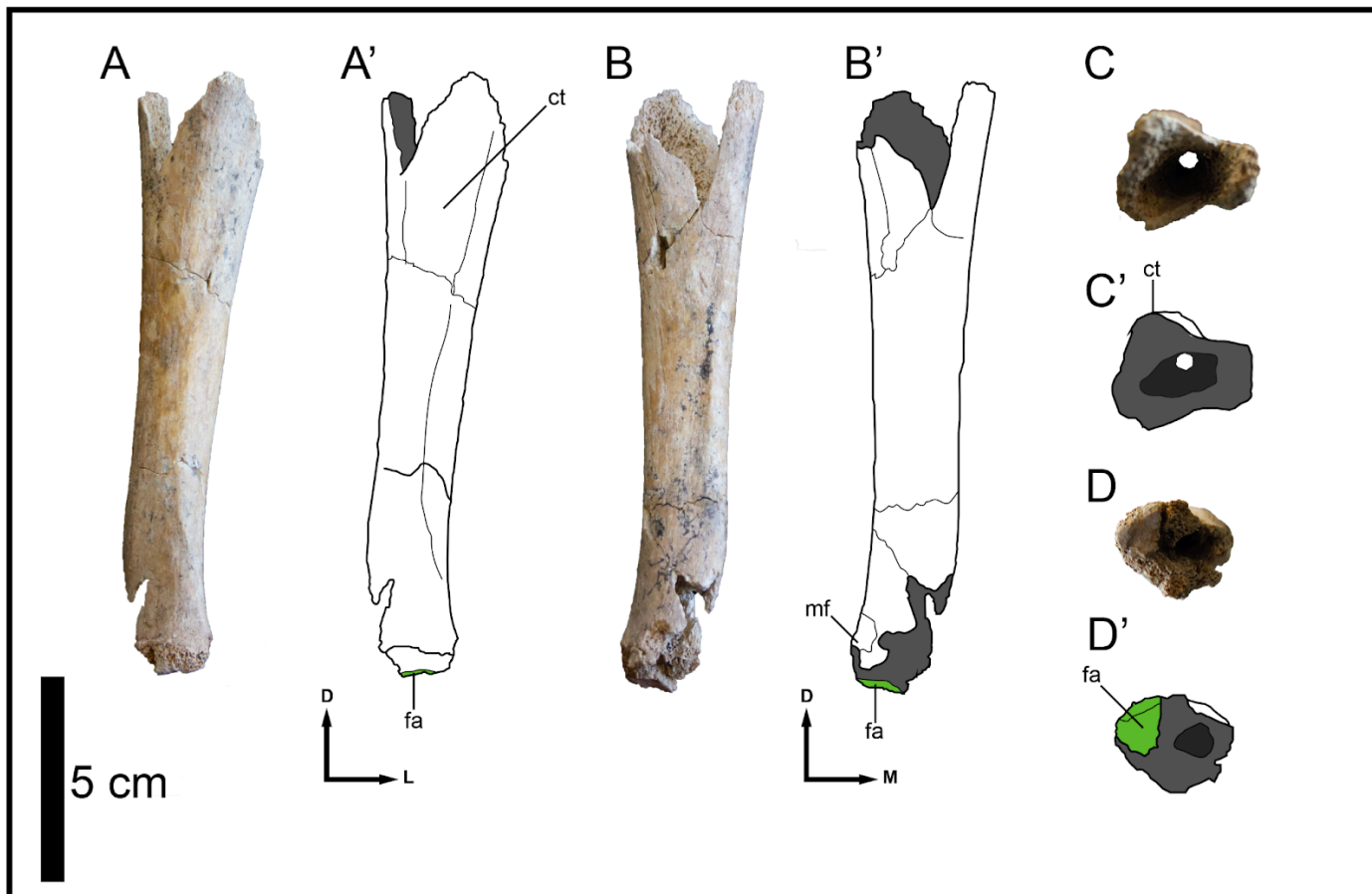


Figura 5.13. Fotos y esquemas de la tibia izquierda de MPH P022 en vista anterior (A, A'), posterior (B, B'), proximal (C, C') y distal (D, D'). Abreviaturas: ct, cresta tibial; fa, faceta de articulación; mf, muestra para la fíbula. El color gris oscuro representa los sectores en los que el hueso se ha roto. El color verde representa superficies de articulación. *Ejes de polaridad:* D, dorsal; L, lateral; M, medial.

Tabla 5.8 - Medidas de la tibia para MPH P022

Rasgo	Medidas en mm.
Máxima longitud próximo-distal registrada	141
Ancho máximo diáfisis proximal	34
Ancho máximo diáfisis distal	31

5.1.3 Huesos indeterminados

Posible metatarsal 1 / metacarpal ?.

Se preserva un fragmento de un hueso sin indeterminado (Figura 5.14). En comparación con el resto de los materiales postcraneales es muy pequeño (Tabla 5.9). Por las características anatómicas preservadas se interpreta que podría tratarse de un fragmento del metatarsal I o de un fragmento de metacarpal. De tratarse de un metatarsal I, estaría relativamente mayor desarrollado a lo esperado en comparación con otros Borhyaenoidea como *Thylacosmilus* y *Borhyaena*. Distalmente es aguzado y comprimido, mientras que proximalmente es relativamente más ancho y presenta una superficie algo cóncava y de contorno ovoidal que posiblemente represente una faceta de articulación (Figura 5.14)

Tabla 5.9 - Medidas del hueso indeterminado

Rasgo	Medida en mm.
Longitud máxima	31
Ancho zona proximal	8,5
Ancho zona distal	10

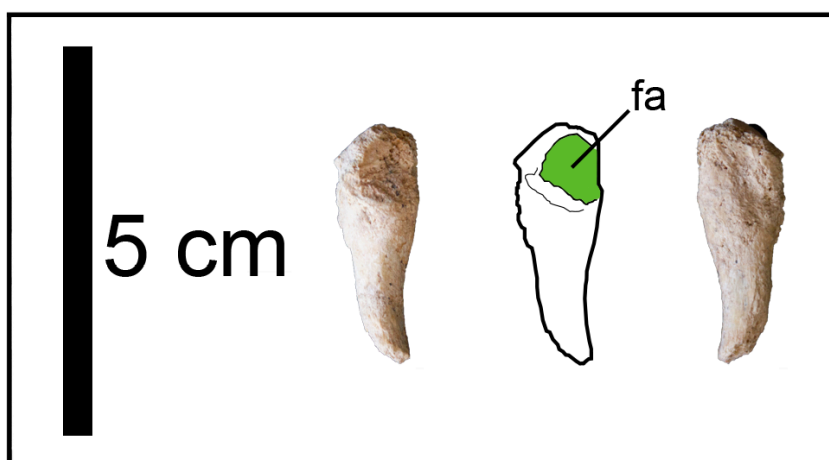


Figura 5.14. Fotos y esquemas del posible metacarpal / metatarsal de MPH P022. Abreviaturas: fa, faceta de articulación. El color verde representa superficies de articulación.

5.2 Análisis Filogenético

Los estudios realizados con la matriz de Suárez et al. (2023) sin la adición del carácter adicional recuperaron topologías idénticas a las que se mostrarán a continuación. La exclusión del taxón *Thylacinus cynocephalus* también da como resultado las mismas topologías, variando únicamente la longitud de pasos.

Análisis filogenético bajo pesos iguales.

Tanto la búsqueda mediante el método tradicional como la búsqueda mediante nuevas tecnologías dieron como resultado 15 árboles más parsimoniosos con una longitud de pasos igual a 1606, un índice de consistencia (CI) de 0,310 y un índice de retención (RI) de 0,659. El árbol de consenso estricto de las topologías halladas tiene una longitud de 1637 pasos, con un CI de 0,304 y un RI igual a 0.650 (Figura 5.15). El ejemplar MPH P022 se recupera dentro del grupo de los Thylacosmilidae, soportado por un valor de Bremer de 2 y una frecuencia de Bootstrap de 55, conformando una politomía con el resto de los integrantes del grupo (*Anachlysictis gracilis*, *Thylacosmilus atrox*, *Patagosmilus goini* y el material IGM 251108, un posible tilacosmílido proveniente de La Venta, Colombia el cual está siendo estudiado actualmente por Suarez y asociados) y con las siguientes sinapomorfías del postcráneo observables en el material MPH P022: El proceso transversal del atlas se extiende caudalmente por detrás de las articulaciones anteriores del axis y es marcadamente más largo que ancho (Carácter 281, estado 1 a 2) , los extremos del proceso transversal de la quinta vértebra cervical no se superponen transversalmente (Carácter 289, estado 0 a 1), ausencia del foramen entepicondilar del húmero (Carácter 314, estado 0 a 1) y una ranura intercondilar del

húmero estrecha y cóncava posteriormente (Carácter 325, estado 0 a 1). Individualmente, ciertas sinapomorfías marcadas por el análisis se observan en esparasodontes no pertenecientes a los tilacosmílidos (i.e., un mayor desarrollo posterior del atlas y que los extremos del proceso transversal de la quinta vértebra cervical no se superpongan transversalmente presentes en *Callistoe vincei*; la ausencia del foramen entepicondilar del húmero también presente en los Borhyaenidae), por lo que las mismas serían sinapomorfías ambiguas.

Análisis filogenético bajo pesos implicados.

Los análisis bajo el criterio de pesos implicados dieron topologías que difieren de las obtenidas mediante pesos iguales cuando los valores de la constante K son bajos (K=3) y moderados (K=12), mientras que cuando los valores de K exceden los 30 (K=33) los análisis filogenéticos bajo pesos implicados dan topologías idénticas a las halladas bajo pesos iguales (Figura 5.16)

Cuando la constante K toma valores bajos (K=3) se recuperan 11 árboles con un puntaje de 169,75 (Figura 5.16.A). El grupo de los Borhyaenoidea se recupera con un valor de soporte Bootstrap de 62. Dentro de los Borhyaenoidea, los Borhyaenidae se obtienen como un grupo monofilético con un valor de Bootstrap de 61. Por otra parte, los Proborhyaenidae (con excepción de *Callistoe vincei*) y los Thylacosmilidae (incluyendo a MPH P022), así como *Eomarkharia* [que en estudios previos (Engelman et al., 2020) se lo postula como un stem Proborhyaenidae] se recuperan como una politomía. Esta asociación entre los Proborhyaenidae y los Thylacosmilidae no está muy soportada, obteniendo valores bajos de Bootstrap (32).

Cuando los valores de la constante K son moderadamente más altos (K=12) se recuperan 16 árboles con un puntaje de 70 (Figura 6.16.B). A diferencia de las

topologías halladas con una constante $K = 3$ se recupera a los Proborhyaenidae como un grupo monofilético, aunque con soportes de Bootstrap con un valor muy bajo (27). Los Thylacosmilidae (incluyendo a MPH P022) se encuentran en una politomía con *Eomarkharia* y *Pharsophorus* (un Borhyaenoidea basal). Esta politomía posee un valor extremadamente bajo de soporte (con un Bootstrap de 2), como así también lo tiene el grupo que conforma junto a los Proborhyaenidae (con un Bootstrap de 5).

Cuando K supera un valor de 30 se obtienen 5 árboles con un puntaje de 30. Estas topologías presentan valores de soporte de Bootstrap comparables a los obtenidos en búsquedas bajo pesos iguales y su arreglo de los taxones es igual. (Figura 5.16.C)

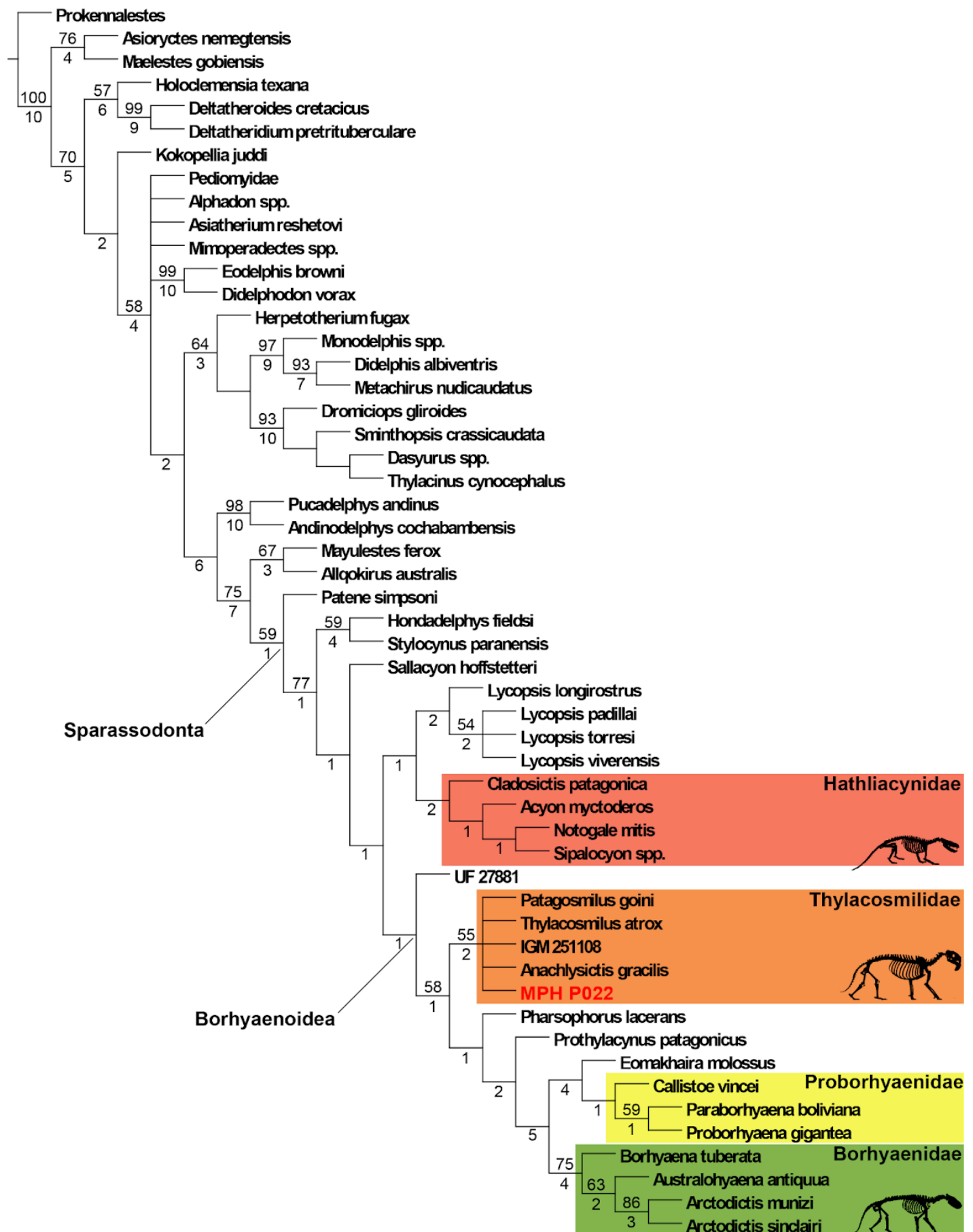


Figura 5.15. Árbol de consenso estricto obtenido mediante parsimonia bajo pesos iguales. Por sobre las ramas se encuentran los valores de Bootstrap y por debajo los valores de soporte de Bremer.

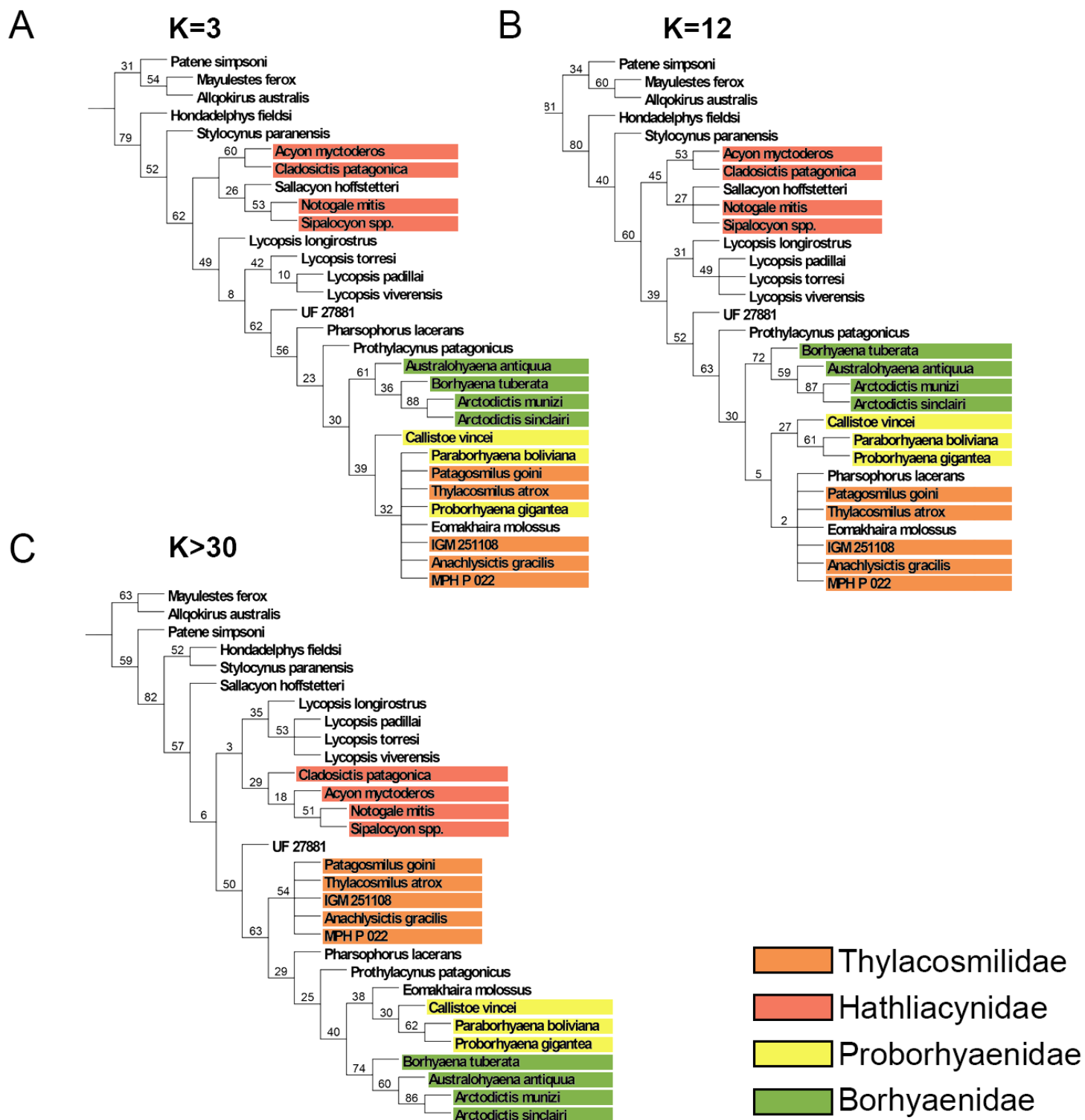


Figura 5.16 Recorte de los árboles de consenso estricto obtenidos mediante parsimonia bajo pesos implicados, enfocándose en los esparasodontes. Por sobre las ramas se encuentran los valores de Bootstrap.

5.3 Estimación de masa corporal

Para el caso de MPH P022, la circunferencia del fémur en su punto medio es 75 mm, por lo que la ecuación “ $\text{Log Peso} = 2.88 \times \text{Log (75)} - 3.40$ ” da como resultado una masa corporal estimada de 100 kilogramos.

Tras calcular las superficies de ambos cóndilos femorales la ecuación “ $\text{Log Peso} = 1.31 \times \text{Log (392 + 231)} - 2.02$ ” sugiere un peso cercano a los 43 kilogramos, aproximadamente la mitad del valor anterior.

6. Discusión

6.1 Comparaciones

Si bien el estudio y clasificación de los esparasodontes se enfoca en caracteres dentales y craneales, se reconocen en la literatura dos rasgos distintivos del postcráneo de los mismos: la presencia de crestas ventrales terminando en un proceso en el axis, tercera y cuarta vértebra cervical y la extensión distal de la cresta deltopectoral del húmero (Argot, 2004b). Estos rasgos, presentes en MPH P022, sumados a la morfología general de la región cervical y del húmero (i.e., la robustez de la región cervical, el desarrollo posterior de los procesos transversos, la robustez del húmero y la ausencia de una cresta entepicondilar) permiten asociar a MPH P022 con los esparasodontes. Adicionalmente, se reconocen en MPH P022 rasgos más típicos de los Borhyaenoidea (Argot, 2004b) (i.e., un atlas robusto, espina neural del axis desarrollada posteriormente y cóndilos femorales subiguales). A continuación se realizarán comparaciones con taxones pertenecientes al grupo de

los esparasodontes, principalmente con aquellos en los que se ha preservado parte informativa del esqueleto postcraneal:

Esparasodontes no borhienoideos: *Lycopsis longirostrus*, *Cladosictis patagonica* y *Sypalocyon* sp (siendo estos dos últimos miembros de los hatliacínidos);

Esparasodontes borhienoideos: *Prothylacinus patagonicus*, *Callistoe vincei*, *Arctodictis sinclair*, *Borhyaena tuberata* y *Thylacosmilus atrox*.

El postcráneo de los grupos mencionados fue estudiado en detalle en numerosas publicaciones (Tabla 6.1). Con el objetivo de reducir la cantidad de citas repetidas en la sección de comparación, al mencionar rasgos individuales de cada uno de los taxones de esparasodontes se estará haciendo referencia a las publicaciones referidas en la Tabla. Para el caso de la región caudal, el registro no es muy completo, por lo que se ha agregado a la comparación al marsupial *Thylacinus cynocephalus* (Warburton et al., 2019), que ha sido utilizado en la bibliografía de esparasodontes para el estudio de las vértebras caudales.

Tabla 6.1 - Material postcraneal estudiado en esparasodontes

TAXON	ELEMENTOS ÓSEOS DESCRITOS	REFERENCIAS
<i>Lycopsis longirostrus</i>	Vértebras cervicales, vértebras caudales anteriores, escápula, húmero, fémur y tibia	Argot, 2004c
<i>Cladosictis patagonica</i>	Vértebras cervicales, vértebras caudales anteriores y de transición, escápula, húmero, fémur y tibia	Argot, 2003b
<i>Sypalocyon</i> sp	Vértebras cervicales, una vértebra caudal, fragmentos de la escápula, el húmero, el fémur y la tibia	Argot, 2003b
<i>Prothylacinus patagonicus</i>	Vértebras cervicales y caudales, fragmentos de escápula, húmero, radio, fémur y tibia	Argot, 2003a
<i>Callistoe vincei</i>	Vértebras cervicales, escápula, húmero, fémur y tibia	Argot y Babot, 2011
<i>Arctodictis sinclair</i>	Vértebras cervicales, vértebras caudales, escápula, húmero y tibia	Forasiepi, 2009
<i>Borhyaena tuberata</i>	Vértebras cervicales, vértebras caudales anteriores, escápula, húmero, fémur y tibia	Argot, 2003a
<i>Thylacosmilus atrox</i>	Vértebras cervicales, húmero, fémur y tibia	Argot, 2004a; Riggs, 1934

6.1.1 Vértebras cervicales

MPH P022 comparte con *Arctodictis sinclair*, *Borhyaena tuberata*, *Prothylacinus patagonicus* y *Thylacosmilus atrox* un arco dorsal del atlas robusto y anteroposteriormente extenso (Figura 6.1) y facetas de articulación anteriores son marcadamente cóncavas. MPH P022 comparte con *Thylacosmilus* una curvatura más pronunciada en el margen más dorsal de las facetas de articulación anteriores del atlas, diferenciándose de los otros Borhyaenoidea (i.e., *Arctodictis sinclair*, *Borhyaena tuberata*, *Callistoe vincei* y *Prothylacinus patagonicus*). A diferencia de *Callistoe* y de los Borhyaenidae *Arctodictis sinclair* y *Borhyaena tuberata*, el surco

que separa a las facetas de articulación del resto del arco dorsal del atlas se encuentra muy reducido en MPH P022. Este rasgo también es observado en esparasodontes como *Thylacosmilus*, *Prothylacinus*, *Lycopsis* y *Cladosictis*, aunque el nivel de reducción observado en MPH P022 es mayor. El proceso transversal del atlas de MPH P022 se extiende posteriormente por detrás de los arcos, formando un ángulo agudo (aproximadamente 40°) con el margen posterior de la vértebra, rasgo presente en *Thylacosmilus atrox* y *Callistoe vincei*. En vista dorsal el proceso transversal no se extiende más allá de las facetas de articulación posteriores y el contorno lateral del mismo es circular y casi simétrico antero-posteriormente en esparasodontes (i.e., *Cladosictis patagonica*, *Sypalocyon*, *Arctodictis sinclairi*, *Borhyaena tuberata* y *Prothylacinus patagonicus*), mientras que en MPH P022, *Callistoe vincei* y *Thylacosmilus atrox* el proceso transversal si se extiende más allá de las facetas posteriores y se pierde esta simetría.

A pesar de que el margen posterior de la espina neural del axis no se ha preservado completo en MPH P022, sobrepasaba el nivel posterior de las postzigapófisis, y cuando se articulan el axis con la tercera cervical se observa que la parte preservada de la espina neural se extiende posteriormente por sobre la tercera vértebra cervical, característica observada en todos los esparasodontes borhienoides (i.e., *Prothylacinus patagonicus*, *Callistoe vincei*, *Arctodictis sinclairi* y *Borhyaena tuberata*) con excepción de *Thylacosmilus atrox*, cuya espina neural no posee un gran desarrollo posterior, solo sobrepasando levemente a las postzigapófisis. En este aspecto, MPH P022 se distingue de *Thylacosmilus atrox*.

Tanto en *Thylacosmilus* como en MPH P022 existe una cresta ventral en la quinta vértebra cervical, que en ambos ejemplares da lugar a un proceso. Una

cresta ventral en la quinta vértebra cervical es mencionada para otros borhienoideos (i.e., *Arctotictis sinclair*, *Borhyaena tuberata*, *Callistoe vincei* y *Prothylacinus*) pero en general no presenta un desarrollo marcado y no se hace mención de un proceso al final de la misma. En el caso de *Arctodictis sinclair* y *Callistoe vincei* existe un proceso bífido en la cuarta vértebra cervical. En *Thylacosmilus* esta cresta es menos prominente que en las vértebras cervicales precedentes, mientras que en MPH P022, dicha cresta es de tamaño comparable al de las vértebras cervicales precedentes. En la sexta vértebra cervical de MPH P022 se observa una cresta ventral desarrollada a diferencia del resto de los Borhyaenoidea, que presentan una notable reducción de esta estructura hacia las vértebras cervicales posteriores.

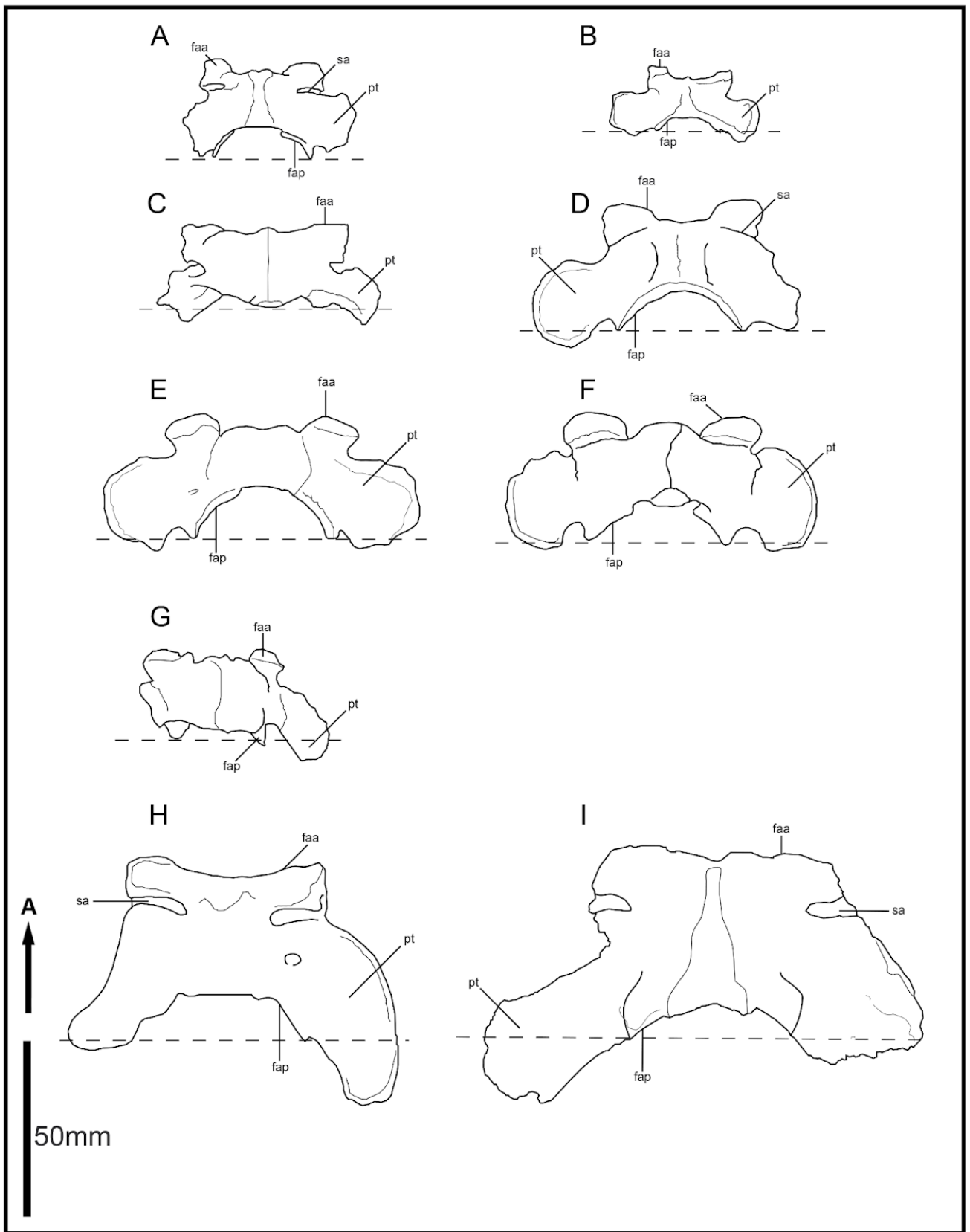


Figura 6.1. A-F. Esquemas simplificados del atlas en vista dorsal de esparasodontes: *Cladosictis patagonica*, PU 015702 (A. modificado de Argot, 2003a); *Sipalocyon gracilis*, PU 015154 (B. modificado de Argot, 2003); *Lycopsis longirostrus*, UCMP 38061 (C. modificado de Argot, 2004); *Prothylacinus patagonicus*, PU 015700 (D. modificado de Argot, 2003b); *Arctodictis sinclairi*, MLP 85-VII-3-1 (E. modificado de Forasiepi, 2009); *Borhyaena tuberculata*, PU 015701 (F. modificado de Argot, 2003b); *Callistoe vincei*, PVL 4187 (G. modificado de Argot y Babot, 2011); *Thylacosmilus atrox*, FMNH P 14344 (H. modificado de Argot, 2004a) y MPH P022 (I). Abreviaturas: faa, faceta de articulación anterior; fap, faceta de articulación posterior; pt, proceso transverso; sa, surco anterior. La línea punteada representa el margen más posterior de las facetas articulares posteriores. *Ejes de polaridad*: A, anterior.

6.1.2 Vértebraes caudales

A diferencia que lo observado en *Lycopsis*, *Cladosictis* y *Prothylacinus* las vértebras caudales preservadas para MPH P022 no presentan un cuerpo vertebral de caras anterior y posterior oblicuas en vista lateral. Este rasgo se asocia a un leve incremento en la flexibilidad de la cola (Argot, 2003a).

Si consideramos a las vértebras caudales preservadas en MPH P022 como anteriores distales o de transición (aproximadamente entre la caudal 5 y la 8) se puede observar una mayor reducción de las pre- y postzigapófisis en MPH P022 en comparación con lo observado en las vértebras anteriores de *Arctodictis*, *Borhyaena*, *Lycopsis*, *Cladosictis*, *Prothylacinus* y *Thylacinus*. Sin embargo si se las compara con las vértebras transicionales de *Prothylacinus* (Figura 6.2.B. Caudales 7 y 9) y *Cladosictis* (Figura 6.2.C. Caudal 8) vemos que el desarrollo de las prezigapófisis es mayor. Por otra parte, la longitud antero-posterior de las vértebras caudales de MPH P022 en comparación con su ancho lateral es menor que la observada en las caudales transicionales y posteriores preservadas en *Arctodictis*, *Prothylacinus*, *Cladosictis*, siendo más afín a la longitud observada en vértebras caudales más anteriores de estos grupos y a la relación observada en las transicionales de *Thylacinus* (Figura 6.2.D. Caudal 6)

Los procesos transversos son pequeños en comparación con los de las vértebras caudales anteriores y de transición de *Arctodictis*, *Prothylacinus*, *Cladosictis*, siendo similar en morfología al proceso transversal de la vértebra 6 de *Thylacinus*. A su vez no presentan una rama anterior del proceso transversal, característico de las vértebras post transicionales y distales de los taxones mencionados. Las vértebras caudales de MPH P022 presentan rasgos intermedios

entre las caudales anteriores y transicionales de *Arctodictis*, *Prothylacinus* y *Cladosictis*, siendo más similares a las vértebras 6 y 7 de *Thylacinus*. Si las consideramos transicionales, serían menos elongadas antero-posteriormente y su proceso transverso estaría menos desarrollado en comparación con las vértebras transicionales de otros esparasodontes.

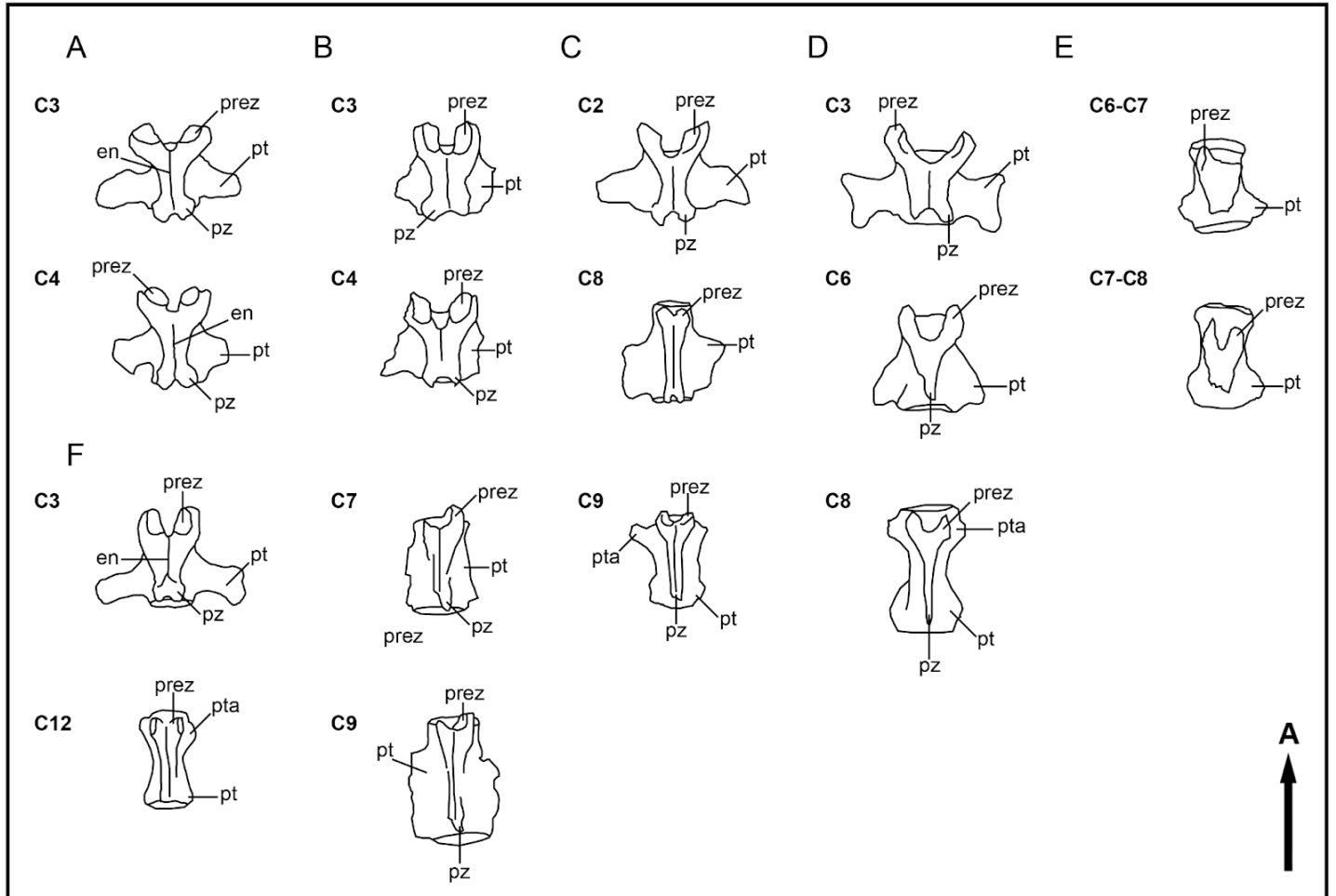


Figura 6.2. A-F. Esquemas simplificados de las vértebras caudales en vista dorsal de distintos esparasodontes y del marsupial *Thylacinus cynocephalus*: *Borhyaena tuberata*, PU 015701 (A. modificado de Argot, 2003b); *Prothylacinus patagonicus*, PU 015700 (B. modificado de Argot, 2003b); *Cladosictis patagonica*, PU 015046 (C. modificado de Argot, 2003a); *Thylacinus cynocephalus*, SAMA M1960 (D. modificado de Warburton et al., 2019); MPH P022 (E) y *Arctodictis sinclairi*, MLP 85-VII-3-1 (F. modificado de Forasiepi, 2009). Abreviaturas: en, espina neural (remanente); prez, prezigapófisis; pt, proceso transverso; pta, proceso transverso anterior; pz, postzigapófisis. *Ejes de polaridad*: A, anterior.

6.1.3 Extremidad anterior

Escápula

La escápula de MPH P022 se encuentra muy fragmentada, lo que imposibilita realizar comparaciones en gran detalle sobre su morfología. Sin embargo, esta es la primera vez que se cuenta con este elemento para un Thylacosmilidae. El ángulo que se forma entre la lámina supraescapular y el cuello escapular de MPH P022 (135°) es mayor al ángulo observado en otros esparasodontes como *Cladosictis*, *Sipalocyon*, *Lycopsis*, *Prothylacinus*, *Borhyaena* y *Arctodictis*, que no sobrepasan los 130° (Figura 6.4). La cavidad glenoidea de MPH P022 es de contorno ovoide y difiere del contorno subcircular presente en otros Sparassodonta, como *Borhyaena*, *Prothylacinus*, *Sipalocyon* y *Cladosictis* (Figura 6.3)

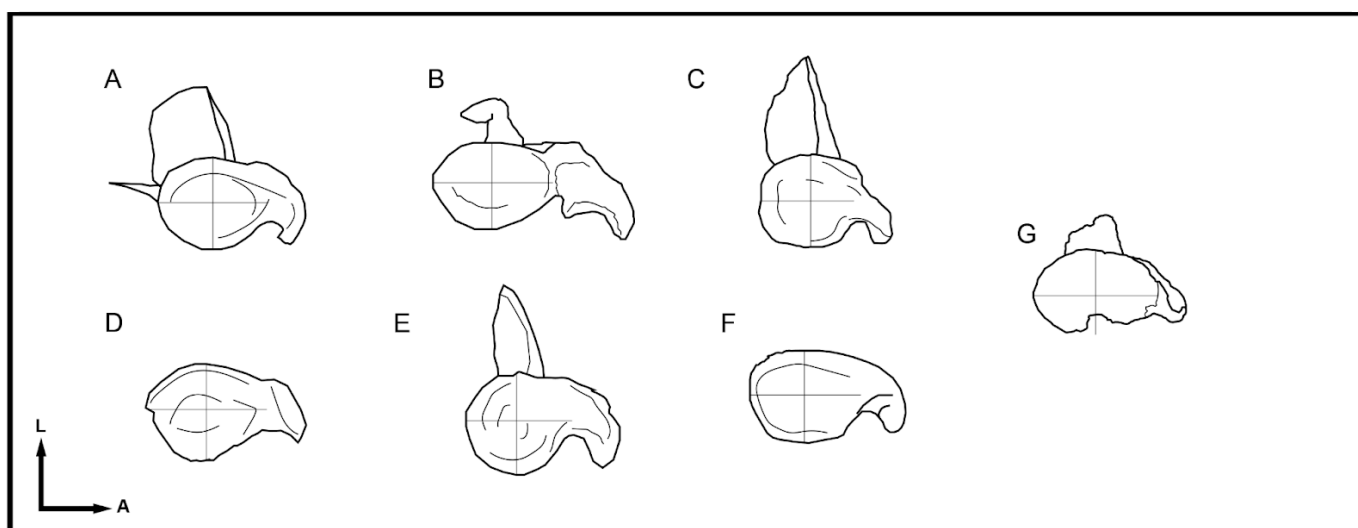


Figura 6.3. A-G Esquema simplificado de la escápula de esparasodontes en vista distal, sin escala. *Cladosictis patagonica*, PU 015702 (A. modificado de Argot, 2003a); *Lycopsis longirostrus*, UCMF 38061 (B. modificado de Argot, 2004); *Borhyaena tuberata*, PU 015701 (C. modificado de Argot, 2003b); *Sipalocyon gracilis*, MACN 5938-5949 (D. modificado de Argot, 2003); *Prothylacinus patagonicus*, PU 015700 (E. modificado de Argot, 2003b); *Arctodictis sinclairi*, MLP 85-VII-3-1 (F. modificado de Forasiepi, 2009) y MPH P022 (G). Las líneas rectas representan los ejes principales de la cavidad glenoidea. *Ejes de polaridad*: A, anterior; L, lateral.

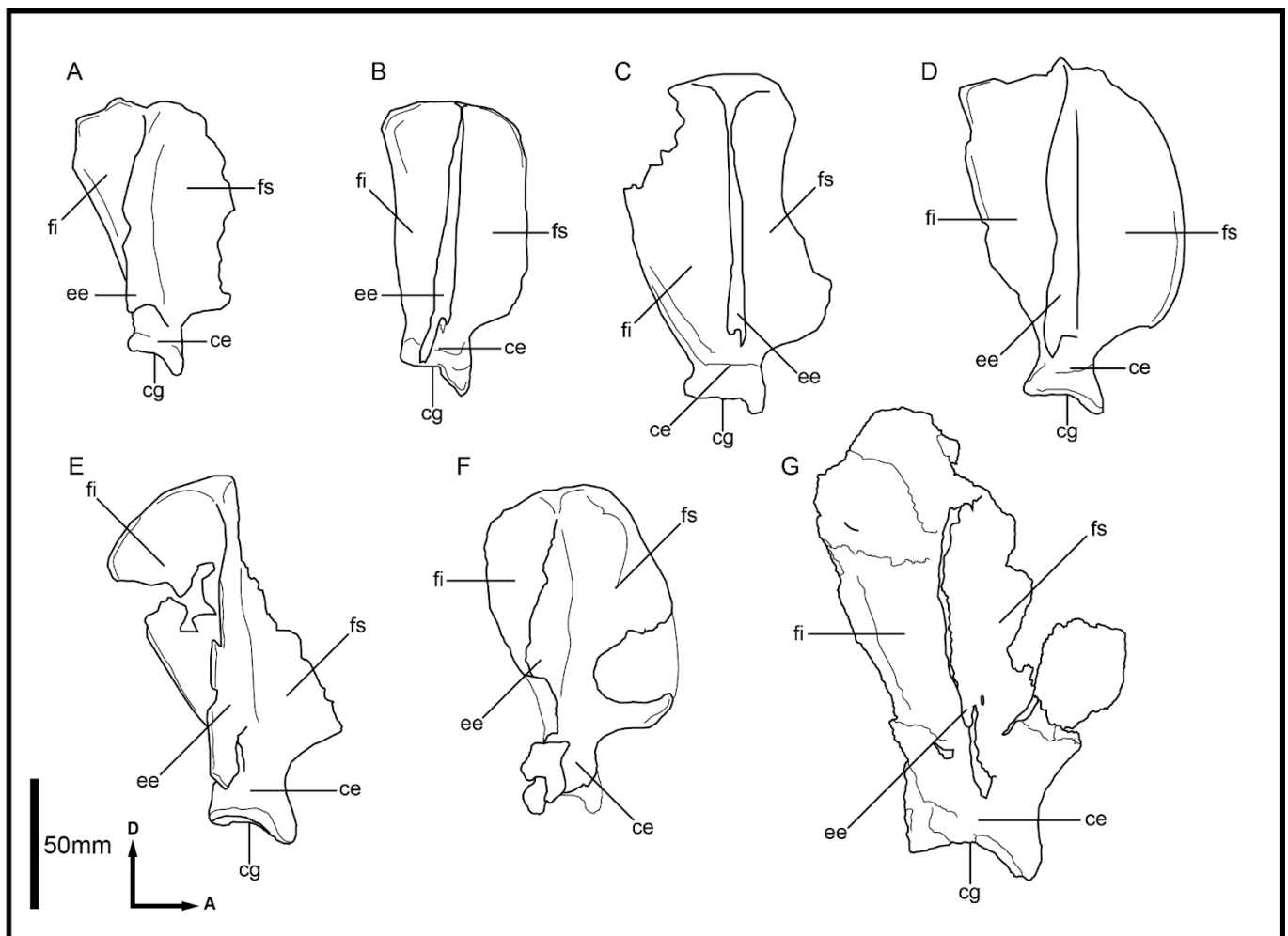


Figura 6.4. A-G. Esquemas simplificados de la escápula de esparasodontes en vista lateral. *Cladosictis patagonica*, PU 015702 (A. modificado de Argot, 2003a); *Lycopsis longirostrus*, UCMP 38061 (B. modificado de Argot, 2004); *Prothylacinus patagonicus*, PU 015700 (C. modificado de Argot, 2003b); *Borhyaena tuberata*, PU 015701 (D. modificado de Argot, 2003b); *Arctodictis sinclairi*, MLP 85-VII-3-1 (E. modificado de Forasiepi, 2009); *Callistoe vincei*, PVL 4187 (F. modificado de Argot y Babot, 2011) y MPH P022 (G). Abreviaturas: ce, cuello escapular; cg, cavidad glenoide; ee, espina escapular; fi, fosa infraescapular; fs, fosa supraescapular. Ejes de polaridad: A, anterior; D, dorsal.

Húmero

En todos los Borhyaenoidea (*Prothylacinus patagonicus*, *Callistoe vincei*, *Arctodictis sinclairi*, *Borhyaena tuberata* y *Thylacosmilus atrox*) y en MPH P022 la cresta deltopectoral se extiende distalmente. El fin de esta cresta es más marcado en *Prothylacinus* y *Thylacosmilus*, rasgo que también se observa en MPH P022.

Al igual que en el resto de los Borhyaenoidea, el extremo distal del húmero muestra la cresta epicondilar lateral se encuentra bien desarrollada y culmina en un tubérculo, similar a lo observado en *Prothylacinus* y *Thylacosmilus*.

El epicóndilo medial de MPH P022 es muy robusto y globular, similar a lo observado en *Borhyaena* y *Thylacosmilus*, con la diferencia de que su extensión medial es mayor que la observada en ambos casos, pero sin llegar a la gran extensión observada en otros Borhyaenoidea como *Prothylacinus*. Al igual que en *Borhyaena* la cara posterior del epicóndilo medial es más extensa que su cara anterior. Dentro de los Borhyaenoidea, para los borhienidos (*Arctodictis* y *Borhyaena*) el margen proximal de la tróclea está más desarrollado que el margen proximal del capítulo, mientras que en *Prothylacinus* se observa un menor desarrollo del margen proximal de la tróclea con respecto al margen del capítulo. Tanto para *Thylacosmilus* como para MPH P022 el desarrollo de ambos márgenes es similar, un rasgo que también se observa en *Cladosictis* (Figura 6.5)

En MPH P022 la fosa del olécranon es profunda y se extiende lateralmente, rasgo observable en la gran mayoría de los Borhyaenoidea, a excepción de *Thylacosmilus*, cuya descripción destaca una fosa troclear, que si bien es profunda lo sería en menor grado comparando con otros miembros del grupo. La fosa coronoide en MPH P022 no se asemeja a ninguna de las fosas descritas para otros esparasodontes. En ninguno de los taxones analizados existe la gran extensión y profundidad observable en el nuevo material. La presencia de un marcado labio rugoso en el margen próximo-medial de la fosa es un rasgo único en MPH P022 (Figura 6.5). Asimismo, el margen medial de la fosa radial de MPH P022 contacta en gran extensión con el margen lateral de la fosa coronoidea, mientras que en la gran mayoría de los Borhyaenoidea (*Prothylacinus patagonicus*, *Callistoe vincei*, *Arctodictis sinclairi*, *Borhyaena tuberata* y *Thylacosmilus atrox*) ambas fosas se encuentran bien separadas, incluso por medio de una cresta bien desarrollada.

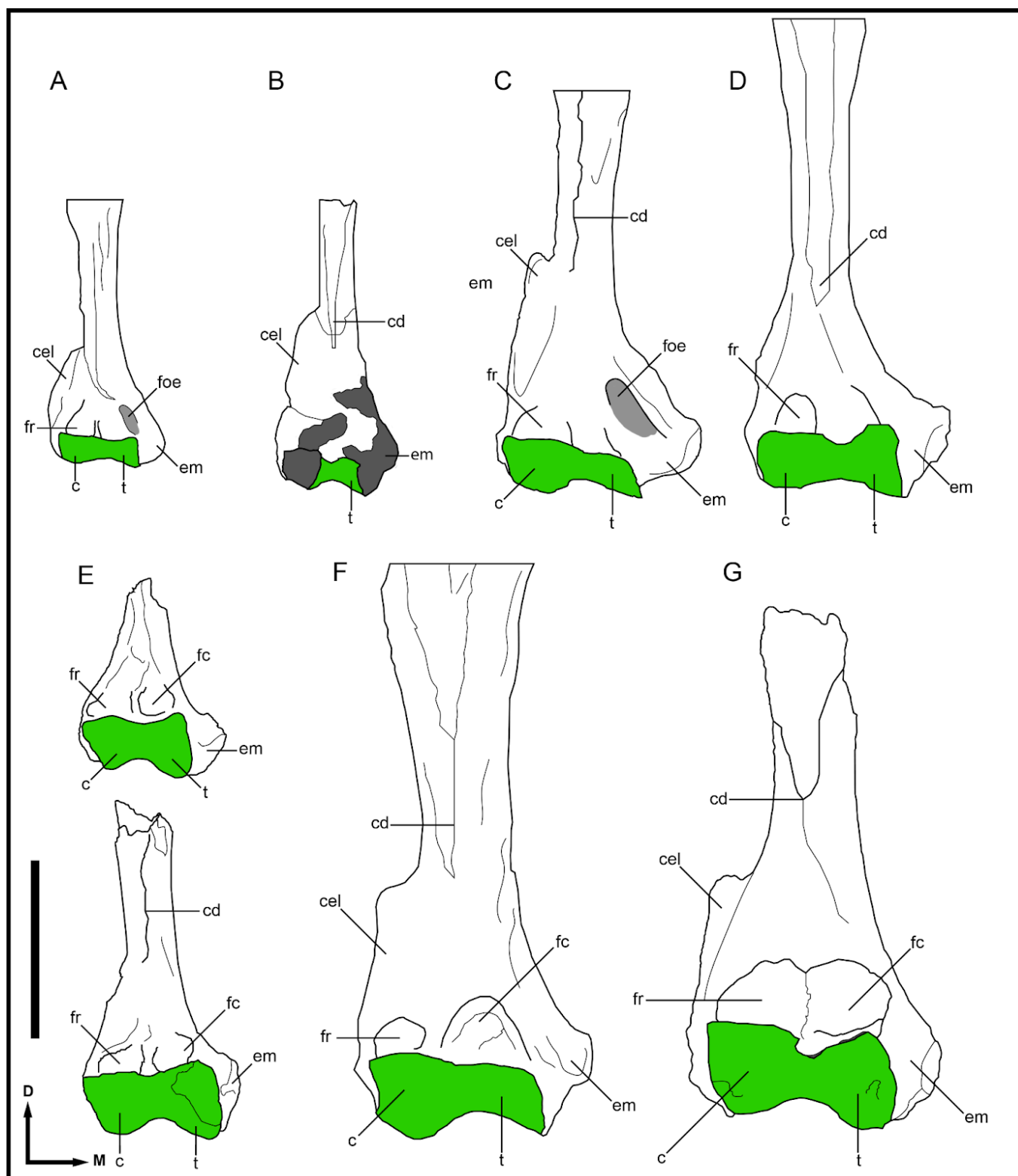


Figura 6.5. A-G. Esquemas simplificados del húmero de esparasodontes en vista anterior. La escala representa 50mm. *Cladosictis patagonica*, PU 015702 (A. modificado de Argot, 2003a); *Lycopsis longirostrs*, UCMP 38061 (B. modificado de Argot, 2004); *Prothylacinus patagonicus*, PU 015700 (C. modificado de Argot, 2003b); *Arctodictis sinclairi*, MLP 85-VII-3-1 (D. modificado de Forasiepi, 2009); *Borhyaena tuberata*, MACN A 6238 (E. arriba) y MACN A 2074-2078 (E. abajo); *Thylacosmilus atrox*, FMNH P 14531 (H. modificado de Argot, 2004*) y MPH P022 (G). Abreviaturas: c, capítulo; cd, cresta deltopectoral; cel, cresta epicondilar lateral; em, epicóndilo medial; fc, fosa coronoide; foe, foramen entepicondilar; fr, fosa radial; t, tróclea. El color verde representa superficies de articulación. Ejes de polaridad: D, dorsal; M, medial.

6.1.3 Extremidad Posterior

Fémur

Al igual que en muchos Borhyaenoidea la epífisis distal del fémur es transversalmente más ancha que anteroposterior extensa en vista distal, resultando en un contorno subrectangular (Figura 6.6). En MPH P022, en vista distal, el cóndilo medial es ligeramente más grande que el lateral, una característica que se observa en formas más cursoriales como *Borhyaena* y *Thylacosmilus*. En vista distal, el epicóndilo medial de MPH P022 no presenta un desarrollo medial notable (si bien el sector anterior del mismo se encuentra dañado, su margen medial se encuentra intacto), rasgo que comparte con borhienoideos como *Prothylacinus patagonicus* y *Borhyaena tuberata*, diferenciándose de *Thylacosmilus atrox* que presenta un notable desarrollo medial de este epicóndilo. En MPH P022 los cóndilos de la epífisis distal en comparación con el resto del fémur son de tamaño relativamente pequeño en comparación con el resto del fémur.

Tibia

La tibia de MPH P022 es recta, condición presente en todos los Sparassodonta, a excepción de *Thylacosmilus*, cuya tibia es de contorno sigmoide, rasgo que se observa en marsupiales actuales (Figura 6.7). A pesar de que la tibia y el fémur no se han preservado completos en MPH P022, la comparación de ambos elementos muestra claramente que la tibia era notablemente más corta que el fémur, una condición compartida con *Thylacosmilus*.

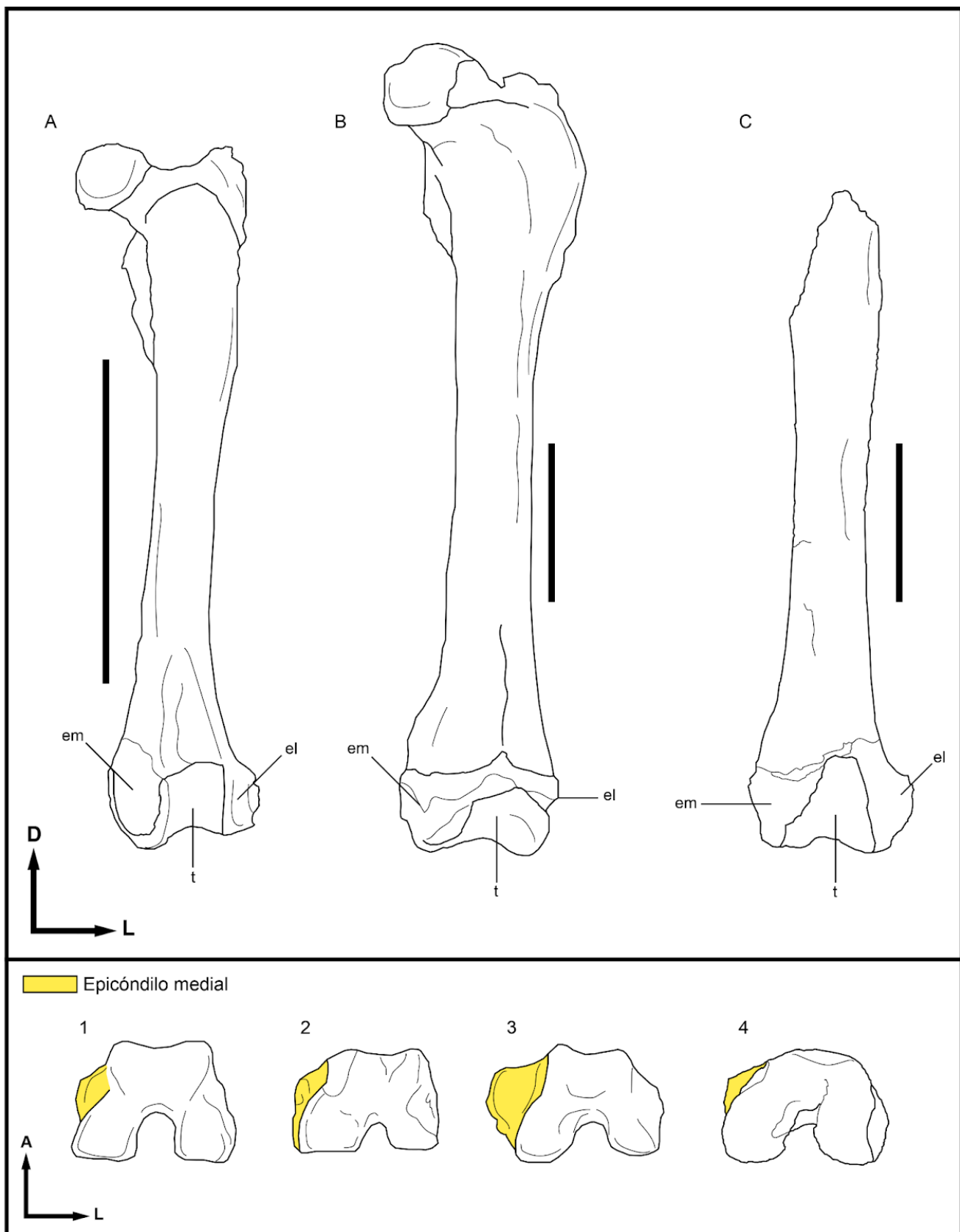


Figura 6.6. A-C. Esquema simplificado del fémur izquierdo en vista anterior en tres esparasodontes. La escala equivale a 50mm. 1-4. Esquema simplificado de fémur izquierdo en vista distal en esparasodontes, sin escala. *Cladosictis patagonica*, PU 015702 (A. modificado de Argot, 2003a); *Thylacosmilus atrox*, FMNH P 14531 (B. modificado de Argot, 2004a) y FMNH P 14344 (3. modificado de Argot, 2004a); MPH P022 (C. y 4); *Prothylacinus patagonicus*, PU 015700 (1. modificado de Argot, 2003b) y *Borhyaena tuberata*, PU 015701 (2. modificado de Argot, 2003b). Abreviaturas: el, epicóndilo lateral; epicóndilo medial; tróclea. El color amarillo delimita la zona del epicóndilo medial. Ejes de polaridad: A, anterior; D, dorsal; L, Lateral.

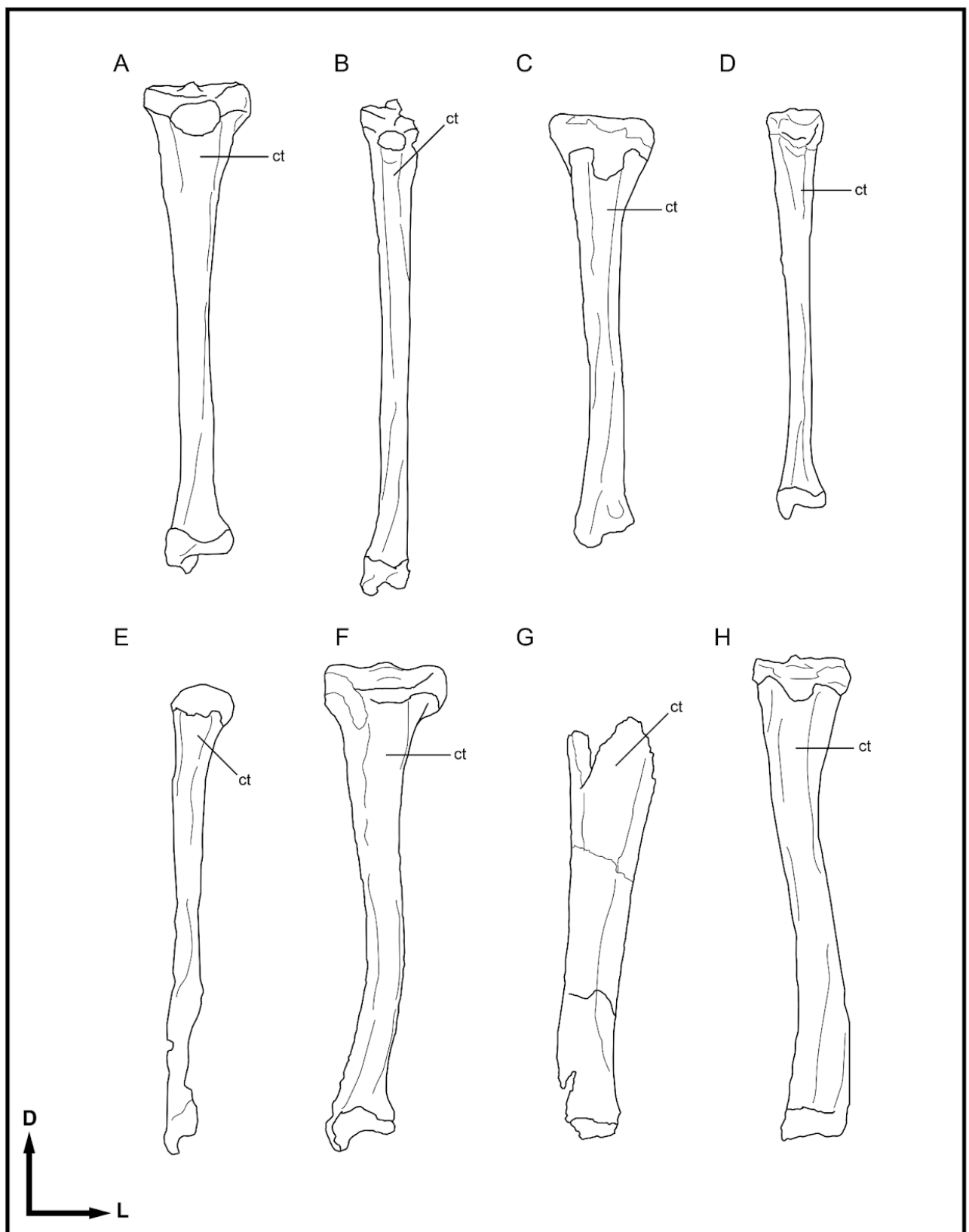


Figura 6.7. Esquema simplificado de la tibia izquierda de esparasodontes (A-G) y del marsupial *Perameles nasuta* (H) en vista anterior, sin escala. *Prothylacinus patagonicus*, PU 015700 (A. modificado de Argot, 2003a); *Lycopsis longirostrus*, UCMP 38061 (B. modificado de Argot, 2004); *Arctodictis sinclairi*, MLP 85-VII-3-1 (C. modificado de Forasiepi, 2009); *Cladosictis patagonica*, PU 015702 (D. modificado de Argot, 2003b); *Callistoe vincei*, PVL 4187 (E. modificado de Argot y Babot, 2011); *Thylacosmilus atrox*, FMNH P 1434 (F. modificado de Argot, 2004*); MPH P022 (G) y *Perameles nasuta* (H. modificado de Argot 2002). Abreviaturas: ct, cresta tibial. Ejes de polaridad: D, dorsal; L, lateral.

6.2 Hipótesis filogenéticas

Al igual que lo reportado por Suárez et al. (2023) y a diferencia de los estudios previos (Engelman y Croft, 2014; Forasiepi et al., 2015; Engelman et al., 2020) se recupera a los Proborhyaenidae como grupo hermano de los Borhyaenidae. *Eomakhaira molossus*, estudiado por Engelman et al. (2020), se recupera como grupo hermano de los Proborhyaenidae, de igual manera que lo reportado por Suárez et al. (2023). En la publicación original de *Eomakhaira*, Engelman et al. (2020) deciden volver al criterio tradicional y consideran a Thylacosmilidae como la subfamilia Thylacosmilinae dentro de Proborhyaenidae. Los resultados obtenidos en el presente trabajo y en el estudio de *Anachlysictis gracilis* (Suarez et al. 2023) contradicen lo publicado por Engelman (2020) y reivindican la familia Thylacosmilidae como un grupo hermano del clado que contiene a las familias Proborhyaenidae y Borhyaenidae.

6.3 Inferencias paleobiológicas

Trabajos previos relacionan diversas estructuras presentes en los elementos del postcráneo de los esparasodontes y de metaterios cercanos al grupo corona de los marsupiales con diferentes músculos y analizan las implicancias funcionales de los mismos (Argot, 2001, 2002, 2003c). Esto se ha utilizado para hipotetizar sobre el estilo de vida y las capacidades de locomoción de los diferentes taxones fósiles (i.e, Forasiepi, 2009). Dado que MPH P022 está agrupado con los esparasodontes, más específicamente con los tilacosmílidos, las relaciones entre las estructuras postcraneales y la musculatura propuestas para el resto de los esparasodontes también deberían cumplirse para este espécimen, lo que permitirá realizar inferencias acerca de la morfología funcional y los hábitos de vida del mismo. A

continuación se presenta una tabla con la masa corporal, la dieta y el hábito de vida de los esparasodontes utilizados en la matriz de datos de este estudio. La misma fue confeccionada con información publicada por Prevosti y Forasiepi (2018) y Ercoli et al. (2012)

Tabla 6.2 - Masa corporal, dieta y hábitos de vida de esparasodontes

Taxón	Masa corporal (en Kg.)	Categoría de tamaño	Dieta	Hábito de vida postulado
Patene simpsoni	1.35	Pequeño	Omnívoro	-
Stylocinus paranensis	31.05	Grande	Omnívoro a meso carnívoro	-
Hondadelphys fieldsi	3.7	Pequeño	Omnívoro	-
Sallacyon hoffstetteri	02.06	Pequeño	Hipercarnívoro	-
Lycopsis longirostrus	29.77	Grande	Hipercarnívoro	Escansorial y terrestre
Cladosictis patagonica	6.6	Pequeño	Hipercarnívoro	Escansorial y semifosorial
Sipalocyon spp	2.11	Pequeño	Hipercarnívoro	Escansorial
Acyon myctoderos	13– 17.5	Mediano a Grande	Hipercarnívoro	-
Notogale mitis	03.06	Pequeño	Hipercarnívoro	-
Thylacosmilus atrox	60-110	Grande	Hipercarnívoro	Terrestre con baja cursorialidad
Anachlysictis gracilis	17	Grande	Hipercarnívoro	-
Patagosmilus goini	16	Grande	Hipercarnívoro	-

Tabla 6.2 - Continuación

Taxón	Masa corporal (en Kg.)	Categoría de tamaño	Dieta	Hábito de vida postulado
Pharsophorus lacerans	27	Grande	Hipercarnívoro	-
Prothylacynus patagonicus	31.8	Grande	Hipercarnívoro	Escansorial
Eomakhaira molossus	10	Mediano	Hipercarnívoro	-
Callistoe vincei	23	Grande	Hipercarnívoro	Terrestre
Proborhyaena gigantea	200	Grande	Hipercarnívoro	-
Paraborhyaena boliviana	31	Grande	Hipercarnívoro	-
Borhyaena tuberata	36.4	Grande	Hipercarnívoro	Terrestre con cierto grado de cursorialidad
Australohyaena antiquua	67	Grande	Hipercarnívoro	Terrestre
Arctodictis sinclairi	40	Grande	Hipercarnívoro	Terrestre no cursorial

6.3.1 Anatomía de MPH P022 e inferencias de morfología funcional

Región cervical

Las facetas de articulación con el cráneo son cóncavas, lo que le aporta estabilidad al contacto con los cóndilos occipitales (Argot, 2003c). Un proceso transversal del atlas muy desarrollado y orientado posteriormente sugiere una fuerte capacidad de flexión de la cabeza, ya que se lo relaciona con un sitio extra de inserción del *m. scalenus* (Figura 6.8.A), y es un rasgo común en depredadores como *Thylacosmilus*, *Smilodon* y la familia Hyaenidae (Argot, 2004a). La presencia de un marcado tubérculo ventral en el atlas en MPH P022, estructura en donde se

podrían insertar músculos relacionados con la acción de flexionar la cabeza (como por ej. el *m. longus colli* y *m. longus capitis*), indica también una poderosa flexión del cuello en el ejemplar MPH P022.

Las prezigapófisis del axis están extendidas verticalmente y orientadas anteriormente, lo que implica un gran rango de rotación de la cabeza (Argot, 2003c). Un marcado desarrollo de la espina neural del axis se relaciona con una fuerte musculatura cervical y con hábitos depredadores (Argot, 2004a)

A pesar de no encontrarse enteramente preservada, MPH P022 poseería una espina neural del axis expandida tanto anterior como posteriormente. Argot (2003c) postula que una extensión posterior de la espina neural del axis incrementaría el sitio de inserción del músculo *m. obliquus capitis caudalis*, lo que incrementaría el rango de movimiento de la cabeza y la fuerza que podría ejercer el mismo. La presencia de una desarrollada cresta sagital ventral en el axis de MPH P022, sitio de inserción de músculos como el *m. longus colli* y *m. longus capitis*, son congruentes en indicar una flexión del cuello potente en el ejemplar MPH 022.

Una leve inclinación en las facetas de articulación de las pre y postzigapófisis aumenta la resistencia del cuello frente a esfuerzos de flexión lateral y rotación, mejorando la estabilidad del mismo (Argot, 2003c). Este rasgo está presente en MPH P022. Al igual que en el axis, el resto de la serie cervical preservada posee una cresta sagital ventral (exceptuando a la sexta vértebra cervical, cuya cresta está más reducida), apoyando la interpretación de una fuerte flexión del cuello. El desarrollo de una lámina por debajo del proceso transversal, especialmente amplia en vértebras cervicales posteriores a la tercera, también se relaciona con una gran capacidad flexora del cuello. Argot (2003c) relaciona un desarrollo posterior de los

procesos transversos en las vértebras cervicales posteriores con una mayor acción de los músculos extensores del cuello (por ejemplo, la parte anterior del *m. serratus anterior*), siendo esto consistente con una mayor movilidad del cuello.

En resumen, la morfología de las vértebras cervicales de MPH P022, con especial énfasis en la orientación y forma de los procesos transversos, la robustez del atlas, la presencia de crestas sagitales ventrales y un desarrollo de la espina neural del axis, indican que el ejemplar podría poseer una fuerte musculatura en la región cervical, al igual que en el resto de los esparasodontes. El grupo de los tilacosmílidos se caracteriza por la presencia de caninos hipertrofiados, especialmente en los taxones más modernos como *Thylacosmilus atrox*, por lo que una fuerte musculatura cervical permitiría un mayor control y precisión en los movimientos de la cabeza y el cuello, permitiendo a estos animales controlar con gran precisión el uso de estos caninos hipertrofiados (afirmación realizada por Turnbull en 1976). Si bien no hay restos craneales asignables a MPH P022, el gran desarrollo de esta musculatura podría estar indicando también un gran desarrollo de los caninos, similar a lo observado en *Thylacosmilus atrox*, o bien un gran control en los movimientos de la cabeza y el cuello.

Esqueleto apendicular anterior

En los Borhyaenoidea la cresta deltopectoral es extensa distalmente. En MPH P022, a pesar de que no se tiene el húmero completo, la parte más distal de esta cresta se extiende hasta casi coincidir con el principio de la cresta epicondilar lateral, terminando marcadamente. El músculo *m. deltoideus* y la serie del *m. pectoralis* se insertan a lo largo de toda la cresta (Figura 6.8.B). En particular, la serie del *m. pectoralis* es una de las principales contribuyentes a las capacidades

aductoras de la extremidad anterior y una mayor extensión de la cresta deltopectoral se relaciona con una mayor capacidad de flexionar la extremidad anterior. Por otro lado, en muchos carnívoros con altas capacidades de manipulación en la extremidad anterior el sitio de inserción de la serie del *m. pectoralis* es extenso, por lo que es posible inferir que MPH P022, al igual que todos los Borhyaenoidea estudiados previamente, poseía una capacidad de manipulación en su extremidad anterior.

En el margen lateral de la epífisis distal del húmero se encuentra la musculatura asociada principalmente a la extensión de la muñeca, la mano y las falanges (Argot, 2001). En MPH P022 se observa una cresta epicondilar lateral prominente, común en especies que utilizan sus manos para agarrar y manejar sus presas (Argot, 2001, 2004b). En los esparasodontes esta cresta funciona como un sitio de inserción del *m. brachioradialis*, músculo involucrado en la flexión del codo, y por debajo del mismo el *m. extensor carpi radialis*, involucrado en la extensión de la muñeca y activo durante el cierre de los dígitos de la extremidad anterior. El *m. supinator* es un músculo asociado a la estabilidad del codo que tiene un sitio de inserción en el epicóndilo lateral del húmero en mamíferos, por lo que un epicóndilo lateral bien desarrollado, como en el caso de MPH P022, indicaría una gran estabilidad del codo.

En el epicóndilo medial se insertan los músculos que permiten la flexión de la muñeca, la mano y las falanges, como el *m. flexor digitorum profundus*, uno de los principales músculos del antebrazo, responsable de la flexión de los dígitos de la mano. En MPH P022 este epicóndilo se encuentra muy desarrollado en comparación con otros borhyaenoides cursoriales como *Thylacosmilus* y *Borhyaena*,

aunque sin llegar al desarrollo que tienen formas arborícolas como *Prothylacinus*. Esto podría implicar un mayor desarrollo del *m. flexor digitorum profundus* en MPH P022, lo que lleva a una mayor habilidad en la manipulación de los dígitos de la mano (Argot, 2001) y la fuerza del agarre con respecto a *Thylacosmilus* y *Borhyaena*. Cabe destacar que en MPH P022 la ausencia de una cresta entepicondilar, sitio de anclaje del *m. flexor digitorum* indica una menor fuerza de agarre de los dedos con respecto a taxones que si la presentan.

La proyección distal tanto de la tróclea como del capítulo (estando más desarrollada en la primera faceta mencionada) y la presencia de un labio óseo en el margen lateral del capítulo ayudarían a estabilizar la articulación del codo mientras la extremidad se encuentra extendida (Argot, 2001). Por sobre la tróclea de MPH P022 se observa una amplia y profunda fosa del olécranon, lo que se relaciona con un proceso de la ulna muy desarrollado. Anteriormente, el ejemplar presenta una fosa radial profunda y, especialmente, una fosa coronoidea de amplia extensión y profundidad, que durante la flexión del brazo alojarán al sector más proximal del radio y al proceso coronoides de la ulna, respectivamente. La forma y profundidad de la fosa coronoidea sugiere que este proceso sería extenso y robusto. Esta combinación de rasgos está relacionada con la estabilidad de la articulación del brazo, especialmente cuando el mismo se encuentra en extensión (Argot, 2001).

La combinación de rasgos mencionados arriba permiten hipotetizar que el miembro anterior de MPH P022 estaba restringido a movimientos mayormente parasagitales, que poseía una gran estabilidad de la extremidad anterior, y una elevada capacidad para la manipulación de los dedos en comparación con otras formas terrestres como *Thylacosmilus* y *Borhyaena*. Sin embargo la ausencia de la

cresta entepicondilar y un menor desarrollo del epicóndilo medial en comparación con formas escansoriales, permitiría descartar este hábito para MPH P022. La morfología del húmero, muy similar a la observada en los borhienidos y los tilacosmílidos, sugiere que MPH P022 era un taxón terrestre, al igual que los Borhyaenidae y Thylacosmilidae. Estos rasgos de la extremidad anterior están presentes en animales que utilizan los miembros anteriores para la inmovilización y manipulación de las presas, como el oso y el extinto Smilodon (Argot, 2004a). Asimismo, la extremidad anterior juega un importante rol en los métodos de caza propuestos para el único tilacosmílido con material postcraneal preservado, *Thylacosmilus atrox*. Se ha postulado que *Thylacosmilus atrox* era un cazador por acecho, que utilizaba sus poderosos brazos para inmovilizar a su presa, permitiendo un uso más efectivo y seguro de sus caninos hipertrofiados (Argot, 2004a). Una situación similar podría estar sucediendo en MPH P022.

Esqueleto apendicular posterior

En vista distal la epífisis distal del fémur de MPH P022 se encuentra bien comprimida anteroposteriormente, sus cóndilos medial y lateral son similares en tamaño, con un cóndilo medial más alto, y un mayor desarrollo del margen medial en comparación con el lateral. Esta combinación de rasgos se observa en otros Sparassodonta como *Borhyaena* y *Thylacosmilus* y se relaciona a un desplazamiento medial de las fuerzas ejercidas en la extremidad, lo que deriva en una restricción más parasagital de los movimientos de la extremidad anterior, interpretándose para los mismos un modo de locomoción terrestre, con cierta cursorialidad.

La presencia de una tibia de igual o mayor longitud que el fémur se relaciona con mamíferos de elevada cursorialidad. Contrariamente a esto, una tibia de menor extensión se asocia a movimientos más lentos y a una reducción en la cursorialidad. MPH P022 presenta una tibia de corta extensión, siendo de menor tamaño que la parte preservada del fémur. Dentro de los borhienoideos solo uno de ellos se destaca por una reducción notable de la tibia con respecto al fémur: *Thylacosmilus*. Debido a esto, autores previos (Argot, 2004a) infieren que *Thylacosmilus* habría tenido un método de caza por acecho, con movimientos lentos y poderosos en la extremidad posterior. Dada la similitud en numerosos aspectos morfológicos entre *Thylacosmilus* y MPH P022, no sólo de la extremidad posterior, sino también del resto del esqueleto es posible inferir un método de cacería similar al propuesto para *Thylacosmilus*.

En conclusión, el estudio de la morfología del esqueleto postcraneal preservado para MPH P022 indica que se trataría de un depredador con un fuerte desarrollo de la musculatura cervical, con extremidades adaptadas a un hábitat terrestre, típico de los esparasodontes de mayor tamaño (Tabla 6.2), y con una capacidad para la cursorialidad relativamente baja en comparación con el resto de los esparasodontes terrestres, exceptuando a *Thylacosmilus*. Un robusto miembro anterior, una alta estabilidad en la articulación del codo a la hora de resistir esfuerzos y una elevada capacidad de manipulación, evidenciada por el desarrollo de los sitios de inserción de los músculos asociados a la flexión y extensión de la muñeca y dígitos, así como las proporciones de su miembro posterior son congruentes con la caza de emboscada mediante su miembro anterior, inferida por autores previos para *Thylacosmilus*.

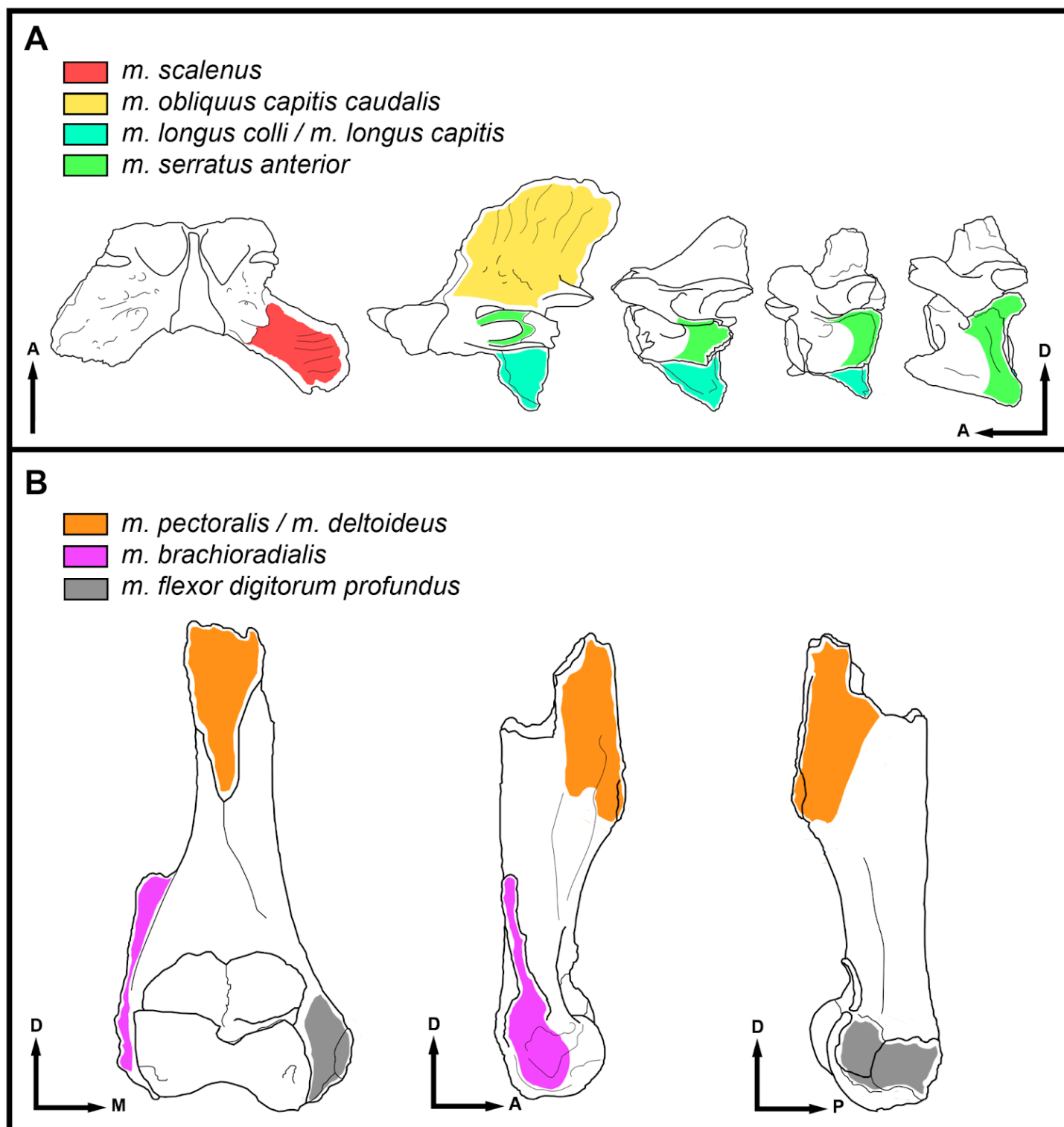


Figura 6.9. Esquema con las principales áreas de actuación de los diferentes músculos mencionados para la serie cervical (A) y para el húmero (B) de MPH P022. Sin escala. *Ejes de polaridad:* A, anterior; D, dorsal; M, medial; P, posterior.

6.3.2 Estimación de masa corporal

Las medidas de la epífisis femoral distal de MPH P022 son semejantes a las obtenidas para el paratipo de *Thylacosmilus* (Tabla 6.3), un ejemplar considerado adulto pero de un tamaño considerablemente menor (Argot, 2004a). Coincidentemente el peso promedio estimado para el paratipo de *Thylacosmilus atrox* es de 47,5 kilogramos, muy similar al obtenido para MPH P022 utilizando el área condilar.

Tabla 6.3 - Medidas de MPH P022 y del material postcraneal de *Thylacosmilus atrox*

Rasgo	MPH P022	<i>Thylacosmilus atrox</i>	
Material	Holotipo	Holotipo	Paratipo
Diáfisis Femoral	Medida en mm.		
Diámetro A-P	21	23.5	17.5
Diámetro transversal	24	25.2	19.5
Epífisis en vista distal	Medida en mm.		
Altura	48.5	-	48.3
Ancho	35	-	37.8

Es interesante observar que las medidas de diáfisis femoral son comparables a las del holotipo, mientras que las medidas de la epífisis en vista distal son comparables con las del paratipo de *Thylacosmilus atrox*. Esto podría sugerir una reducción en tamaño de la epífisis femoral distal en proporción a la circunferencia del fémur en MPH P022. De igual modo una estimación de entre 50 y 100 kilogramos para MPH P022, masa corporal similar a la estimada para *Thylacosmilus atrox* y comparable al promedio registrado para los pumas (60 kg para los machos, De Angelo et al., 2019) y jaguares actuales (85 kg para los machos, Paviolo et al., 2019), lo ubica dentro de los esparasodontes de mayor tamaño.

7. Conclusiones

La descripción del nuevo espécimen, MPH P022, aporta al conocimiento postcraneano de los Sparassodonta, el cual se encuentra escasamente representado. El análisis comparativo del material con otros miembros del grupo permite reconocer a este nuevo espécimen como un integrante de los Sparassodonta, debido a la presencia de las siguientes características: Procesos transversos del atlas orientados posteriormente, espina neural del axis con un desarrollo posterior, presencia de crestas ventrales en el axis, tercera y cuarta vértebra cervical, una cresta deltopectoral del húmero que se extiende distalmente hasta casi contactar con la epífisis distal, una cresta lateral desarrollada, epífisis distal del fémur más ancha que alta en vista distal, pero no tan marcadamente como lo observado en el resto de los metaterios, cóndilos distales del fémur de tamaño subigual y una tibia recta. Un atlas muy robusto, presente en MPH P022, es una característica de los Borhyaenoidea. Dentro de los Borhyaenoidea se relaciona más cercanamente con el grupo que incluye a los Thylacosmilidae y los Borhyaenidae debido a la presencia de las siguientes características: un epicóndilo medial reducido en comparación con el resto de los esparasodontes, una cresta ventral en la quinta vértebra cervical y la ausencia de una cresta entepicondilar, que conlleva la pérdida del foramen entepicondilar. El ejemplar MPH P022 se incluye dentro de los Thylacosmilidae y no en los Borhyaenidae debido a los siguientes rasgos que comparte con *Thylacosmilus atrox*, el único Thylacosmilidae con material referible al postcráneo: facetas de articulación anteriores del atlas con una curvatura más pronunciada en el margen dorsal, un marcado desarrollo posterior de los procesos transversos del atlas, un surco anterior del atlas reducido, una cresta ventral que termina en un marcado proceso en la quinta vértebra cervical, una cresta

deltopectoral terminando en un ángulo muy marcado y una reducción notable de la tibia con respecto al fémur. Asimismo, el ejemplar MPH P022 presenta diferencias notables con *Thylacosmilus atrox*, lo que permite sugerir que se podría tratar de un nuevo taxón, cercanamente relacionado con *Thylacosmilus atrox*, en este grupo. Estas diferencias incluyen: una mayor reducción del surco anterior del atlas, un mayor desarrollo posterior de la espina neural del axis, mayor desarrollo de la cresta ventral de la quinta vértebra cervical, siendo comparable a las crestas ventrales observadas en las vértebras cervicales precedentes, la presencia de una leve cresta ventral en la sexta vértebra cervical, un mayor desarrollo del epicóndilo medial del húmero, húmero con la cara posterior del epicóndilo medial más extensa que su contraparte anterior, un mayor desarrollo mediolateral de la fosa olecraneana en el húmero, una fosa coronoidea profunda y de gran tamaño en relación con la epífisis distal, la presencia de una marcada cresta bordeando a la fosa coronoidea, una fosa radial ampliamente desarrollada y contactando medialmente con la fosa coronoidea y por último una tibia recta en vez de sigmoide.

El análisis filogenético llevado adelante en la presente tesis, bajo los diferentes criterios y procedimientos, ha recuperado al ejemplar MPH P022 como un integrante de los Thylacosmilidae, indicando como sinapomorfías los siguientes rasgos del postcráneo: El proceso transversal del atlas se extiende caudalmente por detrás de las articulaciones anteriores del axis y es marcadamente más largo que ancho, los extremos del proceso transversal de la quinta vértebra cervical no se superponen transversalmente, ausencia del foramen entepicondilar del húmero y una ranura intercondilar del húmero estrecha y cóncava posteriormente.

Se infiere que este ejemplar sería un depredador con un fuerte control de los movimientos de la cabeza y el cuello, con poderosas extremidades anteriores capaces de inmovilizar a sus presas y una capacidad elevada de manipulación de los dedos, si bien la misma no llega al desarrollo observado en formas escansoriales. La morfología de la extremidad posterior de MPH P022 concuerda con la de un animal terrestre, pero que posee una cursorialidad reducida. Todo esto sugiere un animal que cazaba sus presas por acecho, inmovilizando sus presas con sus extremidades anteriores y realizando ataques fuertes y precisos gracias a su poderosa musculatura cervical, en concordancia con lo postulado para integrantes del mismo grupo, como *Thylacosmilus atrox*.

Finalmente, los cálculos para la estimación de la masa corporal de MPH P022 lo ubican entre los esparasodontes de mayor tamaño, siendo muy similar al tamaño de *Thylacosmilus atrox*, otro tilacosmílido que habitaba el Plioceno de Argentina.

7.1 Evaluación de las hipótesis

Para finalizar, se evaluarán las hipótesis realizadas al comienzo de esta tesis en base al desarrollo, la discusión y las conclusiones obtenidas en la misma:

1) MPH P022 pertenece a Sparassodonta, más específicamente a Thylacosmilidae

Esta hipótesis no ha sido rechazada, tanto el análisis directo del material como los análisis filogenéticos han recuperado a MPH P022 dentro del Thylacosmilidae

2) El material MPH P022 representa un taxón previamente no reconocido dentro de los Thylacosmilidae, diagnosticable sobre la base de características del esqueleto postcraneal

En base al estudio de los restos postcraneales se han observado diferencias significativas con el único material postcraneal publicado para los tilacosmílidos (perteneciente a *Thylacosmilus atrox*) lo que sugiere la presencia de un nuevo taxón dentro del grupo. En base a esto, la hipótesis no ha sido rechazada.

Referencias bibliográficas

Álvarez, D. y Tauber, A. 2004. Vertebrados de la Formación Brochero (Mioceno tardío-Plioceno) de Córdoba, Argentina, in Comité Editor (eds), Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados, La Plata, Argentina. Ameghiniana 41 (4), Abstracts Supplement: 32R-33R

Ameghino, F. 1981. Caracteres diagnósticos de cincuenta especies nuevas de mamíferos fósiles argentinos. Revista Argentina de Historia Natural, 1(3):129- 167, figs. 26-75. Buenos Aires

Ameghino, F. 1894. Énumération synoptique des espèces de mammifères fossiles des formations éocènes de Patagonie. Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba, 13, 259-452

Ameghino, F. 1897. Mammifères crétacés de l'Argentine (Deuxième contribution à la connaissance de la fauna mammalogique de couches à *Pyrotherium*). *Boletín Instituto Geografico Argentino* **18(4-9)**:406-521

Ameghino, F. 1904. Nuevas especies de mamíferos, cretáceos y terciarios de la República Argentina. Anales de la Sociedad Científica Argentina 56-58:1-142

Ameghino, F. 1908. Las formaciones sedimentarias de la región litoral de Mar del Plata y Chapalmalán. *Anales Museo Nacional de Buenos Aires* 10: 343-428

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

Archer, M. 1976. The basicranial region of marsupicarnivores (Marsupialia), interrelationships of carnivorous marsupials, and affinities of the insectivorous marsupial peramelids. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 59: 217-322

Argot, C. 2001. Functional-adaptive anatomy of the forelimb in the Didelphidae, and the paleobiology of the Paleocene marsupials *Mayulestes ferox* and *Pucadelphys andinus*. *Journal of Morphology*. 247(1):51-79.

Argot, C. 2002. Functional-Adaptive Analysis of the Hindlimb Anatomy of Extant Marsupials and the Paleobiology of the Paleocene Marsupials *Mayulestes ferox* and *Pucadelphys andinus*. *Journal of Morphology* 253:76-108

Argot, C. 2003a. Functional adaptations of the postcranial skeleton of two Miocene Borhyaenoids (Mammalia, Metatheria), *Borhyaena* and *Prothylacinus*, from South America. *Paleontology*, Vol. 46, Part 6, pp 1213-1267

Argot, C. 2003b. Postcranial functional adaptations in the South American Miocene borhyaenoids (Mammalia, Metatheria): *Cladosictis*, *Pseudonotictis* and *Sipalocyon*, *Alcheringa: An Australasian Journal of Palaeontology*, 27:4, 303-356

Argot, C. 2003c. Functional-Adaptive Anatomy of the Axial Skeleton of Some Extant Marsupials and the Paleobiology of the Paleocene Marsupials *Mayulestes ferox* and *Pucadelphys andinus*. *Journal of Morphology* 255: 279-300

Argot, C. 2004a. Functional-adaptive features and palaeobiologic implications of the postcranial skeleton of the late Miocene sabretooth borhyaenoid *Thylacosmilus atrox* (Metatheria). *Alcheringa: An Australasian Journal of Palaeontology*, 28:1, 229-266

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

Argot, C. 2004c. Functional-Adaptive Analysis of the Postcranial Skeleton of a Laventan Borhyaenoid, *Lycopsis longirostrus* (Marsupialia, Mammalia). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 24(3), 689–708.

Argot, C. y Babot, J. 2011. Postcranial morphology, functional adaptations and palaeobiology of *Callistoe vincei*, a predaceous metatherian from the Eocene of Salta, north-western Argentina. *Palaeontology*, Vol. 54, Part 2, pp. 447–480

Babot, J. y Forasiepi, A. 2016. Mamíferos predadores nativos del Cenozoico sudamericano: evidencias filogenéticas y paleoecológicas. In: Agnolin FA, Lio GL, Brissón Egli F, Chimento NR, Novas FE (eds) *Historia Evolutiva y Paleobiogeográfica de los Vertebrados de América del Sur. Contribuciones MACN*, vol 6. Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Buenos Aires, pp 219–230

Cione, A. y Tonni, E. 1995. Chronostratigraphy and "Land-Mammal Ages" in the Cenozoic of Southern South America: Principles, Practices, and the "Uquian" Problem. *Journal of Paleontology*, Vol. 69, No. 1, pp. 135-159

Cione, A. y Tonni, E. 2005. Bioestratigrafía basada en mamíferos del Cenozoico Superior de la provincia de Buenos Aires, Argentina. *16th Congreso Geológico Argentino*. Relatorio, 183–200.

Cione, A.; Azpelicueta, M.; Bond M.; Carlini, A.; Casciotta, J.; Cozzuol, M.; de la Fuente, M.; Gasparini, Z.; Goin, F.; Noriega, J.; Scillato-Yané, G.; Soibelzon, L.; Tonni, E.; Verzi, D. y Vucetich, M. 2000. Miocene vertebrates from Entre Ríos province, eastern Argentina, in Aceñolaza F. G. & Herbst R. (eds), *El Neógeno de Argentina*. Vol. 4. INSUGEO: 191-237.

Cione, A.; Tonni, E.; Bargo, S.; Bond M.; Candela, A.; Carlini, A.; Deschamps, C.; Dozo, M.; Esteban, G.; Goin, F.; Montalvo, C.; Nasif, N.; Noriega, J.; Ortiz Jaureguizar, E.; Pascual, R.; Prado, J.; Reguero, M.; Scillato-Yané, G.; Soibelzon, L.; Verzi, D.; Vieytes C.; Vizcaíno, S. y Vucetich, M. 2007. Mamíferos continentales del Mioceno tardío a la actualidad en la Argentina: cincuenta años de estudios. *Asociación Paleontológica Argentina. Ameghiniana* (Publicación Especial n°11), 257–278

Cione, A.; Gasparini, G.; Soibelzon, E.; Soibelzon, L. y Tonni, E. 2015. The Great American Biotic Interchange. A South. American Perspective; Springer Brief Monographies in Earth System Sciences. South America and the Southern Hemisphere; Springer International Publishing AG: Cham, Switzerland

Congreve, C. y Lamsdell, J. 2016. Implied weighting and its utility in palaeontological datasets: a study using modelled phylogenetic matrices. *Palaeontology* 59 (3): 447–462.

De Angelo, C., Llanos, R.; Guerisoli, M.; Varela, D.; Valenzuela, A.; Pía, M.; Monteverde, M.; Reppucci, J.; Lucherini, M.; D'Agostino, R.; Bolgeri, M. y Quiroga, V. 2019. *Puma concolor*: Categorización 2019 de los mamíferos de Argentina según su riesgo de extinción. Lista Roja de los mamíferos de Argentina.

Engelman R. y Croft, D. 2014. A new species of smallbodied sparassodont (Mammalia, Metatheria) from the Middle Miocene locality of Quebrada Honda, Bolivia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 34 (3): 672-688

Engelman R.; Flynn, J.; Wyss, A. y Croft, D. 2020. Eomakhaira molossus, a new saber-toothed sparassodont (Metatheria: Thylacosmilinae) from the early Oligocene (?Tinguirirican) Cachapoal locality, Andean Main Range, Chile. *American Museum Novitates* 3957: 1-75

Ercoli, M. y Prevosti, F. 2012. Estimación de masa de las especies de Sparassodonta (Mammalia, Metatheria) de edad Santacrucense (Mioceno temprano) a partir del tamaño del centroide de los elementos apendiculares: inferencias paleoecológicas. *Ameghiniana* 48:462–479

Ercoli, M.; Prevosti, F. y Alvarez, A. 2012. Form and function within a phylogenetic framework: locomotory habits of extant predators and some Miocene Sparassodonta (Metatheria). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 165, 224–251.

Ercoli, M.; Echarri, S.; Busker, F.; Alvarez, A.; Morales, M. y Turazzini, G. 2013. The Functional and Phylogenetic Implications of the Myology of the Lumbar Region, Tail, and Hind Limbs of the Lesser Grison (*Galictis cuja*). *J Mammal Evol* 20, 309–336

- Ercoli, M.; Alvarez, A.; Stefanini, M.; Busker, F. y Morales, M. 2015. Muscular Anatomy of the Forelimbs of the Lesser Grison (*Galictis cuja*), and a Functional and Phylogenetic Overview of Mustelidae and Other Caniformia. *J Mammal Evol* 22, 57–91
- Fisher, R. 2008. The phylogeny of the red panda (*Ailurus fulgens*): evidence from the hindlimb. *Journal of Anatomy* 213, pp 607-628
- Fisher, R. 2009. The phylogeny of the red panda (*Ailurus fulgens*): evidence from the forelimb. *Journal of Anatomy* 215, pp 611–635
- Forasiepi, A. 2009. Osteology of *Arctodictis sinclairi* (Mammalia, Metatheria, Sparassodonta) and phylogeny of Cenozoic metatherian carnivores from South America. *Monografías Mus Arg Sci Nat “Bernardino Rivadavia” [ns]* 6:1–174
- Forasiepi, A. y Carlini, A. 2010. A new thylacosmilid (Mammalia, Metatheria, Sparassodonta) from the Miocene of Patagonia, Argentina, *Zootaxa* 2552, pp. 55-68
- Forasiepi, A.; Martinelli, A. y Goin, F. 2007. Revisión taxonómica de *Parahyaenodon argentinus* Ameghino y sus implicancias en el conocimiento de los grandes mamíferos carnívoros del Mio-Plioceno de América de Sur. *Ameghiniana* 44 (1): 143-159
- Forasiepi, A.; Babot, J. y Zimicz, N. 2015. *Australohyaena antiqua* (Mammalia, Metatheria, Sparassodonta), a large predator from the Late Oligocene of Patagonia. *Journal of Systematic Palaeontology* 13 (6): 503-525

Forasiepi, A.; Macphee, R. y Hernandez del Pino, S. 2019. Caudal Cranium of *Thylacosmilus atrox* (Mammalia, Metatheria, Sparassodonta), a South American Predaceous Sabertooth. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 2019(433):1-66 (2019).

Gaillard, C.; Macphee, R. y Forasiepi, A. 2023. Seeing through the eyes of the sabertooth *Thylacosmilus atrox* (Metatheria, Sparassodonta). *Commun Biol* 6, 257

Goin, F. 1997. New clues for understanding Neogene marsupial radiations. In: Kay RF, Madden RH, Cifelli RL, Flynn JJ (eds) *A history of the neotropical fauna. Vertebrate paleobiology of the Miocene in Colombia*. Smithsonian Institution Press, Washington, pp 185– 204

Goin, F. y Pascual, R. 1987. News on the biology and taxonomy of the marsupials Thylacosmilidae (late Tertiary of Argentina). *Anales de la Academia Nacional de Ciencias Exactas Físicas y Naturales de Buenos Aires* 39:219–246

Goin, F.; Montalvo, C. y Visconti, G. 2000. Los marsupiales (Mammalia) del Mioceno Superior de la Formación Cerro Azul (Provincia de La Pampa, Argentina). *Estudios Geológicos* 56 (1-2): 101-126.

Goloboff, P. y Morales, M. 2023. TNT version 1.6 with a graphical interface for MacOS and Linux, including new routines in parallel. *Cladistics* DOI 10.1111/cla.12524

Goloboff, P.; Ambrosio, T. y Arias, J. 2018. Weighted parsimony outperforms other methods of phylogenetic inference under models appropriate for morphology. *Cladistics* 34 (4): 407–437.

- Horovitz, I. y Sánchez-Villagra M. 2003. A morphological analysis of marsupial mammal higher-level phylogenetic relationships. *Cladistics* 19:181-12
- Isla, F.; Taglioretti, M. y Dondas, A. 2015. Revisión y nuevos aportes sobre la estratigrafía y sedimentología de los acantilados entre Mar de Cobo y Mar del Plata. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 72 (2): 235 - 250
- Janis, C.; Figueirido, B.; DeSantis, L. y Lautenschlager, S. 2020. An eye for a tooth: *Thylacosmilus* was not a marsupial “saber-tooth predator”. *PeerJ* 8:e9346
- Kealy, S. y Becker, R. 2017. Total evidence phylogeny and evolutionary timescale for Australian faunivorous marsupials (Dasyuromorphia). *BMC Evolutionary Biology* 17 (1): 1-23.
- Kraglievich, J. 1952. El perfil geológico de Chapalmal y Miramar, provincia de Buenos Aires. *Revista del Museo de Ciencias Naturales y Tradicionales de Mar del Plata*, 1, 8–37.
- Kraglievich, J. 1959. Contribuciones al conocimiento de la geología cuaternaria en la Argentina. IV. Nota acerca de la geología costera en la desembocadura del Arroyo Malacara (Provincia de Buenos Aires). *Comunicaciones Museo Argentino de Ciencias Naturales B. Rivadavia, Geología* 1(17): 3-9.
- Kraglievich, J. 1960. Marsupiales Tilascomilinos de la Fauna de Chapadmalal. Publicaciones del Museo Municipal de Ciencias Naturales y Tradicionales de Mar del Plata. Volumen 1, n° 2 pp. 53-72
- Krajewski, C.; Buckley, L. y Westerman, M. 1997. DNA phylogeny of the marsupial wolf resolved. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 264 (1383): 911-917.

Madzia, D. y Clau, A. . Inferring 'weak spots' in phylogenetic trees: application to mosasauroid nomenclature. PeerJ 5: e3782.

Marshall, L. 1976. Evolution of the Thylacosmilidae, extinct saber-tooth marsupials of South America. Paleo-Bios 23: 1-23

Marshall, L. 1977. Evolution of the carnivorous adaptive zone in South America. In: Hecht MK, Goody PC, Hecht BM (eds) Major patterns in vertebrate evolution. Plenum Press, New York, pp 709–721

Marshall, L. 1978. Evolution of the Borhyaenidae, extinct South American predaceous marsupials. Univ Calif Publ Geol Sci 117:1–89

Marshall, L. 1979. Review of the Prothylacyninae, an extinct subfamily of South American “dog-like” marsupials. Fieldiana. Geol [ns] 3:1–50

Marshall, L. 1981. Review of the Hathlyacyninae, an extinct subfamily of South American “dog-like” marsupials. Fieldiana. Geol [ns] 7:1–120

Marshall, L. y Muizon, C. 1988. The dawn of the age of mammals in South America. Natl Geogr Res 4:23–55.

Martin-Serra, A.; Figueirido, B. y Palmqvist, P. 2017. Non-decoupled morphological evolution of the fore- and hindlimb of sabretooth predators. J. Anat., 231: 532-542

Matthew, W. 1907. The Relationships of the Sparassodonta. Geological Magazine 4 (12): 531-535

Meachen-Samuels J. y Van Valkenburgh B. 2010. Radiographs Reveal Exceptional Forelimb Strength in the Sabertooth Cat, *Smilodon fatalis*. PLOS ONE 5(7): e11412.

Mones, A. y Rinderknecht, A. 2004. Primer registro de Thylacosmilidae en el Uruguay: (Mammalia: Marsupialia: Sparassodonta). *Comunicaciones paleontológicas Museo Nacional de Historia Natural y Antropología* 34:193–200

Muizon, C. 1994. A new carnivorous marsupial from the Paleocene of Bolivia and the problem of the marsupial monophyly. *Nature* 370:208–211.

Muizon, C. 1998. Mayulestes ferox, a borhyaenoid (Metatheria, Mammalia) from the early Palaeocene of Bolivia. Phylogenetic and palaeobiologic implications. *Geodiversitas* 20:19–142

Muizon, C. 1999. Marsupial skulls from the Deseadan (late Oligocene) of Bolivia and phylogenetic analysis of the Borhyaenoidea (Marsupialia, Mammalia). *Geobios* 32:483–509

Muizon, C.; Ladeveze, C.; Vignaud, R. y Goussard, F. 2018. Allqokirus australis (Sparassodonta, Metatheria) from the early Paleocene of Tiupampa (Bolivia) and the rise of the metatherian carnivorous radiation in South America. *Geodiversitas* 40 (16): 363–459.

Paviolo, A.; De Angelo, C.; de Bustos, S.; Perovic, P.; Quiroga, V.; Lodeiro Ocampo, N.; Lizárraga, L.; Varela, D. y Reppucci, J. 2019. *Panthera onca*: Categorización 2019 de los mamíferos de Argentina según su riesgo de extinción. Lista Roja de los mamíferos de Argentina.

Prevosti, F. y Forasiepi, A. 2018. Evolution of South American Mammalian Predators during the Cenozoic: Paleobiogeographic and Paleoenvironmental Contingencies. Springer Geology.

- Prevosti, F.; Forasiepi, A. y Zimicz, N. 2013. The evolution of the Cenozoic terrestrial mammal guild in South America: competition or replacement? *Journal of Mammalian Evolution* 20 (1): 3–21.
- Quintana, C. 2002. Roedores cricétidos del Sanandresence (Plioceno tardío) de la provincia de Buenos Aires. *Mastozoología Neotropical*, 9 (2), 263–275.
- Rangel, C.; De Melo Carneiro, L.; Tejedor, M. y Bergqvist, L. 2023. A reassessment of *Nemolestes* (Mammalia, Metatheria): Systematics and evolutionary implications for Sparassodonta. *J Mammal Evol* 30, 535–559
- Reig, O. 1958. La fauna de la Formación Chapadmalal. *Act. Geol. Lilloana*, II: 241-257
- Riggs, E. 1933. Preliminary description of a new marsupial saber-tooth from the Pliocene of Argentina. *Field Mus Nat Hist Geol ser* 6:61–66
- Riggs, E. 1934. A new marsupial saber-tooth from the Pliocene of Argentina and its relationships to other South American predaceous marsupials. *T Am Philos Soc [ns]* 24:1–31
- Rovereto, C. 1914. Los Estratos Araucanos y sus fósiles. *Anales del Museo Nacional de Historia Natural de Buenos Aires, Volumen 25*
- Salesa, M.; Antón, M.; Turner, A. y Morales J. 2005. Aspects of the functional morphology in the cranial and cervical skeleton of the sabre-toothed cat *Paramachairodus ogygia* (Kaup, 1832) (Felidae, Machairodontinae) from the Late Miocene of Spain: implications for the origins of the machairodont killing bite, *Zoological Journal of the Linnean Society*, Volume 144, Issue 3, July 2005, Pages 363–377

Salesa, M.; Antón, M.; Turner, A. y Morales J. 2010. Functional anatomy of the forelimb in *Promegantereon* ogygia* (Felidae, Machairodontinae, Smilodontini) from the Late Miocene of Spain and the origins of the sabre-toothed felid model. *Journal of Anatomy*, 216: 381-396.

Savage, D. 1951. Report on Fossil Vertebrates from the Upper Magdalena Valley, Colombia. *Science* **114(2955)**:186-187

Schaller, O. 1992. *Illustrated Veterinary Anatomical Nomenclature*. Ferdinand Enke Verlag, Stuttgart.

Simpsons, G. 1950. History of the fauna of Latin America. *Am Sci* 38:361–389

Simpsons, G. 1980. *Splendid isolation: the curious history of South American mammals*. Yale University Press, New Haven

Sinclair, W. 1906. — Mammalia of the Santa Cruz Beds: Marsupialia. Reports of the Princeton University, Expedition to Patagonia 4 (3): 333-460

Smith, H.; Adrian, B.; Koshy, R.; Alwi, R. y Grossman, Aryeh. 2020. Adaptations to cursoriality and digit reduction in the forelimb of the African wild dog (*Lycaon pictus*). *PeerJ*. 2020 Sep 7;8:e9866.

Stein, B. 1981. Comparative Limb Myology of Two Opossums, *Didelphis* and *Chironectes*. *Journal of Morphology* 169:113-140

Suarez, C.; Forasiepi, A.; Goin, F. y Jaramillo, C. 2016 Insights into the Neotropics prior to the Great American Biotic Interchange: New evidence of mammalian predators from the Miocene of Northern Colombia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 36

Suarez, C.; Forasiepi, A.; Babot, J.; Shinmura, T.; Luque, J.; Vanegas, R.; Cadena, E. y Goin, F. 2023. A sabre-tooth predator from the Neotropics: Cranial morphology of *Anachlysictis gracilis* Goin, 1997 (Metatheria, Thylacosmilidae), based on new specimens from La Venta (Middle Miocene, Colombia). *Geodiversitas*, 45(18), 497-572.

Turnbull, W. 1976. Restoration of masticatory musculature of *Thylacosmilus*. In C. S. Churcher (Ed): *Athlon: Essays on Paleontology in Honour of Loris Shano Russell*. Royal Ontario Museum, Life Sciences. Toronto: Miscellaneous Publication: 169-185.

Turnbull, W. y Segall, W. 1948. The Ear Region of the Marsupial Sabertooth, *Thylacosmilus*: Influence of the Sabertooth Lifestyle Upon It, and Convergence With Placental Sabertooths. *JOURNAL OF MORPHOLOGY* 181:239-270.

Warburton, N.; Yakovleff, M. y Malric, A. 2012. Anatomical adaptations of the hindlimb musculature of treekangaroos for arboreal locomotion (Marsupialia: Macropodinae). *Australian Journal of Zoology* 60(4):246-258

Warburton, N.; Travouillon, K. y Camens, A. 2019. Skeletal atlas of the Thylacine (*Thylacinus cynocephalus*). *Palaeontologia Electronica* 22.2.29A 1-56

Westerman, M.; Emerling, C.; Krajewski, C.; Kear, B. y Meehan, L. 2016. Phylogenetic relationships of dasyuromorphian marsupials revisited. *Zoological Journal of the Linnean Society* 176 (3): 686-701

Wroe, S.; Argot, C. y Dickman, C. 2004. On the rarity of big fierce carnivores and primacy of isolation and area: tracking large mammalian carnivore diversity on two isolated continents. *Proceedings of the Royal Society [B]* 271:1203–1211

World Association of Veterinary Anatomists. International Committee on Veterinary Anatomical Nomenclature. 2017. *Nomina anatomica veterinaria* (Sixth: edition). International Committee on Veterinary Anatomical Nomenclature.

Zetti, J. 1972. Los mamíferos fósiles de edad Huayqueriense (Plioceno tardío) de la Región Pampeana. *Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Naturales y Museo U.N.L.P., Argentina.*

Zimicz, A. 2012. Ecomorfología de los marsupiales paleógenos de América del Sur. Unpublished PhD. thesis, Universidad Nacional La Plata

Zurita, A.; Taglioretti, M.; Zamorano, M. y Scillato-Yané, G. 2013. A new species of *Neosclerocalyptus* Paula Couto (Mammalia: Xenarthra: Cingulata): The oldest record of the genus and morphological and phylogenetic aspects. *Zootaxa* 3721(4):387-398

Anexo I: Caracteres y estados

A continuación se presenta el listado de caracteres y estados utilizados en la matriz de datos empleada en el estudio de los Sparassodonta (Suarez et al. 2023) con las modificaciones realizadas en el presente trabajo. Los caracteres marcados con * representan caracteres ordenados. Los caracteres subrayados fueron codificados para el material MPH P022, con su estado remarcado en negro.

1. Length of the skull

- 0 Short (Less than twice width at level of zygomatic arch)
- 1 Long (Greater than twice width at level of zygomatic arch)

2. Length of rostrum *

- 0 Less than 1/3 total length of skull
- 1 Between 1/3 and 1/2 total length of skull
- 2 More than 1/2 total length of skull

3. Expanded apex of rostrum

- 0 Absent
- 1 Present

4. Width of braincase versus maximum postorbital width

- 0 Braincase wider than maximum postorbital width
- 1 Braincase narrower than maximum postorbital width

5. Dimensions of braincase

- 0 As wide as long, or slightly wider than long
- 1 Much longer than wide

6. Level of the palate relative to the basicranium

- 0 Palate lower than basicranium
- 1 Palate and basicranium at the same level

7. Paracanine fossa

- 0 Formed by premaxilla and maxilla
- 1 Formed by premaxilla only

8. Dimensions of paracanine fossa

- 0 Longer than high
- 1 Higher than long

9. Precanine notch

- 0 Absent
- 1 Present

10. Lateral palatal process of premaxilla

- 0 Anterior to or just reaches anterior border of canine alveolus
- 1 Posterior to anterior border of canine alveolus

11. Posterior border of incisive foramen

- 0 Anterior to or just reaches anterior border of canine alveolus
- 1 Posterior to anterior border of canine alveolus

12. Position of medial palatal process of premaxilla

- 0 Horizontal
- 1 With posterior end more dorsal, forming an incisive fossa

13. Tubercle or internarial process on anterodorsomedial surface of premaxilla

- 0 Absent
- 1 Present

14. Posteriormost point of premaxilla-nasal contact *

- 0 Anterior or at the level of the canine
- 1 Posterior to the canine
- 2 Posterior to p2

15. Anterior extent of nasals

- 0 Protrude anteriorly, obscuring the nasal opening in dorsal view
- 1 Retracted posteriorly, exposing the narial opening in dorsal view

16. Shape of naso-frontal suture

- 0 Open W-shape or posteriorly convex
- 1 Acute W or V-shaped

17. Median process of frontals wedged between nasals

- 0 Absent
- 1 Present

18. Postorbital processes

- 0 Absent or indistinct
- 1 Well-developed

19. Fronto-maxillary or naso-lacrimal contact

- 0 Naso-lacrimal contact
- 1 Fronto-maxillary contact

20. Angle of maxillo-jugal contact

- 0 More than 140 degrees
- 1 Between 95 and 140 degrees

21. Postorbital process of jugal

- 0 Absent
- 1 Present

22. Location of the infraorbital foramen *

- 0 Anterior or dorsal to the anterior root of P3
- 1 Dorsal to the midpoint or posterior root of P3
- 2 Dorsal to M1
- 3 Posterior to M1

23. Flaring of maxillary "cheeks" behind infraorbital foramen

- 0 Present
- 1 Absent

24. Fossa for levator labii muscle

- 0 Mainly on jugal
- 1 Mainly on maxilla

25. Large foramen at anteroventral end of maxilla medial to canines

- 0 Absent
- 1 Present

26. Palatal length/width ratio

- 0 Lesser than or equal to 1.5
- 1 Greater than 1.5

27. Shape of the palate

- 0 Rectangular (molar rows near parallel)
- 1 Triangular (wider posteriorly)

28. Number of palatal pits *

- 0 Absent
- 1 One (between M3-M4)
- 2 Two (between M2-M3 and M3-M4)
- 3 Three (one between each pair of molars)

29. Maxillopalatine fenestrae

- 0 Absent
- 1 Present

30. Major palatine foramen

- 0 One pair opening in maxilla, palatine, or maxillo-palatine suture
- 1 Many small foramina on the surface of the maxilla

31. Minor palatine foramen

- 0 Complete
- 1 Incomplete or absent

32. Posterior extent of palatines

- 0 Extend to the level of the last molar
- 1 Extend beyond the level of the last molar

33. Shape of posterior end of palate

- 0 Concave posteriorly (single-arched)
- 1 Concave posteriorly (double-arched)
- 2 Straight posteriorly

34. Postpalatine torus

- 0 Present and well-developed
- 1 Absent or only a slight thickening around choanae

35. Palatine contributes to infraorbital canal

- 0 Present
- 1 Absent

36. Postpalatine torus foramen

- 0 Small (less than half size of minor palatine foramen)
- 1 Large (more than half size of minor palatine foramen)

37. Morphology of postpalatine torus foramen *

- 0 Closed
- 1 Open
- 2 Absent

38. Posterolateral corners of the palate inflected ventrally forming prominent lateral corners

- 0 Absent
- 1 Present

39. Position of sphenorbital foramen relative to lacrimal

- 0 Posterior to the level of the posterior border of lacrimal
- 1 Anterior or at the level of the posterior border of lacrimal

40. Position of sphenorbital foramen relative to molars

- 0 Anterior or dorsal to M3
- 1 Posterior to or dorsal to M4

41. Development of pterygoids *

- 0 Well-developed and expanded on medial side, with midline contact
- 1 Well developed and expanded on medial side, but no midline contact
- 2 Reduced, not expanded on medial side

42. Posterior process of pterygoids

- covering alisphenoid-basisphenoid suture
- 0 Absent
- 1 Present

43. Anterior extent of lacrimal (width of facial process relative to lacrimal dorsoventral height)

- 0 Restricted to orbit (less than half height)
- 1 Extending onto rostrum (more than half height)

44. Shape of facial process of lacrimal

- 0 Rounded
- 1 Triangular with anterodorsal projection

45. Posterior extent of lacrimal

- 0 Anterior to the level of the postorbital process /bar
- 1 Extends posteriorly, reaching the level of the postorbital process /bar

46. Lacrimal tubercle

- 0 Present
- 1 Absent

47. Position of lacrimal foramina

- 0 Within orbit
- 1 Exposed on face

48. Number of lacrimal foramina

- 0 Two
- 1 One

49. Glenoid process of jugal

- 0 With articular facet
- 1 Without articular facet

50. Orbital crest

- 0 Absent
- 1 Present

51. Interparietal

- 0 Present
- 1 Absent (or fused with parietal)

52. Shape of fronto-parietal suture

- 0 Formed by posterior wedge of frontals
- 1 Straight
- 2 Formed by anterior wedge of parietals

53. Parietal-alisphenoid or fronto-squamosal contact

- 0 Parietal-alisphenoid
- 1 Fronto-squamosal

54. Width of glenoid cavity

- 0 Less than twice anteroposterior length
- 1 More than twice anteroposterior length

55. Distinct preglenoid process of squamosal

- 0 Absent
- 1 Present

56. Morphology of postglenoid process *

- 0 Wider than high (half as tall as wide or less)
- 1 Wide and low
- 2 Height subequal to or greater than width

57. Proportions of postglenoid process

- 0 As wide as glenoid cavity
- 1 Narrower than glenoid cavity

58. Postglenoid foramen

- 0 Absent
- 1 Present

59. Location of postglenoid foramen

- 0 Posterior to postglenoid process
- 1 Medial to postglenoid process

60. Anteroposterior position of postglenoid foramen relative to postglenoid process

- 0 Close and in contact or nearly so
- 1 Well-separated

61. Suprameatal foramen

- 0 Above suprameatal crest
- 1 Below suprameatal crest

62. Squamosal at external acoustic meatus *

- 0 Not thickened at meatus
- 1 Thickened at meatus with mediolateral width shorter than anteroposterior width
- 2 Thickened at meatus with mediolateral width longer than anteroposterior width

63. Paracondylar process of occipital

- 0 Low tubercle or absent
- 1 Long process with diameter at apex smaller than proximodistal length

64. Paracondylar process of exoccipital and post-tympanic process of squamosal

- 0 Paracondylar process larger
- 1 Both processes similar in length

65. Orientation of the post-tympanic and/or paracondylar processes

- 0 Ventrally projecting
- 1 Anteroventrally projecting

66. Alisphenoid glenoid process

- 0 Absent
- 1 Present

67. Optic foramen and sphenorbital fissure

- 0 Separate
- 1 Joined

68. Transverse foramen

0 Absent
1 Present

69. Tympanic process of alisphenoid

0 Absent
1 Present

70. Hypotympanic sinus

0 Absent
1 Present

71. Petrosal contribution to hypotympanic sinus

0 Absent
1 Present

72. Squamosal contribution to hypotympanic sinus

0 Absent
1 Present

73. Medial process of the squamosal

0 Absent
1 Present

74. Concave process of alisphenoid contributing to antero-dorsal portion of hypotympanic sinus

0 Present
1 Absent

75. Squamosal epitympanic sinus excavated in the roof of the external auditory meatus

0 Absent
1 Present

76. Intratympanic sinus excavated in the exoccipital

0 Absent
1 Present

77. Intratympanic sinus in the pars mastoidea

0 Absent
1 Present

78. Dorsal epitympanic expansion of hypotympanic sinus above glenoid fossa

0 Absent
1 Present

79. Anterior expansion of middle ear sinus within the lateral wall of the braincase

0 Absent
1 Present

80. Pneumatization of squamosal

0 Absent
1 Present

81. Tensor tympani fossa

0 Smooth and shallow area
1 Distinct circular pit or elongated fossa
2 Long and narrow groove bordering anterior edge of promontorium

82. Eustachian foramen *

0 No impression
1 Notch on the alisphenoid
2 Foramen on petrosal

83. Composition of primary foramen ovale

0 On petrosal
1 Between petrosal and alisphenoid
2 On alisphenoid

84. Location of foramen ovale

0 On lateral wall of braincase
1 On ventral surface of skull

85. Secondary foramen ovale completely enclosed in alisphenoid

0 Absent
1 Present

86. Foramen for the greater petrosal nerve

0 Distinct notch or foramen
1 Without distinct notch or foramen

87. Position of carotid foramen

0 Anterior to the basisphenoid-basoccipital suture

1 At the level of the basisphenoid-basoccipital suture

88. Hypoglossal foramina

0 Two or more

1 One

89. Groove between hypoglossal foramina and foramen for inferior petrosal sinus

0 Shallow or absent

1 Well-defined with prominent lateral borders

90. Size of jugular foramen relative to fenestra vestibuli

0 Subequal

1 Larger

91. Jugular fossa

0 Absent

1 Present

92. Jugular foramen and foramen for inferior petrosal sinus

0 Separate

1 Confluent

93. Median keel in basioccipital

0 Absent

1 Present

94. Median rod or crest of basisphenoid/presphenoid (sphenoid crest)

0 Absent

1 Present

95. Dorsal margin of the foramen magnum

0 Formed only by exoccipitals

1 Formed by both exoccipitals and supraoccipital

96. Ascending canal

0 Present

1 Absent

97. Contribution of squamosal to occiput

0 Absent or small

1 Large

98. Mastoid foramen or other emissary foramina in the occiput

0 Present

1 Absent

99. Connection between condylar articular facets in ventral view

0 Absent

1 Present

100. Inclination of the major axis of the condyle in posterior view

0 Inclined (less than 55 degrees)

1 Vertical to subvertical (between 90 and 55 degrees)

101. Supraoccipital in posterior view

0 Concave

1 Convex or flat

102. Sagittal crest *

0 Prominently developed (extending to frontals)

1 Weakly developed (not extending to frontals)

2 Absent

103. Position of nuchal crest

0 At or posterior to the level of the condyles

1 Anterior to the condyles

104. Morphology of the stapes

0 Columelliform (not perforated by stapedial foramen)

1 Bicurrate (perforated by stapedial foramen)

105. Ectotympanic shape

- 0 Ring-shaped
- 1 Expanded

106. Ectotympanic attachment to skull

- 0 Ligamentous
- 1 Tight articulation with marked ridges and grooves
- 2 Fused to rostral tympanic process

107. Position of petrosal

- 0 At the level of the ventral margin of the braincase
- 1 Dorsal to the ventral level of the braincase

108. Orientation of the pars cochlearis of the petrosal (plane defined by the apex of the promontorium-fenestra vestibuli-fenestra cochleae)

- 0 Subhorizontal or slightly oblique
- 1 Subvertical

109. Orientation of the major axis of the petrosal (as defined by subarcuate fossa-internal acoustic meatus)

- 0 Subhorizontal to slightly oblique
- 1 Oblique to subvertical
- 2 Vertical

110. Mastoid portion of the petrosal

- 0 Contributes to the occipital shield
- 1 Excluded from the occipital shield

111. Petrosal-squamosal fusion

- 0 Absent
- 1 Present

112. Cavum epiptericum *

- 0 Floored by petrosal
- 1 Floored by petrosal and alisphenoid
- 2 Floored primarily or exclusively by alisphenoid

113. Internal acoustic meatus

- 0 Deep with thick prefacial commissure
- 1 Shallow with thin prefacial commissure

114. Subarcuate fossa

- 0 Deep
- 1 Shallow

115. Medial expansion of the crista petrosa that forms a thin and straight lamina covering the anterolateral part of the subarcuate fossa

- 0 Absent
- 1 Present

116. Deep sulcus for carotid artery on anterior end of promontorium

- 0 Absent
- 1 Present

117. Epitympanic wing of petrosal

- 0 Present
- 1 Absent

118. Prootic canal

- 0 Present
- 1 Absent

119. Prootic canal morphology

- 0 Large with endocranial opening
- 1 Reduced with intramural opening

120. Rostral tympanic process of petrosal *

- 0 Absent
- 1 Low crest
- 2 Raised process

121. Anterior extent of rostral tympanic process of petrosal

- 0 Restricted to posterior half
- 1 Extends anteriorly and contacts alisphenoid

122. Caudal tympanic process completely floors postpromontorial sinus

- 0 Absent
- 1 Present

123. Petrosal plate

- 0 Absent
- 1 Present

124. Paroccipital process of petrosal

- 0 Distinct process
- 1 Indistinct or absent

125. Position of hiatus fallopii *

- 0 On dorsal (cerebellar) face of petrosal
- 1 Intermediate
- 2 On ventral (tympanic) face of petrosal

126. Stylomastoid foramen

- 0 Absent
- 1 Present

127. Floor of cavum supracochleare

- 0 Absent
- 1 Present

128. Stapedial ratio

- 0 Rounded, less than 1.8
- 1 Elliptical, more than 1.8

129. Contribution of squamosal to epitympanic recess *

- 0 Squamosal contribution much smaller than petrosal
- 1 Squamosal contribution roughly as large as petrosal
- 2 Squamosal contribution much larger than petrosal

130. Fossa incudis

- 0 Continuous with epitympanic recess
- 1 Separated from the epitympanic recess

131. Tympanic petrosal crest

- 0 Present
- 1 Absent

132. Tuberculum tympani

- 0 Weakly developed
- 1 Large

133. Stapedial fossa

- 0 Twice the size of fenestra vestibuli
- 1 Small and shallow

134. Foramina for temporal ramus with well-developed internal branch of stapedial artery

- 0 Present
- 1 Absent

135. Location of foramina for temporal rami

- 0 On petrosal
- 1 On parietal or squamosal

136. Foramina for venous drainage of the temporal cavity on parietal or squama of squamosal

- 0 Present
- 1 Absent

137. Post-temporal canal or notch

- 0 Present
- 1 Absent

138. Post-temporal sulcus on squamosal surface of petrosal

- 0 Present
- 1 Absent

139. Shape of dentary (depth below m3/m4 embrasure/total length of dentary)

- 0 Shallow (less than 0.15)
- 1 Intermediate (between 0.15 and 0.2)
- 2 Deep (greater than 0.2)

140. Shape of dentary in occlusal view

- 0 Straight or slightly curved
- 1 Sigmoid (laterally concave at the canine-premolar series and laterally convex at the molar series)

141. Ventral margin of dentary posterior to last molar in lateral view

- 0 Straight
- 1 Curved

142. Shape of the anterior portion of dentary *

- 0 Tapering forward, with ventral border continuous or bending upwards in an angle $< 40^\circ$
- 1 Increasing in height forward, with ventral border bending upwards in an angle $> \text{ or } = 40^\circ$
- 2 Increasing in height forward, with ventral border bending upwards in an angle $> \text{ or } = 40^\circ$ and forming an antero-labial crest

143. Mandibular symphysis

- 0 Dentaries articulated at symphysis (unfused)
- 1 Dentaries strongly ankylosed or fused at symphysis

144. Symphyseal flange *

- 0 Absent
- 1 Poorly developed (slightly projected below the level of the ventral margin of the horizontal ramus)
- 2 Well developed (height of dentary below m2 / height at the level of the flange < 0.65)

145. Number of mental foramina

- 0 One to two
- 1 Three or more

146. Enlarged anterior mental foramen

- 0 Absent
- 1 Present

147. Anterior-most mental foramen location

- 0 Approximately at the same level than the other mental foramina
- 1 Clearly ventral to the level of the other mental foramina

148. Posteriormost mental foramen *

- 0 Below p3
- 1 At p3/m1 embrasure
- 2 Below m1
- 3 Posterior to m1

149. Retromolar space

- 0 Absent
- 1 Present

150. Labial mandibular foramen inside masseteric fossa

- 0 Absent
- 1 Present

151. Masseteric fossa area

- 0 Restricted dorsally by crest reaching condyle
- 1 Extends ventrally to lower margin of dentary
- 2 Masseteric fossa and coronoid process extremely reduced

152. Posterior shelf of masseteric fossa

- 0 Absent
- 1 Present

153. Medially inflected angular process

- 0 Absent
- 1 Present

154. Shape of the angular process

- 0 Shelf-like ($ASL/AL > 0.81$)
- 1 Intermediate ($0.72 < ASL/AL < 0.81$)
- 2 Rod-like ($ASL/AL < 0.72$)

155. Angle between anterior border of coronoid process and tooth row

- 0 Between 95 and 105 degrees
- 1 Between 106 and 125 degrees
- 2 Greater than 126 degrees

156. Position of the mandibular foramen *

- 0 Posterior to the mid-point of the coronoid process
- 1 At the mid-point of the coronoid process
- 2 Anterior to the mid-point of the coronoid process

157. Morphology of mandibular condyle

- 0 Subspherical
- 1 Cylindrical

158. Position of mandibular condyle relative to tooth row

- 0 Approximately at the same level or slightly below
- 1 Above

159. Number of upper incisors

- 0 Five
- 1 Four
- 2 Three
- 3 Two or fewer

160. Height of first upper incisor (serially homologous I1) *

- 0 Taller than other incisors
- 1 Subequal to or smaller than remaining incisors

161. Roots of I1 in anterior view *

- 0 Parallel
- 1 Diverging dorsally

162. Diastema between I1-2 *

- 0 Present
- 1 Absent

163. Size of I3 versus I2 *

- 0 I3 smaller
- 1 I3 subequal to I2
- 2 I3 larger

164. Size of I4 versus I3

- 0 I4 subequal to I3
- 1 I4 larger

165. Size of I5 versus I4

- 0 I5 subequal to I4
- 1 I5 smaller than I4

166. Shape of upper incisors (I2-5)

- 0 Peg-shaped
- 1 Spatulate

167. Shape of upper incisor arcade

- 0 Parabolic
- 1 Slightly anteriorly convex
- 2 Transverse

168. Number of lower incisors *

- 0 Four
- 1 Three
- 2 Two or less

169. Staggered lower incisor (serially homologous i3)

- 0 Absent
- 1 Present

170. Procumbent lower incisors

- 0 Procumbent
- 1 Not procumbent

171. Size of canines

- 0 Small (same height or lower than protoconids)
- 1 Large (higher than protoconids)
- 2 Large, with upper canines hyper-developed and saber-like

172. Asymmetry in mesio-distal length of the canines (taken at the alveolar level) *

- 0 Upper canine less than 50% longer than lower canine
- 1 Upper canine between 50 to 70% longer than lower canine
- 2 Upper canine more than 70% longer than lower canine

173. Lateral compression of lower canine

- 0 Without compression or slightly compressed (length/width < 1.60)
- 1 Very compressed (length/width > or = 1.60)

174. Number of roots on upper canine

- 0 Two
- 1 One

175. Pulp cavity of canines

- 0 Closed in adults
- 1 Open in upper canines only
- 2 Open in upper and lower canines

176. Surface of the roots of the canines

- 0 Smooth
- 1 With small grooves and ridges

177. Prominent median sulci on labial and lingual faces of canines

- 0 Absent
- 1 Present
- 2 Present only on lingual faces
- 3 Present only in lower canine (both faces)
- 4 Present only on lingual face of lower canine

178. Shape of the labial face of the upper canine

- 0 Continuous
- 1 Divided in two flat surfaces (antero-labial and postero-labial)

179. Lower canine implantation

- 0 Oblique, inclined forward
- 1 Sub-vertical (root inclination > 60° respect to the horizontal plane)
- 2 Vertical

180. Number of premolars

- 0 Four or more
- 1 Three
- 2 Two or less

181. Orientation of P/p1 relative to tooth row *

- 0 Parallel to tooth row (less than 19 degrees)
- 1 Obliquely oriented to tooth row (20 degrees or more)
- 2 Transversely oriented to tooth row

182. Orientation of P/p2 relative to tooth row

- 0 Parallel to tooth row
- 1 Oblique

183. Diastema between C-P1

- 0 Absent (alveolar margins in contact)
- 1 Small (less than one tooth root in length)
- 2 Long (greater than one tooth root in length)

184. Diastema between P1-2

- 0 Absent (alveolar margins in contact)
- 1 Small (less than one tooth root in length)
- 2 Long (greater than one tooth root in length)

185. Diastema between c-p1

- 0 Absent (alveolar margins in contact)
- 1 Small (less than one tooth root in length)
- 2 Long (greater than one tooth root in length)

186. Diastema between p1-2 *

- 0 Absent (alveolar margins in contact)
- 1 Small (less than one tooth root in length)
- 2 Long (greater than one tooth root in length)

187. Shape of premolars

- 0 Uninflated
- 1 Inflated, with apical wear strongly developed

188. Shape and position of main cusp of P1

- 0 Asymmetrical and aligned with anterior root
- 1 Posterior to anterior root

189. Shape and position of main cusp of p1

- 0 Anteroposteriorly aligned with or anterior to anterior root
- 1 Posterior to anterior root

190. Cusp on the posterior heel of P3

- 0 Absent or vestigial
- 1 Well-developed

191. Posterolingual cingulum on P3 *

- 0 Absent
- 1 Small cingulum
- 2 With a small posterolingual cusp

192. Posterolabial cingulum on P3

- 0 Present
- 1 Absent

193. Size of p2

- 0 Smaller than p3
- 1 Larger than p3

194. Change in height of lower premolars

- 0 Increase gradually in height
- 1 Abrupt change in size between p1 and p2-3
- 2 Abrupt change in size between p1-2 and p3

195. Roots of lower premolars *

- 0 Flat (as wide as crown)
- 1 Bulbous on only one premolar
- 2 Bulbous on all premolars and some molars

196. Precingulid or cingulid cusp on p2

- 0 Absent
- 1 Present

197. Symmetry of main cusp on p3

- 0 Anterior edge of cusp more convex than posterior edge
- 1 Both edges similar in curvature

198. Replacement of dP3

- 0 dP3 is replaced
- 1 dP3 is not replaced

199. Timing of eruption between dP/p3 and M/m3-4

- 0 p3 erupts before m3
- 1 p3 and m3 erupt almost simultaneously
- 2 p3 erupts almost simultaneously with or after m4

200. Timing of eruption between M3-4 and m4

- 0 M3 and m4 erupt simultaneously
- 1 M/m4 erupt simultaneously

201. Morphology of dp3

- 0 With trigonid and talonid
- 1 With a main cusp and smaller accessory cusps

202. Size of molars increasing posteriorly

- 0 Moderate posterior increase in size
- 1 Marked posterior increase in size

203. Shape of upper molar row

- 0 Straight
- 1 Bowed

204. Width of M4 relative to M3

- 0 Narrower than M3
- 1 Subequal to wider than M3

205. Size of metacone relative to paracone (based on M2 when possible)

- 0 Paracone slightly larger or subequal to metacone
- 1 Paracone slightly smaller (ca. 10%) than metacone
- 2 Paracone distinctly smaller (ca. 30%) than metacone
- 3 Paracone much smaller (ca. 50%) than metacone

206. Position of the metacone relative to paracone (based on M2 when possible)

- 0 Approximately at the same level
- 1 Lingual

207. Shape of paracone and metacone

- 0 Conical
- 1 Subtriangular with a flat labial face

208. Bases of paracone and metacone *

- 0 Separate
- 1 Partially adjoined
- 2 Almost completely connate (only tips separate)

209. Centrocrista

- 0 Straight
- 1 V-shaped

210. Metacone on M4 *

- 0 Distinct cusp
- 1 Present but adjoined to paracone or poorly distinct from crista
- 2 Absent

211. Number of roots on M4

- 0 Three
- 1 Two or less

212. Size of protocone

- 0 Vestigial or absent
- 1 Small (narrower than bases of paracone and metacone)
- 2 Somewhat expanded anteroposteriorly (as wide as bases of paracone and metacone)
- 3 Greatly expanded anteroposteriorly (wider than bases of paracone and metacone)

213. Eccentric/procumbent protocone

- 0 Absent
- 1 Present

214. Trigon basin

- 0 Present
- 1 Absent

215. Height of protocone *

- 0 Less than 60% of para/metacone height
- 1 Between 60 to 80% para/metacone height
- 2 Greater than or equal to 80% of para/metacone height

216. Paraconule and metaconule

- 0 Present
- 1 Absent

217. Wing-like cristae associated with para- and metaconules

- 0 Absent
- 1 Present

218. Relative position of para- and metaconule (based on M2 when possible)

- 0 At or lingual to the midpoint between protocone and para/metacone
- 1 Closer to the paracone or metacone

219. Extent of postprotocrista

- 0 Ends lingual to apex of metacone
- 1 Extends labially beyond apex of metacone

220. Orientation of the preparacrista (based on M2 when possible)

- 0 Nearly perpendicular to long axis of tooth
- 1 Oriented anterobuccally to long axis of tooth
- 2 Absent

221. Lengths of preparacrista on M3 and M4

- 0 M4 preparacrista shorter
- 1 M4 preparacrista subequal or longer than M3 preparacrista

222. Postmetacrista (based on M3 if possible)

- 0 Strongly developed (longer than preparacrista)
- 1 Weakly developed (shorter than preparacrista)

223. Orientation of postmetacrista (based on M3 if possible)

- 0 Nearly perpendicular to tooth row
- 1 Oblique to tooth row

224. Carnassial notch in postmetacrista

- 0 Absent
- 1 Present

225. Anterolabial cingulum (based on M3 if possible) *

- 0 Long (continuous between styler margin and talon)
- 1 Short (not continuous between styler margin and talon)
- 2 Vestigial to Absent

226. Postcingulum

- 0 Absent or weakly developed
- 1 Present

227. Width of parastylar lobe relative to metastylar lobe (on M3)

- 0 Metastylar lobe narrower
- 1 Parastylar and metastylar lobes uniform in width
- 2 Parastylar lobe slightly narrower
- 3 Parastylar lobe significantly narrower (styler shelf small or absent on M2-3)

228. Width of styler shelf (widest lobe on M3)

- 0 More than 50% total width
- 1 Less than 50% total width
- 2 Vestigial or absent

229. Deep ectoflexus (>10% tooth width) on upper molars

- 0 On M2 and M3
- 1 On M3 only
- 2 Strongly reduced or absent

230. Styler cusp A

- 0 Absent
- 1 Smaller than StB
- 2 Large, subequal to StB

231. Styler cusp B *

- 0 Large
- 1 Small or forming an ectocingulum
- 2 Vestigial or absent

232. Styler cusp C

- 0 Absent
- 1 Present

233. Styler cusp D

- 0 Absent
- 1 Present, smaller than styler cusp B
- 2 Present, larger than styler cusp B

234. Styler cusp E

- 0 Present and distinct
- 1 Indistinct or absent

235. Size of m4

- 0 m4 subequal or smaller than m3
- 1 m4 larger than m3

236. Posterior lobe of the crown lower than anterior lobe *

- 0 Absent
- 1 Present only on m1-2 and slightly developed
- 2 Present on m1-3 and strongly developed

237. Roots of lower molars (based on m3 when possible)

- 0 Anterior root much larger than posterior root
- 1 Both roots similar in size

238. Talonid of m4 relative to m3

- 0 Talonid of m4 reduced and narrower than m3
- 1 Talonid of m4 similar to m3

239. Alignment of the main cusps of m1

- 0 Reverse triangle acute
- 1 Single longitudinal row

240. Trigonid configuration posterior to m1

- 0 Open, with paraconid anterolingual
- 1 Acute, with paraconid more posteriorly placed
- 2 Anteroposteriorly compressed

241. Relative positions of paraconid and metaconid (considered based on the apices of both cusps)

- 0 Paraconid and metaconid aligned labiolingually
- 1 Metaconid located more lingual

242. Orientation of postprotocristid/metacristid

- 0 Transverse to lower jaw
- 1 Parallel or oblique to lower jaw

243. Relative lengths of paracristid and metacristid *

- 0 Paracristid longer
- 1 Paracristid and metacristid subequal
- 2 Metacristid longer

244. Morphology of talonid

- 0 Small basinless heel
- 1 Multicuspidate and basined

245. Trigonid versus talonid length (m1-m3)

- 0 Trigonid shorter than talonid
- 1 Trigonid subequal to talonid
- 2 Trigonid longer than talonid

246. Dimensions of trigonid

- 0 Longer than wide
- 1 Subequal
- 2 Wider than long

247. Width of talonid relative to trigonid (m1-3)

- 0 Narrower than trigonid
- 1 Subequal to trigonid
- 2 Wider than trigonid

248. Hypoconid versus protoconid height (based on m2-3) *

- 0 hypoconid/protoconid height ratio less than 20%
- 1 hypoconid/protoconid height ratio between 25-35%
- 2 hypoconid/protoconid height ratio between 40-60%

249. Metaconid on m1

- 0 Present
- 1 Absent

250. Metaconid on m2-4

- 0 Present on m2-4
- 1 Absent on m4
- 2 Absent on m2-4

251. Paraconid height relative to metaconid (m2-4)

- 0 Taller
- 1 Subequal
- 2 Lower

252. Volume of metaconid relative to paraconid *

- 0 Larger
- 1 Subequal
- 2 Smaller

253. Height of protoconid

- 0 Tallest cusp of the trigonid
- 1 Subequal to metconid or paraconid

254. Location of protoconid relative to midline of tooth (on m2-4)

- 0 Slightly labial to midline of tooth
- 1 Protoconid at midline of tooth

255. Labial extension of protoconid

- 0 Protoconid subequal or narrower at mid-height than base
- 1 Protoconid wider at mid-height than base

256. Protoconid height/length of m3 or m4

- 0 less than 0.9
- 1 0.9 or greater

257. Anterior keel at anterolingual angle of paraconid with hypoconulid notch

- 0 Rounded
- 1 Forming a keel

258. Paraconid elongated with anteroventral projection of the paraconid keel

- 0 Absent
- 1 Present

259. Anterolabial cingulid *

- 0 Well-developed, extending from the protoconid to paraconid basins
- 1 Reduced, extended only on the base of the paraconid
- 2 Absent

260. Paraconid of m1

- 0 Distinct
- 1 Low and confluent with cingulum

261. Length versus width of talonid basin (based on m2 when possible) *

- 0 Longer than wide
- 1 Subequal
- 2 Wider than long

262. Presence of hypoconid (on m2-4)

- 0 Present
- 1 Absent

263. Location of hypoconid (on m2-4)

- 0 Approximately at the middle of the buccal margin of the talonid
- 1 At the posterobuccal corner of the tooth

264. Presence of the entoconid

- 0 Present
- 1 Vestigial or absent

265. Shape of the entoconid

- 0 Conical
- 1 Labio-lingually compressed

266. Height of entoconid

- 0 Smaller than the hypoconid
- 1 Subequal to larger than the hypoconid

267. Location of entoconid

- 0 At the posterolingual corner of the tooth
- 1 Between the metaconid and posterior tooth margin

268. Position of hypoconulid

- 0 In posteromedial position
- 1 Lingually placed and twinned with entoconid

269. Hypoconulid of m4

- 0 Taller than other talonid cusps
- 1 Subequal to other talonid cusps
- 2 Absent

270. Pre-entocristid

- 0 Present
- 1 Absent

271. Direction of the pre-entocristid

- 0 To the base of the trigonid
- 1 Lingual to the trigonid

272. Cristid obliqua *

- 0 Lingual to the carnassial notch
- 1 To the carnassial notch
- 2 Labial to the carnassial notch

273. Posthypocristid

- 0 Oblique to long axis of tooth
- 1 Transverse to long axis of tooth

274. Lower molar hypoflexid

- 0 Deep (40-50% of talonid width)
- 1 Shallow or absent

275. Carnassial notch in cristid obliqua

- 0 Absent
- 1 Present

276. Labial postcingulid on m1-3

- 0 Absent
- 1 Present

277. Labial postcingulid on m4

- 0 Absent
- 1 Present

278. Atlas intervertebral foramen

- 0 Absent
- 1 Present

279. Atlas transverse foramen

0 Absent

1 Present

280. Ventral foramen on transverse process of atlas

0 Absent

1 Present

281. Posterior extent of transverse processes of atlas *

0 Anterior or just reaches caudal facets for axis

1 Extend caudally just beyond level of caudal facets for axis

2 Extend caudally far beyond caudal facets for axis and processes much longer than wide

282. Anterior extent of transverse processes of atlas

0 Does not reach level of atlantal foramen or groove

1 Extends anterior beyond atlantal foramen or groove

283. Shape of cranial facets

0 Only concave

1 Dorsal edge curved

284. Atlas and intercentrum

0 Unfused

1 Fused

285. Axis transverse foramen

0 Absent, represented by a notch

1 Present, enclosed

286. Axis posterior spinous process extension

0 Extends beyond the level of the postzygapophyses

1 Extends to the level of the postzygapophyses

287. Ventral sagittal crest of axis

0 Roughly straight

1 Distinctly concave because of the development of a prominent ventral process posteriorly

288. C3-C4 ventral sagittal process

0 Absent

1 Present

289. C5 transverse process heads overlap transversally

0 present

1 absent

290. C5 and T1 body length

0 C5 subequal or longer than T1

1 C5 shorter than T1

291. C6 spinous process

0 Protuberance

1 Lamina

292. C7 transverse foramen

0 Absent

1 Represented by a notch

2 Complete foramen

293. Shape of anterior face of C7 centrum

0 Circular to ovoid

1 Rectangular to trapezoidal

294. Position of tallest spinous process of thoracic vertebrae

0 On T1

1 On T2

2 On T3

295. Anticlinal vertebra

0 On lumbar

1 On thoracic

2 No anticlinal vertebra

296. Foramen on dorsal arch of last lumbar vertebra

0 Present

1 Absent

297. Metapophyses in third lumbar vertebra anterior to last

- 0 Absent or weak
- 1 Present

298. Ventral median keel on lumbar vertebra

- 0 Absent
- 1 Present

299. Auricular process of sacrum

- 0 Developed on two sacral vertebrae
- 1 Developed on one sacral vertebra

300. Size of sacral spinous process

- 0 Shorter than last lumbar
- 1 Taller than last lumbar

301. Length of the tail

- 0 Shorter than twice the length of the precaudal vertebral column
- 1 Greater than twice the length of the precaudal vertebral column

302. Angle between scapular spine and dorsal border of scapula

- 0 Acute or almost straight (between 80 and 95 degrees)
- 1 Obtuse (between 100 and 110 degrees)

303. Coracoid process

- 0 Large (extends beyond medial border of glenoid cavity)
- 1 Small (just reaches medial border of glenoid cavity)

304. Ventral extension of acromion process

- 0 Extends ventrally below glenoid cavity
- 1 Does not extend ventrally below glenoid cavity

305. Anterior extension of acromion process

- 0 Posterior to anterior edge of glenoid cavity
- 1 Anterior to or just lateral to anterior edge of glenoid cavity

306. Width of infraspinous fossa

- 0 Less than 1/4 its length
- 1 More than 1/4 its length

307. Width of the acromion process at the level of the neck *

- 0 Wider than infraspinous fossa
- 1 Subequal
- 2 Narrower than infraspinous fossa

308. Infraspinous/supraspinous fossa width at the level of the neck

- 0 Supraspinous fossa subequal or wider
- 1 Supraspinous fossa narrower

309. Scapular notch

- 0 More than 130 degrees
- 1 Between 90 and 130 degrees

310. Clavicle

- 0 Present
- 1 Absent

311. Medial process for teres major

- 0 Absent
- 1 Present

312. Tricipital line of humerus *

- 0 Absent
- 1 Ridge or crest
- 2 Massive crest continuous with deltopectoral crest

313. Capitulum for radius on humerus

- 0 Spherical
- 1 Cylindrical

314. Entepicondylar foramen

- 0 Present
- 1 Absent

315. Olecranon fossa or foramen

- 0 Large fossa
- 1 Foramen

316. Laminar supinator crest/ectepicondylar crest *

- 0 Large
- 1 Intermediate**
- 2 Absent

317. Greater tuberosity height relative to humeral head height

- 0 Greater tuberosity subequal or lower in height to humeral head
- 1 Greater tuberosity is higher**

318. Development of greater tuberosity in proximal view

- 0 Small (less than half the anteroposterior length of head)
- 1 Large (greater than or equal to half the anteroposterior length of head)**

319. Extension of the deltoid crest

- 0 Restricted to proximal half of humerus
- 1 Reaches distal half of humerus**

320. End of deltoid crest

- 0 Merging with diaphysis
- 1 Forming a distinct angle or process**

321. Relative heights of trochlea and capitulum in anterior view *

- 0 Longer proximal extension of capitulum
- 1 Subequal**
- 2 Longer proximal extension of trochlea

322. Humerus medial epicondyle size

- 0 Large
- 1 Small**

323. Humerus distal end size

- 0 Large
- 1 Small**

324. Lateral extension of capitulum

- 0 Rounded
- 1 Straight**

325. Depth of intercondylar notch in posterior view

- 0 Wide and relatively shallow concave
- 1 Narrower and concave posteriorly**

326. Curvature of the posterior border of the humeral shaft

- 0 Curved**
- 1 Straight

327. Medial development of the ulnar anconeal process

- 0 Does not protrude beyond medial border of olecranon process
- 1 Medially protruding**

328. Medial curvature of the ulna

- 0 Present
- 1 Absent**

329. Posterior border of the ulna

- 0 Convex
- 1 Straight or concave**

330. Shape of articular facet for humerus

- 0 Anteroposteriorly compressed
- 1 Circular**

331. Distal shaft of radius

- 0 Oval (wider than long)
- 1 Rounded (almost as wide as long)**

332. Prepollex

- 0 Absent
- 1 Present**

333. Distolateral process of scaphoid *

- 0 Absent
- 1 Present, does not separate lunate from magnum**
- 2 Present, separates lunate from magnum

334. Number of plantar tubercles (distal heads) on trapezium

- 0 Two
- 1 One**

335. Angle between transverse axis of proximal and distal epiphyses of metacarpal I

- 0 Absent
- 1 Present

336. Orientation of ilium relative to ischium

- 0 Prominent dorsally
- 1 Aligned with ischium

337. Tuberosity for rectus femoris muscle

- 0 Absent
- 1 Protuberance
- 2 Depression

338. Length of iliac neck *

- 0 Longer than 15% total pelvis length
- 1 Between 6 and 15% total pelvis length
- 2 Less than 6% total pelvis length

339. Greater sciatic notch

- 0 Greater than 120 degrees
- 1 Between 90 and 115 degrees

340. Iliac and gluteous fossa

- 0 No fossa
- 1 Two fossa subequal in size
- 2 Gluteous fossa larger

341. Epipubic bones

- 0 Present
- 1 Absent

342. Proximal size of epipubic bones

- 0 Short
- 1 Long

343. Torsion between proximal and distal epiphyses of femur

- 0 Present
- 1 Absent

344. Relative heights of greater trochanter and femoral head

- 0 Greater trochanter lower or equal in height to femoral head
- 1 Greater trochanter higher than femoral head

345. Lesser trochanter of femur

- 0 Present
- 1 Vestigial or absent

346. Femoral condyles *

- 0 Lateral condyle wider than medial condyle
- 1 Subequal
- 2 Medial condyle wider than lateral condyle

347. Ossified patella

- 0 Absent
- 1 Present

348. Parafibula

- 0 Present
- 1 Absent

349. Femoro-fibular articulation

- 0 Present
- 1 Absent

350. Tibia length relative to femur length

- 0 Tibia subequal to or longer than femur
- 1 Tibia shorter than femur

351. Proximal dimensions of tibia *

- 0 Larger mediolaterally than anteroposteriorly
- 1 Subequal
- 2 Larger anteroposteriorly than mediolaterally

352. Tibia shape

- 0 Sigmoid
- 1 Straight

353. Torsion between proximal and distal epiphyses of tibia

- 0 Present
- 1 Absent

354. Type of distal articulation of tibia

- 0 Spiral
- 1 Sagittal

355. Posterior shelf of tibia

- 0 Present but does not extend posteriorly beyond the medial astragalotibial facet
- 1 Present and extends posteriorly beyond the medial astragalotibial facet

356. Orientation of the lateral edge of the astragalus-tibia articular facet

- 0 Parallel to epiphyseal suture of tibia
- 1 Oblique to epiphyseal suture of tibia

357. Anteroposterior length of medial malleolus relative to distal epiphysis

- 0 Subequal
- 1 Medial malleolus much shorter

358. Distal malleolus of tibia

- 0 Indistinct or absent
- 1 Distinct

359. Angle between medial and lateral astragalotibial facets *

- 0 90 degrees
- 1 Intermediate
- 2 180 degrees

360. Astragalonavicular facet extends onto ventromedial side of head

- 0 Absent
- 1 Present

361. Width and height of navicular facet in distal view

- 0 Transversely wider
- 1 Dorsoventrally wider

362. Visibility of medial plantar tuberosity in dorsal view

- 0 Not visible
- 1 Visible

363. Angle between lateral tibial and fibular facets

- 0 No angle
- 1 With angle

364. Medial extent of sustentacular facet

- 0 Does not reach the medial edge of neck
- 1 Reaches the medial edge of neck

365. Astragalar canal

- 0 Present
- 1 Absent

366. Width of astragalar neck

- 0 Neck wider than head
- 1 Neck narrower or as wide as head

367. Major orientation of posterior astragalocalcaneal facet

- 0 Anteromedial-posterolateral
- 1 Posteromedial-anterolateral

368. Malleolar shelf of astragalus

- 0 Absent
- 1 Present

369. Astragalo-distal tuber

- 0 Absent
- 1 Present

370. Astragalo-cuboid facet on astragalar head

- 0 Absent
- 1 Present

371. Connection between astragalonavicular facet and sustentacular facet

- 0 Present
- 1 Absent

372. Longest dimension of sustentacular facet

- 0 Anteromedial-posterolateral
- 1 Sagittally longer
- 2 Transversely longer

373. Orientation of the calcaneoastragalar facet *

- 0 Medial
- 1 Intermediate
- 2 Dorsal

374. Calcaneal peroneal tubercle

- 0 Protuberance
- 1 Crest-like
- 2 Poorly developed or absent

375. Position of peroneal tubercle

- 0 Anterior, non-protruding
- 1 At a distance from the anterior end of the calcaneus

376. Calcaneal peroneal groove for the peroneous longus

- 0 Indistinct or weakly developed
- 1 Distinct, deep separation

377. Position of sustentaculum

- 0 Reaches anterior end of calcaneus
- 1 Subterminal

378. Outline of sustentacular process

- 0 Triangular or rounded
- 1 Rectangular

379. Mesiolateral orientation of sustentacular facet

- 0 Medial
- 1 Dorsal

380. Anteroposterior orientation of sustentacular facet

- 0 Dorsal
- 1 45 degrees dorsoanteriorly

381. Sustentacular facet morphology

- 0 Slightly concave or flat
- 1 Posteriorly convex

382. Secondary distal calcaneoastragalar facet

- 0 Absent
- 1 Present

383. Sustentacular and posterior calcaneoastragalar facets

- 0 Separate
- 1 Merged

384. Calcaneal facet for fibula

- 0 Present
- 1 Absent

385. Orientation of calcaneal facet for fibula

- 0 Dorsal
- 1 Lateral

386. Length of the tuber calci

- 0 Longer than the body
- 1 Shorter than the body

387. Medial curvature of the tuber calci

- 0 Present
- 1 Absent

388. Ventral curvature of the tuber calci

- 0 Present
- 1 Absent

389. Proximal calcaneocuboid facet

- 0 Absent
- 1 Present

390. Angle between proximal and distal areas of calcaneocuboid facet

- 0 No angle
- 1 Oblique calcaneocuboid facet

391. Spatial relationship between navicular and entocuneiform

- 0 Entocuneiform anterior to navicular
- 1 Entocuneiform extends proximally medial to the distal area of the navicular

392. Angle between navicular and distal metatarsal facets of ectocuneiform

- 0 Oblique
- 1 Parallel to the distal facet

393. Prehallux

- 0 Absent
- 1 Present

394. Mt I length relative to Mt III

- 0 Greater than or equal to than 50% the length of Mt III
- 1 Less than 50% the length of Mt III or Mt I absent

395. Metatarsal V proximal process

- 0 Does not extend ventral to cuboid
- 1 Extends ventral to cuboid

396. Proximal ends of metatarsal II and III

- 0 Subequal in length
- 1 Mt II extends more proximally than Mt III

397. Ridge on proximal articular facet of metatarsal I

- 0 Absent
- 1 Present

404. C5 Sagittal ventral crest ends in a developed process.

- 0 Absent
- 1 Present

398. Mt III thickness relative to that of Mt IV

- 0 Mt III thicker or subequal to Mt IV
- 1 Mt III thinner

399. Mt III thickness relative to that of Mt I

- 0 Mt I thicker than Mt III
- 1 Mt III thicker than Mt I

400. Median keel on palmar/plantar surface of metapodials

- 0 Sharp
- 1 Blunt

401. Foot ungual phalanx of digit IV in proximal view

- 0 Larger dorsoentrally than mediolaterally
- 1 Larger mediolaterally than dorsoventrally

402. Groove on dorsal surface of tip of ungual phalanges

- 0 Absent
- 1 Present

403. Dorsal border of ungual phalanges

- 0 Forming a crest-like border
- 1 Rounded

Anexo II: Matriz de datos

Se presenta la matriz de datos utilizada en el presente trabajo. Esta matriz es una modificación de la matriz disponible para el estudio de los Sparassodonta (Suarez et al., 2023).

Simbología: ? data faltante; - carácter no aplicable

Caracteres Polimórficos: **a** (0 y 1); **b** (1 y 2); **c** (1 y 3); **d** (0 y 2); **e** (2 y 3); **f** (0, 1, y 2); **g** (2, 3 y 4)

Prokennalestes

????????????????????11????????????????????????????????????
?????????0??00????????0?????0?????????????0?110000000-0000000?01-00a
?00001000000011000-21?0?????????0010--0?????00002??0????10??01?0????00
10001000210100-101101001111011000?0?110210202?0200000000?00000000000
000011???
??

Asioryctes_nemegtensis

0000000?0?0??????0100?11???00010???-2?0101?0-01?11?0002111?10010000
00--0-000--?00200?0100?101100?0??10?1000000-??0001-0-00?2011011-001?1-00
1000000?10000-100101012000000000?0?0?0000?????01??????0??0??0?10001
0002?0?00-111111000112001000?0?21021020??0200000000?0000000000000001
10000?0000000?-0?????????????????????????????????????010?0?????????
??????0??1???111??1101?00?????0110?0?0?????????0?1??0?0?00?????

Maelestes_gobiensis

01000?0?0?0??????0?1001001001000010-20000??0-?00?1?0????21110100?0000
00--0-000--?002?010100?111100?0?1???100000?-10000010-0001011001-001?010
-1000?00011?00-1?01?????????01?00??1?0?0000011010??02???0000????001000
1000210?0??11111011111200010010?210210212?0201000000?100000000011000
100000?0?????????????????????????????????0??1?0?????????????????????
??

Holoclemensia_texana

??
??
??
0?1000000?100100000110?0000212110?0?00110210200002010?1000000000000?
0000000???
??
?

Deltatheroides_cretacicus

??????0?00?0?????????b0?0002?????????????????????????????
?????????????????0??
?????01??????0?1?????????????????????????1?????10000??0????0????0??
1000001-001001000000011000001002?0????00?01??0???020?1??0?0????0?0?
??-?-?0??
??

Deltatheridium_pretrituberculare

?000??00000000001000000?00a200a00?0??00??00-0aa?0????????10?0????00?
0110?-??0??0?????0??0?0??1?????1??????0?0100000010-000?000?0??01-1
000012000002001010110011??0-?011010010000010000000100100000001??100
0001-011001000000011000001000000?000000111000002001110000001-00000000
0000??000?00000000?
??00????00-??000?00???????????????

Kokopellia_juddi

??
??
?????0010000002111?1?1??????????00000?01?0??0110??010?????0?000????0
??00000??200201010?1010011a1000100?001102102120010000110000000110000
0100011??
??

Eodelphis_browni

????????????????????????11?????10?????????????????????0?????0110100a0?-00??
?1????0?????????????????????0?????????????1?????????????????????1-0
0?0010000?0211111a02?1?????????11101?01?00?011000001?0120001??0???0?1
210000021020110010010a2101000110?1020011122200021000100010001001100a
01011??
????????????????????2??1?1001?0110?????00100000???????????????????

Didelphodon_vorax

000000010011111?0??0021?0100100120?0?0?????????0?0?01110100-0??00??
11100?0?0???0??11????00011?100???0???000012000000110?00101011??11-1
00101000a0021011??01111?0110-011?110010000011100001101210a1100??00012
10000021020110010010a2101001010?102001112220002100010001000100110020
1011??
????????????????????000???0?????0???1?0010000000000???????????????

Pediomyidae

??0????????????????????b0?0??01001????????????????????????????????
??1?????????????????????0?0???1?????????????????020000001100001?10?1??01-
?0000100?00?21a11??01?????????????????0?01?????010022?10?002a020000???0
?111a000031020101110000131122a2000?001a011a21200200000100010101001a0
0211011??
????????????????????????00?????0?????????0?0?????0?????101??????????????

Alphadon_spp.

????????????????????1????010????????????????????????????????????
??
?????00100000021a111a11?1?????????????0?01?00?0100??0a0?0010000000???0
?110a000021020101011000a11010110001001a0111212002100?0100010a0a00110
0a10011??
??

Asiatherium_reshetovi

0?0000?????????1?0?00100????0?00120?????????10-?11?????0010????001?0?1
11?0?00?0?????????1?????????????????20?????????????0?0??21000???0??????
???001?0?????21a101?1201?????????????0??1?00??10011?0010010000000???0
010000010200201011110011112201010?001101112120010000010001010010100
0200011????????????????????1??????0?????0???0000?00??00000?00?00?00?
0000?0000000?0?????0?????????????????????????????????0????????????????

Herpetotherium_fugax

11000000001??a?a11100b1001001001??0???0?b?110001?01000110111?00-01?11
10000000???0?110100010?011101?1120???000002100001-10101001010011???1
10010000002101111211100??2??0000000010000010012120100?0010000???0012
1101002101aa000101000211101f11010010001b1120021000010002010a101100211
010????????????????????????????00??0110000?0110a0011??1??????10????
?000?0000??1101?01000010100?0??100010-0000011101???1??????????

Mimoperadectes_spp.

10000000000?0011a10?01001?1?01??0??0???a001a0?1?20????????0????1
101100?0?0???0?11?0?0????????0???10????0???21000001210002010?01-?1-
0000?1?0????f1????????????????1?1??10000?10001010000??010a00???00
11010a002102a?10011000011110a1aa0?0011011211200210000100020101001100
201010???
??

Didelphis_albiventris

110100000a100a01111010100100100120a0010120000110010a0002111010100111
1110000000002a111a0a010001010a0a000100000002100000120001b010100111-0
000010000002101111a01100102001001010010000010002220100101-0a00200001
211010021021--00101010211101a000100100011122002b00001a001010111110021
00001a11a111100101b0a2100010010?11000ab100000a1aa0110000011101100010
11000010000001111210000101000a0011010110001-11a1110100011010a10

Metachirus_nudicaudatus

1100000000100a0110101110?10010012010010120?0011001001002111010100111
?1100?0000002?11100000?010010?01?1010000000210000012000?10101001?1-?
00001000000210111100110010210100101001000001000211010?101-0a00???001
211010021021--001010102111011?00?001000111220021000010001010111110021
00001a10?111?001012?12111000001?100101100?a0011010110100111100000020
111000100000111111011010?000a0111010110001-1111110100011010010

Monodelphis_spp.

0100000001a00a0111101110010010012010010020000110010a00021101100001111
110000000002a110a00010001110a000a01000000021000001200011011100111-1a0
001000000b1011120a110010200100100001000001000000010010a11a0020000121
101a011011--00101010210101a00010010001b112002100001000201010111002100
001a100a110001000012100a00010?00100a100a0001010001000011110110001011
a0001000000111111000010100000000010110001-1101010100010010010

Dromiciops_gliroides

00000000000000001001112100002100120100001b010011000011002110100-0-11a1
1000011100002210100000110110101121102000002101001-21111111100?11-1110
010000002101112221101111011000000010000010011000100?100000020?000111
001131021--010110001202200100100110a101120021000010111010010110021100
0a01000-1?00110b?0a101011110110100120001000001000100010021?020010100
000?000010111121000010100010221000100011-1110110000001010010

Dasyurus_spp.

0000010a0001011a01111210001a10a12001101a201001a001010002110010100111
11000010010?021101100100001101a1010010000002101001-211111110000?11-1a
1001000000b10111201111a1110-1111a10010000020?010101?-??--0-0000?0003110
1102002000001010102101d021a010010101211200220001100-20101101100201aa
0110a011100010aa0a1000110110010110a011011001b111101011002101100201000
0a00000101111211100001001001200101111101a110101011100100000

Sminthopsis_crassicaudata

000001010011021100111210011110a1100010012000-1110001100211010010011111
000011110??21111000100a1110101120010000002101001-211111110010?11-11100
100000011011121211101010-101100001000001000000010010a1010020?0003110
1102002a10001010002101d021111001000112120021000010002010010100021101
01000001101011010211001000101120000200110000011000010000??0100020101
020000100010012111101010010002011011111-110000101?1?0100000

Thylacinus_cynocephalus

12110110011a021111101310011a1011110-2010110001a01101100101101010001111
100010000?10211a10010000010a01000010010002001001-210012011000111-1110
01000000c1011112110111121-11111100100000100120201100100000000?1003011-
1010001--01101010-211202110101--10120-1120-010011112001-00121--011101011
0101011012001011?0001001001002000211002111101011?211020121-0a010010
2110?1?111110101000122200100-1110001001000111-0-01000

Pucadelphys_andinus

010000000000000011a10000101000001b000a001011a000000010002110010010110
01111-000-0010110000010011110001010?0000000b10010010-0000010100011-011
0010000002101110aa110011201000101001000001a00f0100001001010021?001111
01003102010001100001112011010?001101112a2002010001000101001010002000
11000001000000002?1001110000000010001a000001aa0010000010???1a1002000
00001001110a01100010010011101000101010000010101???1???0?a1100

Andinodelphys_cochabambensis

110000000000010010110000101000001100000010100?0100100000201a010010111
01111-0000001011000001?011110?0?010??000000b10010010-0000010100011-011
0010000002101110111100102010001010?1000001000201000?10010?00???00111
10100210201000110000b111011010?0010011120200201000100010100001000200
111000001000000002??0001101000a0010011a0?00011a00100a00a000?11100200
00000101111??01100010010?1110?1001010100001101010?0101?01?110?

Mayulestes_ferox

011000011000011110000101010200010101100001110010011001010110100101100
1111000000010110000010011110000000??000000110010010-0000010100011-011
10?00000021011?????0010201000111001000001100000000010?10?00???00121
010101101010001000002101001010?0011001200200120011110000101011000200
11000?00100010????2??0011???10010011?111000001100010010000???1011021-
11000?000000000100000100?11101100101010000101001???????0?0???0

Allqokirus_australis

01100?01100?00?110000001011?0001000110001?0?-110????00020110100101100
1111?0?0?001?11000??1???1110????00?0?0?0?110010010-000001?100111-1111
0?000000210111000110????201000111011001001100100000?1001000021?001210
10001101010001010002111001010100110012002001200111100000?101110110011
0??
??

Patene_simpsoni

??
??
?????101?000?010111?0??1?????????????1?????????1?0???00??0000?0?00???
001200100011010100110100021110101101001010120010012001111000000111110
01010a0??
??

Hondadelphys_fieldsi

01??1?1??????????1?1?10?1??1?1?1??????????110001??0?00010110010110?0
1111?00100????111?01010010?00?0000???011102100?1??0-0?1001?????11-11
1001000?10?101110??????????????11?1001?00?010012010?1010?001002??0012
11000021010110110100031111101111?001011022?0020010111?10101101101211
000101??11???1????0?????????1????????????????????????????00?????????
?1?11??

Stylocynus_paranensis

????????????????????11??
??
?????0?0001103??????????????????11?1?01????0100?a000?1???010110????
??21000??2101???01?01?1031??210110101001012021000201101111000101110
0211000??
??

UF_27881

??01???1?????00?01000?a0?11130101a?011000??110001?????????????????
??b?????????????????????????????
??1??1?????10010??0??????????0???0
00?0?????101?1--??????0??
??
??

Sallacyon_hoffstetteri

???101?????????011011?01??100?011?111?00???10001???000?1011001??10?0
?111100?00011?111?0?0?0???10????0???01110?1001?010-00?10101?01?1-11
1?0???????e????????????????????????????????0????????????????????100
20010101?000110?1010103100100100????--10120-1?20-01??111?10101011100-01
010??
??

Notogale_mitis

??1?1??a0110?b?????????1?1??b?1????????????????????0?0??????01011??
11111100000011?111000110000?10????0??0101110210010010-00?20101?0111-11
1?0???????3??1???????11?11?-?111?1?01000?010022210?????0?0?????????
0010??11001--?1?0101031?01001?010?--10120-1120-011111?1000?01?1??-0101
??
??

Sipalocyon_spp.

0110111a0110011010001a01111c0101110110001101?0010a0000010110010110111
111100000011111001110000?10110000?0101110210010010-0012010100111-1100
0100011021011100011110111-1111100100000100b2bd011000000110???1002001-
b01100011010010102110100110101--10120-1120-011111110001011100-01000101
1010??11????0?011????11???0???1?0010???2???0???00?0?0?1???1-???11?
1?????1001011001011110020011011000000101010?0??0001?000?

Acyon_myctoderos

1111111111??1101000111?111b01?111???0????010001????0010100010110?011
11????????????111??111?0????01?000?0????10??0??0??????1?????????1-11?
001000110310111111011?111-?211110010000010022220110010001102011002001
02011000a1011010103111b00110101--10120-1120-01111111100a1011100-0100010
???1a??1?????1??
??

Cladosictis_patagonica

11111111a111011aa1001a01111b010111011000110100010102000101100101101a11
1110000001?1111101110?a10?0a10000?01011102?0?101-??00?0?0???01?1-111a0
1000a10310111aa110110111-121111001000001001222011000000110??11002001-2
11100011011010103111b00110101--10120-1120-01111111100a10111a0-010a0101?
01110110?12??101a00?011?1?1101100a??102a?101010000??1111121-1001??11
?1111?010?100?1111??2010001100000000001?10??0?0??0000

Lycopsis_longirostrus

11?1111?????????10?1011????01?1????11?0??????001??1?20010110010110?1
0111?1000000?0111101011?1???001?000???11a102?10111-0-??1a0?0??1-11-111
0010001?0310111a1110?????????11?1001010001001b?101100100010021?10030
01-201100011011010103111b00110101--10120-1120-0111111110001010200-0110?1
0??????01?????????1??????0?10?????1?10001011021?11000100?1001?1121-0001
???0?101?0?10??1????????0??1?????110??1?10?????1?????????1?010

Lycopsis_padillai

????????????????????-??1????2????????????????????00?????????????????????
??
??1
013001-101?000110110102031101001?????????????????????????????????????
???
???

Lycopsis_torresi

????????????????????????0????2???
??
?????001000????10??1a1?????????????????1?0?010?0100????0?1???00a100???
1?13001-101100011011010203110100110??1--10120-1120-01??1?1120001010200
-?1?0???
???

Lycopsis_viverensis

????????????????????????01??11?0101????????????????????????????????????
??
?????0?00?031?????????????????????1?0??0??0100?1010110?????1?0???
1012001-b?1?0001101101?2031101001???01--10120-1120-0???111120001010200
-0100???
???

Prothylacynus_patagonicus

00110011011?111000010101111b010a11011000111?0001011211010110010100110
11100000000?0111101011011011110000??111110??10111-0-00100?0??0111-11110
0010a10c1011101110110111-0211110010100011000000110010101102111003002-1
111101--021010103111000111101--10020-1120-0111aa111001---0201-01000101100
110110???1?101000?01??1?111110000a01100000110000???1112121-11111011011
110010110000111110?????????????????01010??????10001

Pharsophorus_lacerans

?01???11111?1100101?1?????201?????????????0100010?10110?????0????0??
?????????0???1?????????????????????0?????????02110111-0-0?12?10?0??11-1?
??000001103101???????1?0111-?2111?01?120011000000??111010?00???1????0
?2???1?????????????0????????????11101001012001100201111112001---020a2-1a1
1???
?????????????????011?000111?0?0?????????????????????????????????????

Borhyaena_tuberata

001100111111101000011101111b0100110-20011110-0010112110001100b010010011
1a001000010110110011?110?1110000??11?110211011010-0010010?01-11-1111?1
0a0110310111111102---11-021111??1010001100000111020001010??11003002-210-
101---1101010-22010011100100100200-1a02011111a121-1---02a1----1a001100010
110?120????1???011?1?011?a?101011021?11?11100?1?111121-1112????0??11
001??????????1??22???0110000100000??????????0?110

Arctodictis_munizi

00110011111?10100001120?10110101???????10?1000010?121100011002010010
0111?1???????0110110011?110??110000???1??10?????????????????0?????1-?1-11
?200110110310111111102---?1-?21111001?11011210000111120002110???1003002
-210?101---1?01010-22010011200100100200-1102011?1?1121-1---0201----1?????
?????????????????????????????????0????01?????????????????????????????
?????1???1???

Arctodictis_sinclairi

0011001111111100001120110110111110-2001011000010112110001100201001001
110101000?10110110011?010?11?0000??11??102110111-0-0010010?01-11-11120
0110110310111111102---11-021111001012011210000111020001110???1013002-21
0-101---1101010-22010011200100100200-1102011111121-1---0201----100011000?
??10012021111?00011?1101101010101112111001110001?1112121-????101?01011
0010110010111110221000110000000000100000000100110

Australohyaena_antiquua

0011??1111111100001?10110120101110-2001??00-001?11??1100110020?001001
11010???0???11010?0?1?1?0?10??000????1?210??1?1???0-???01??????1-111
200010110310111121102---11-021111001012011100000111120022110???1003002-
100?101---1101010-22010011210100100200-1002011111121-1---0201----11??????
??
??

Callistoe_vincei

1111?11111111211010110a1?112010111?-2001111100aa01111100011012011010011
1110??11?101101011111100?0?10000??1112102??101-0-001?01?200?11-111201
010110310111?1210110120-00111100121101110000000?010022?10???1003002-2
10-10???-11010?0-20110?11?1?1--?0020??120-0111?01????????????--??100012
?001?111??2??1?11??01?0120111?000?1102111?00?10001?0????????????1101
??1?1100101?101?111110???010????????????1?00?0?0?011?0?0

Paraborhyaena_boliviana

?1110?1111??0??0000???11112????????????????0??????0??????0020110??
01111?0001101???0?01111?0111?0001??1112102?101?1-??00?0???2?01?1-111
20??1?00?31?111?????1?01??-?121110012110011100001?????0?2??0???100??
??-????????????????????????????1?0?????0020???20-01????02?????????????-?
??
??

Patagosmilus_goini

011?????0??????00101?11??0-30100110-2010??0?10011?0111?1011?0????0???
??????????????210?000?1?0?0??010000????????????????????????????1-1?
??1?b?b?????1?1??01??0????????????2??1b??1?2-0---0-?---0-???1???1103002-
2111001--0010112031201001?2001--10120-?120-01??111010001101?01-0101????
??
??

Thylacosmilus_atrox

0111011?0110011-?1-111110-b010111?-20?1??1?1001110010000110-20110100111
?001011??0210000111?100?1a10001???1?210?????1??0-?01??0?01-10111110
2021-131021110b10?????--?2-12211103122-0---1-?---0-b1?1???1113012-210-1-1-
--0101120-221200111001--10020-?120-011112?1??1-?1??1-----??10120111011101
20?a011?0????????????000101011111110???00???1?????1?0001?0112011100101
10000111110011101110000011001?0????????01??1

Proborhyaena_gigantea

??
??
?????00110??031011??1??0?????????????1100?21101111??001?1???022?1????1
??3002???0-10???-0?01020-21000a1110?1?-100200?120-01?11?2?????????????
-??
??

Eomakhaira_molossus

?a1????????????00????b1??11b0?0020?-20?1????????????????????????
??
?????0?00000031?????????????????????????1001d?2001100000?01???001?10???1
01?????200?10???-???1?20??a?????1?00?--100200??b0-0111?0??2?????????
????10??
??

IGM_251108

??
??
?????11?2011-101?????0?????????????????2-?1111?140110000220?1???010??????1?
???12??1--10120-?120-011?110010001111101-0
101??
??

Anachlysictis_gracilis

111001??0?10?0?001011111?1-30100010-20011?1?10011100100101100??1?0??0
11?????????????210?000?1?00???010000?????????0?????????????????????1-1?
?1102021-1e1011101a101????1-?02-?2211?12012-0---0----0-0001???1113002-21
1?001--0?101?203110100112001--10120-?120-011?111010001101-01-0101?????
??
??

MPH_P_022

??
??
??
??
?????????????01201110111?1?????????????1????10??0101??1111?110?????????
???????????1???1?1??

Anexo III: Topologías obtenidas en el análisis filogenético

Se adjuntan las topologías más parsimoniosas obtenidas en notación parentética.

Topologías obtenidas bajo pesos iguales

1. (0 ((1 2)((3 (4 5))(6 ((10 (13 ((7 8)((12 ((16 (14 15))(17 (19 (18 20))))((21 22)((23 24)((25 ((26 27)((29 ((28 ((39 (38 ((40 (43 (41 42))(49 (44 (45 48))))((52 (50 (47 (46 51))))((33 (32 (30 31))(34 (35 (36 37)))))))((9 11)))))
2. (0 ((1 2)((3 (4 5))(6 ((10 (13 ((7 8)((12 ((16 (14 15))(17 (19 (18 20))))((21 22)((23 24)((25 ((26 27)((29 ((28 ((39 (38 ((40 (43 (41 42))(49 (44 (45 48))))((50 (52 (47 (46 51))))((33 (32 (30 31))(34 (35 (36 37)))))))((9 11)))))*)
3. (0 ((1 2)((3 (4 5))(6 ((10 (13 ((7 8)((12 ((16 (14 15))(17 (19 (18 20))))((21 22)((23 24)((25 ((26 27)((29 ((28 ((39 (38 ((40 (43 (41 42))(49 (44 (45 48))))((50 ((46 51)(47 52))))((33 (32 (30 31))(34 (35 (36 37)))))))((9 11)))))
4. (0 ((1 2)((3 (4 5))(6 ((10 (13 ((7 8)((12 ((16 (14 15))(17 (19 (18 20))))((21 22)((23 24)((25 ((26 27)((29 ((28 ((39 (38 ((40 (43 (41 42))(49 (44 (45 48))))((50 (47 (52 (46 51))))((33 (32 (30 31))(34 (35 (36 37)))))))((9 11)))))
5. (0 ((1 2)((3 (4 5))(6 ((10 (13 ((7 8)((12 ((16 (14 15))(17 (19 (18 20))))((21 22)((23 24)((25 ((26 27)((29 ((28 ((39 (38 ((40 (43 (41 42))(49 (44 (45 48))))((50 (47 (51 (46 52))))((33 (32 (30 31))(34 (35 (36 37)))))))((9 11)))))
6. (0 ((1 2)((3 (4 5))(6 (11 (10 (13 (9 ((7 8)((12 ((16 (14 15))(17 (19 (18 20))))((21 22)((23 24)((25 ((26 27)((29 ((28 ((39 (38 ((40 (43 (41 42))(49 (44 (45 48))))((52 (50 (47 (46 51))))((33 (32 (30 31))(34 (35 (36 37)))))))((9 11)))))
7. (0 ((1 2)((3 (4 5))(6 (11 (10 (13 ((9 (7 8))((12 ((16 (14 15))(17 (19 (18 20))))((21 22)((23 24)((25 ((26 27)((29 ((28 ((39 (38 ((40 (43 (41 42))(49 (44 (45 48))))((52 (50 (47 (46 51))))((33 (32 (30 31))(34 (35 (36 37)))))))((9 11)))))
8. (0 ((1 2)((3 (4 5))(6 (11 (10 (13 (9 ((7 8)((12 ((16 (14 15))(17 (19 (18 20))))((21 22)((23 24)((25 ((26 27)((29 ((28 ((39 (38 ((40 (43 (41 42))(49 (44 (45 48))))((50 (52 (47 (46 51))))((33 (32 (30 31))(34 (35 (36 37)))))))((9 11)))))
9. (0 ((1 2)((3 (4 5))(6 (11 (10 (13 ((9 (7 8))((12 ((16 (14 15))(17 (19 (18 20))))((21 22)((23 24)((25 ((26 27)((29 ((28 ((39 (38 ((40 (43 (41 42))(49 (44 (45 48))))((50 (52 (47 (46 51))))((33 (32 (30 31))(34 (35 (36 37)))))))((9 11)))))

10. (0 ((1 2)((3 (4 5))(6 (11 (10 (13 (9 ((7 8))(12 ((16 (14 15))(17 (19 (18 20))))((21 22))((23 24))(25 ((26 27))(29 ((28 ((39 (38 ((40 (43 (41 42)))(49 (44 (45 48)))))(50 ((46 51))(47 52))))((33 (32 (30 31)))(34 (35 (36 37)))))))))))
11. (0 ((1 2)((3 (4 5))(6 (11 (10 (13 ((9 (7 8))(12 ((16 (14 15))(17 (19 (18 20))))((21 22))((23 24))(25 ((26 27))(29 ((28 ((39 (38 ((40 (43 (41 42)))(49 (44 (45 48)))))(50 (47 (52 (46 51))))((33 (32 (30 31)))(34 (36 (35 37)))))))))))
12. (0 ((1 2)((3 (4 5))(6 (11 (10 (13 (9 ((7 8))(12 ((16 (14 15))(17 (19 (18 20))))((21 22))((23 24))(25 ((26 27))(29 ((28 ((39 (38 ((40 (43 (41 42)))(49 (44 (45 48)))))(50 (47 (52 (46 51))))((33 (32 (30 31)))(34 (36 (35 37)))))))))))
13. (0 ((1 2)((3 (4 5))(6 (11 (10 (13 ((9 (7 8))(12 ((16 (14 15))(17 (19 (18 20))))((21 22))((23 24))(25 ((26 27))(29 ((28 ((39 (38 ((40 (43 (41 42)))(49 (44 (45 48)))))(50 ((46 51))(47 52))))((33 (32 (30 31)))(34 (36 (35 37)))))))))))
14. (0 ((1 2)((3 (4 5))(6 (11 (10 (13 ((9 (7 8))(12 ((16 (14 15))(17 (19 (18 20))))((21 22))((23 24))(25 ((26 27))(29 ((28 ((39 (38 ((40 (43 (41 42)))(49 (44 (45 48)))))(50 (47 (51 (46 52))))((33 (32 (30 31)))(34 (36 (35 37)))))))))))
15. (0 ((1 2)((3 (4 5))(6 (11 (10 (13 (9 ((7 8))(12 ((16 (14 15))(17 (19 (18 20))))((21 22))((23 24))(25 ((26 27))(29 ((28 ((39 (38 ((40 (43 (41 42)))(49 (44 (45 48)))))(50 (47 (51 (46 52))))((33 (32 (30 31)))(34 (36 (35 37)))))))))))

Topologías obtenidas bajo pesos implicados, con un K=3

1. (0 ((1 2)((3 (4 5))(6 (11 (10 (9 ((7 8))(12 ((21 22))(25 (23 24))(26 (27 ((34 ((28 (39 (38 ((43 (40 (41 42)))(44 ((45 48))(49 (52 (50 (47 (46 51)))))))))(36 (35 37))))((29 (30 31))(32 33)))))))((13 (17 (19 (18 20)))(16 (14 15)))))))))))
2. (0 ((1 2)((3 (4 5))(6 (11 (10 (9 ((7 8))(12 ((21 22))(25 (23 24))(26 (27 ((34 ((28 (39 (38 ((43 (40 (41 42)))(44 ((45 48))(49 (50 ((46 51))(47 52)))))))))(36 (35 37))))((29 (30 31))(32 33)))))))((13 (17 (19 (18 20)))(16 (14 15)))))))))))
3. (0 ((1 2)((3 (4 5))(6 (11 (10 (9 ((7 8))(12 ((21 22))(25 (23 24))(26 (27 ((34 ((28 (39 (38 ((43 (40 (41 42)))(44 ((45 48))(49 ((47 (46 51))(50 52)))))))))(36 (35 37))))((29 (30 31))(32 33)))))))((13 (17 (19 (18 20)))(16 (14 15)))))))))))
4. (0 ((1 2)((3 (4 5))(6 (11 (10 (9 ((7 8))(12 ((21 22))(25 (23 24))(26 (27 ((34 ((28 (39 (38 ((43 (40 (41 42)))(44 (52 ((45 48))(49 (50 (47 (46 51)))))))))(36 (35 37))))((29 (30 31))(32 33)))))))((13 (17 (19 (18 20)))(16 (14 15)))))))))))

5. (0 ((1 2)((3 (4 5))(6 (11 (10 (9 ((7 8))((12 ((21 22))((25 (23 24))(26 (27 ((34 ((28 (39 (38 ((43 (40 (41 42)))(44 ((45 48))(49 (50 (47 (46 (51 52)))))))))(36 (35 37))))((29 (30 31))(32 33))))))))((13 (17 (19 (18 20)))(16 (14 15)))))))))))
6. (0 ((1 2)((3 (4 5))(6 (11 (10 (9 ((7 8))((12 ((21 22))((25 (23 24))(26 (27 ((34 ((28 (39 (38 ((43 (40 (41 42)))(44 ((45 48))(52 (49 (50 (47 (46 51)))))))))(36 (35 37))))((29 (30 31))(32 33))))))))((13 (17 (19 (18 20)))(16 (14 15)))))))))))
7. (0 ((1 2)((3 (4 5))(6 (11 (10 (9 ((7 8))((12 ((21 22))((25 (23 24))(26 (27 ((34 ((28 (39 (38 ((43 (40 (41 42)))(44 ((45 48))(49 (50 (52 (47 (46 51)))))))))(36 (35 37))))((29 (30 31))(32 33))))))))((13 (17 (19 (18 20)))(16 (14 15)))))))))))
8. (0 ((1 2)((3 (4 5))(6 (11 (10 (9 ((7 8))((12 ((21 22))((25 (23 24))(26 (27 ((34 ((28 (39 (38 ((43 (40 (41 42)))(44 ((45 48))(50 (47 (46 51)))(49 52)))))))))(36 (35 37))))((29 (30 31))(32 33))))))))((13 (17 (19 (18 20)))(16 (14 15)))))))))))
9. (0 ((1 2)((3 (4 5))(6 (11 (10 (9 ((7 8))((12 ((21 22))((25 (23 24))(26 (27 ((34 ((28 (39 (38 ((43 (40 (41 42)))(44 ((45 48))(49 (50 (47 (52 (46 51)))))))))(36 (35 37))))((29 (30 31))(32 33))))))))((13 (17 (19 (18 20)))(16 (14 15)))))))))))
10. (0 ((1 2)((3 (4 5))(6 (11 (10 (9 ((7 8))((12 ((21 22))((25 (23 24))(26 (27 ((34 ((28 (39 (38 ((43 (40 (41 42)))(44 ((52 (45 48))(49 (50 (47 (46 51)))))))))(36 (35 37))))((29 (30 31))(32 33))))))))((13 (17 (19 (18 20)))(16 (14 15)))))))))))
11. (0 ((1 2)((3 (4 5))(6 (11 (10 (9 ((7 8))((12 ((21 22))((25 (23 24))(26 (27 ((34 ((28 (39 (38 ((43 (40 (41 42)))(44 ((45 (48 52))(49 (50 (47 (46 51)))))))))(36 (35 37))))((29 (30 31))(32 33))))))))((13 (17 (19 (18 20)))(16 (14 15)))))))))))

Topologías obtenidas bajo pesos implicados con K=12

1. (0 ((1 2)((3 (4 5))(6 (11 (10 (13 ((9 (7 8))((12 ((16 (14 15))(17 (19 (18 20))))((21 22))((25 (23 24))(26 (27 (((28 (38 (((49 (39 (52 (50 (47 (46 51))))))(44 (45 48))(40 (43 (41 42))))))(34 (36 (35 37))))((29 (30 31))(32 33)))))))))))
2. (0 ((1 2)((3 (4 5))(6 (11 (10 (13 ((9 (7 8))((12 ((16 (14 15))(17 (19 (18 20))))((21 22))((25 (23 24))(26 (27 (((28 (38 (((52 (49 (39 (50 (47 (46 51))))))(44 (45 48))(40 (43 (41 42))))))(34 (36 (35 37))))((29 (30 31))(32 33)))))))))))
3. (0 ((1 2)((3 (4 5))(6 (11 (10 (13 ((9 (7 8))((12 ((16 (14 15))(17 (19 (18 20))))((21 22))((25 (23 24))(26 (27 (((28 (38 (((49 (39 (50 (47 (46 (51 52))))))(44 (45 48))(40 (43 (41 42))))))(34 (35 (36 37))))((29 (30 31))(32 33)))))))))))

4. (0 ((1 2)((3 (4 5))(6 (11 (10 (13 ((9 (7 8))((12 ((16 (14 15))(17 (19 (18 20))))((21 22))((25 (23 24))(26 (27 (((28 (38 (((49 ((39 52)(50 (47 (46 51)))))(44 (45 48)))(40 (43 (41 42)))))(34 (37 (35 36))))((31 (29 30))(32 33)))))))))))
5. (0 ((1 2)((3 (4 5))(6 (11 (10 (13 ((9 (7 8))((12 ((16 (14 15))(17 (19 (18 20))))((21 22))((25 (23 24))(26 (27 (((28 (38 (((49 (52 (39 (50 (47 (46 51)))))(44 (45 48)))(40 (43 (41 42)))))(34 (37 (35 36))))((29 (30 31))(32 33)))))))))))
6. (0 ((1 2)((3 (4 5))(6 (11 (10 (13 ((9 (7 8))((12 ((16 (14 15))(17 (19 (18 20))))((21 22))((25 (23 24))(26 (27 (((28 (38 (((52 (49 (39 (50 (47 (46 51)))))(44 (45 48)))(40 (43 (41 42)))))(34 (36 (35 37))))((31 (29 30))(32 33)))))))))))
7. (0 ((1 2)((3 (4 5))(6 (11 (10 (13 ((9 (7 8))((12 ((16 (14 15))(17 (19 (18 20))))((21 22))((25 (23 24))(26 (27 (((28 (38 (((49 (39 (50 ((46 51)(47 52)))))(44 (45 48)))(40 (43 (41 42)))))(34 (36 (35 37))))((29 (30 31))(32 33)))))))))))
8. (0 ((1 2)((3 (4 5))(6 (11 (10 (13 ((9 (7 8))((12 ((16 (14 15))(17 (19 (18 20))))((21 22))((25 (23 24))(26 (27 (((28 (38 (((49 (39 (52 (50 (47 (46 51)))))(44 (45 48)))(40 (43 (41 42)))))(34 (35 (36 37))))((31 (29 30))(32 33)))))))))))
9. (0 ((1 2)((3 (4 5))(6 (11 (10 (13 ((9 (7 8))((12 ((16 (14 15))(17 (19 (18 20))))((21 22))((25 (23 24))(26 (27 (((28 (38 (((49 (52 (39 (50 (47 (46 51)))))(44 (45 48)))(40 (43 (41 42)))))(34 (37 (35 36))))((31 (29 30))(32 33)))))))))))
10. (0 ((1 2)((3 (4 5))(6 (11 (10 (13 ((9 (7 8))((12 ((16 (14 15))(17 (19 (18 20))))((21 22))((25 (23 24))(26 (27 (((28 (38 (((49 (39 (50 (47 (51 (46 52)))))(44 (45 48)))(40 (43 (41 42)))))(34 (36 (35 37))))((31 (29 30))(32 33)))))))))))
11. (0 ((1 2)((3 (4 5))(6 (11 (10 (13 ((9 (7 8))((12 ((16 (14 15))(17 (19 (18 20))))((21 22))((25 (23 24))(26 (27 (((28 (38 (((49 (39 (50 (52 (47 (46 51)))))(44 (45 48)))(40 (43 (41 42)))))(34 (37 (35 36))))((29 (30 31))(32 33)))))))))))
12. (0 ((1 2)((3 (4 5))(6 (11 (10 (13 ((9 (7 8))((12 ((16 (14 15))(17 (19 (18 20))))((21 22))((25 (23 24))(26 (27 (((28 (38 (((49 ((39 52)(50 (47 (46 51)))))(44 (45 48)))(40 (43 (41 42)))))(34 (36 (35 37))))((29 (30 31))(32 33)))))))))))
13. (0 ((1 2)((3 (4 5))(6 (11 (10 (13 ((9 (7 8))((12 ((16 (14 15))(17 (19 (18 20))))((21 22))((25 (23 24))(26 (27 (((28 (38 (((49 (39 ((47 (46 51))(50 52)))(44 (45 48)))(40 (43 (41 42)))))(34 (37 (35 36))))((29 (30 31))(32 33)))))))))))
14. (0 ((1 2)((3 (4 5))(6 (11 (10 (13 ((9 (7 8))((12 ((16 (14 15))(17 (19 (18 20))))((21 22))((25 (23 24))(26 (27 (((28 (38 (((49 (39 (50 ((46 51)(47 52)))))(44 (45 48)))(40 (43 (41 42)))))(34 (35 (36 37))))((31 (29 30))(32 33)))))))))))

15. (0 ((1 2)((3 (4 5))(6 (11 (10 (13 ((9 (7 8))((12 ((16 (14 15))(17 (19 (18 20))))((21 22))((25 (23 24))(26 (27 (((28 (38 (((49 (39 (50 (47 (52 (46 51))))((44 (45 48))(40 (43 (41 42)))))(34 (36 (35 37)))(29 (30 31))(32 33)))))))))))
16. (0 ((1 2)((3 (4 5))(6 (11 (10 (13 ((9 (7 8))((12 ((16 (14 15))(17 (19 (18 20))))((21 22))((25 (23 24))(26 (27 (((28 (38 (((49 (39 (50 (52 (47 (46 51))))((44 (45 48))(40 (43 (41 42)))))(34 (36 (35 37)))(31 (29 30))(32 33)))))))))))

Topologías obtenidas bajo pesos implicados con $K > 30$

1. (0 ((1 2)((3 (4 5))(6 (11 (10 (13 ((9 (7 8))((12 ((16 (14 15))(17 (19 (18 20))))((21 22))((23 24))(25 ((26 27))(29 ((28 ((39 (38 ((40 (43 (41 42))(49 (44 (45 48)))))(50 ((46 51))(47 52)))))(33 (32 (30 31))(34 (36 (35 37)))))))))))
2. (0 ((1 2)((3 (4 5))(6 (11 (10 (13 ((9 (7 8))((12 ((16 (14 15))(17 (19 (18 20))))((21 22))((23 24))(25 ((26 27))(29 ((28 ((39 (38 ((40 (43 (41 42))(49 (44 (45 48)))))(52 (50 (47 (46 51)))))(33 (32 (30 31))(34 (37 (35 36)))))))))))
3. (0 ((1 2)((3 (4 5))(6 (11 (10 (13 ((9 (7 8))((12 ((16 (14 15))(17 (19 (18 20))))((21 22))((23 24))(25 ((26 27))(29 ((28 ((39 (38 ((40 (43 (41 42))(49 (44 (45 48)))))(50 (52 (47 (46 51)))))(33 (32 (30 31))(34 (35 (36 37)))))))))))
4. (0 ((1 2)((3 (4 5))(6 (11 (10 (13 ((9 (7 8))((12 ((16 (14 15))(17 (19 (18 20))))((21 22))((23 24))(25 ((26 27))(29 ((28 ((39 (38 ((40 (43 (41 42))(49 (44 (45 48)))))(50 (47 (51 (46 52)))))(33 (32 (30 31))(34 (36 (35 37)))))))))))
5. (0 ((1 2)((3 (4 5))(6 (11 (10 (13 ((9 (7 8))((12 ((16 (14 15))(17 (19 (18 20))))((21 22))((23 24))(25 ((26 27))(29 ((28 ((39 (38 ((40 (43 (41 42))(49 (44 (45 48)))))(50 (47 (52 (46 51)))))(33 (32 (30 31))(34 (35 (36 37)))))))))))