



Universidad de Buenos Aires

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

Departamento de Ecología, Genética y Evolución

Evolución de la fauna de mamíferos depredadores continentales
durante el Mioceno tardío-Pleistoceno: paleoecología, impacto de
los cambios geológico-ambientales y competencia entre linajes

*Tesis presentada para optar al título de Doctor de la Universidad de Buenos Aires en el
área de Ciencias Biológicas*

Sergio Daniel Tarquini

Director: Dr. Francisco J. Prevosti

Directora Adjunta: Dra. Sandrine Ladevèze

Consejera de Estudios: Dra. Cecilia Laprida

Lugar de trabajo: Centro Regional de Investigaciones Científicas y

Transferencia Tecnológica de La Rioja (CRILAR; CONICET -

Provincia De La Rioja - UNLaR – SEGEMAR - UNCa)

Buenos Aires, 2022

Evolución de la fauna de mamíferos depredadores continentales durante el Mioceno tardío-Pleistoceno: paleoecología, impacto de los cambios geológico-ambientales y competencia entre linajes

Resumen

Los Sparassodonta (Mammalia, Metatheria) fueron los depredadores tope de Sudamérica durante la mayor parte del Cenozoico, pero a finales del Neógeno ingresaron depredadores placentarios (Carnivora), como parte del Gran Intercambio Biótico Americano (GABI). Durante el Cenozoico se registran además importantes cambios ambientales y climáticos, como el ascenso de los Andes, glaciaciones, etc. Estos eventos causaron un marcado recambio faunístico, especialmente a finales del Neógeno, incluyendo la extinción de Sparassodonta. El objetivo principal de mi tesis es estudiar la evolución y el rol de las faunas de mamíferos carnívoros durante el Mioceno Tardío-Pleistoceno de América del Sur y su relación con distintos eventos y procesos biológicos, geológicos y climático-ambientales acontecidos durante ese lapso temporal. Se postula como hipótesis que los carnívoros placentarios y comadrejas carnívoras con morfotipos semejantes a Sparassodonta no convivieron, mientras que aquellos que sí lo hicieron no compitieron, por lo que la extinción de los Sparassodonta se debió a cambios ambientales previos. Para poner a prueba las hipótesis se estudiaron especímenes de carnívoros placentarios y marsupiales actuales, junto a depredadores extintos (Carnivora, Sparassodonta y Didelphimorphia) depositados en colecciones nacionales y extranjeras. Mediante distintas metodologías se infirió la dieta y la masa corporal de estos depredadores, evaluando el uso de morfometría geométrica 3D y la codificación de la dieta como varias variables continuas. Con estas inferencias se evaluó la potencial superposición ecológica de los depredadores de cada unidad cronoestratigráfica relevante. Por último, se actualizaron las bases de datos de ocurrencias de faunas en Sudamérica y se realizaron análisis bayesianos para evaluar patrones macroevolutivos de Sparassodonta. El trabajo realizado muestra que la morfometría geométrica es más eficiente que métodos tradicionales para inferir la dieta y la masa corporal de estos depredadores. La dispersión en el espacio de los linajes de depredadores teniendo en cuenta su dieta y tamaño, indica que no hubo superposición ecológica entre ellos. Los análisis bayesianos demostraron que la evolución de Sparassodonta no estuvo influenciada por otros depredadores, pero sí por cambios intrínsecos del grupo (masa corporal), así como por factores bióticos (diversidad de presas potenciales) y factores abióticos (e.g., la temperatura y elevación de los Andes).

Palabras claves: Carnivora, Didelphimorphia, GABI, morfometría geométrica, Sparassodonta

Evolution of the continental mammalian predator of South America during the Late Miocene - Pleistocene: paleoecology, impact of geological and environmental changes, and competence between lineages

Abstract

Sparassodonts (Mammalia, Metatheria) were the apex predators of South America during most of the Cenozoic. However, at the end of the Neogene, placental predators (Carnivora) entered as part of the Great American Biotic Interchange (GABI). In addition, during the Cenozoic, important environmental and climatic changes were recorded, such as the rise of the Andes, glaciations, etc. These events caused a significant faunal turnover, especially at the end of the Neogene, including the extinction of Sparassodonta. The main objective of my thesis is to study the evolution and the ecological role of carnivorous mammals during the Late Miocene-Pleistocene of South America and its relationship with concomitant biological, geological and climatic-environmental processes. The hypothesis is that placental carnivores and carnivorous opossums with morphotypes similar to Sparassodonta did not coexist, while those that did coexist did not compete, so the extinction of the Sparassodonta was due to previous environmental changes. For that purpose, I studied specimens of extant placental and marsupial carnivores together with extinct predators (Carnivora, Sparassodonta and Didelphimorphia) deposited in national and foreign collections. Using different methodologies, the diet and body mass of these predators were inferred, evaluating the use of 3D geometric morphometry and the coding of diet as several continuous variables. The potential ecological overlap of predators from each relevant chronostratigraphic unit was assessed with these inferences. Finally, databases of faunal occurrences in South America were updated, and Bayesian analyses were performed to evaluate macroevolutionary patterns of Sparassodonta. The work carried out shows that geometric morphometrics is more efficient than traditional methods to infer the diet and body mass of these predators. The dispersion of predator lineages, taking into account their diet and body mass, indicates no ecological overlap between them. Bayesian analyses showed that the evolution of Sparassodonta were not influenced by changes in the diversity of other predators, but by intrinsic changes of the group (body mass), as well as by biotic factors (diversity of different potential prey) and abiotic factors (*e.g.*, temperature and elevation of the Andes).

Keywords: Carnivora, Didelphimorphia, GABI, geometric morphometrics, Sparassodonta

Agradecimientos

♣ A la universidad pública argentina y a esta casa de estudio particularmente, por darme la posibilidad de recibir mi posgrado de forma gratuita.

♣ Al CONICET y el sistema científico argentino por permitirme dedicarme completamente a mi doctorado.

♣ A Alexandra Elbakyan que al crear Sci-Hub permitió el libre acceso del conocimiento científico.

♣ A Pancho y Amelia por haberme abierto las puertas de su laboratorio hace ya ocho años y permitirme formar parte del equipo. Gracias por guiarme y aconsejarme a lo largo de mi camino.

♣ A Sandrine por haberme tomado como su tesista, recibido en su laboratorio y acompañarme durante estos cinco años. Gracias por los momentos compartidos, las charlas con mate y café de por medio y acompañarme tanto en lo laboral como en momentos personales.

♣ A Analía por haber sido una persona importante en mi formación como doctor, desde compartir campo y trabajos hasta mateadas y charlas.

♣ A los jurados de la presente tesis por sus valiosos comentarios y sugerencias: Alejandra Abello, Claudia Marsicano e Ignacio Soto.

♣ A las direcciones y las secretarías del CRILAR y del CR2P por haberme dado una oficina donde trabajar y ayudarme en todos los trámites que necesitaba

♣ Al personal de las distintas colecciones que visité, que me abrieron las puertas con mucha amabilidad y predisposición: Pablo Bayala, Ricardo Bonini y José Prado (FCS), David Flores y Pablo Teta (MACN-MA), Alejandro Kramarz y Stella Maris Alvarez (MACN-PV), Viviana Buide y Gonzalo Muñoz (MCA), María del Carmen Laino y Carolina Petersen (MCNN), Roberto Paoletti (MLF), Itatí Olivares (MLP-MA), Marcelo Reguero (MLP-PV), José María Marchetto (MLS), Natalia Sanchez y Cristian Coroniti (MMH), Christine Argot y Guillaume Billet (MNHN-F), Géraldine VERON (MNHN-ZM), Daniel Boh (MPH), José Luis Aguilar (MPS), Daniela Kalthoff (NRM), Thomas Mörs y Lars Werdelin (NRPS), Pablo Ortiz (PVL), Kristian Gregersen (ZMK) y Eline Lorenzen y Daniel Johansson (ZMUC-MAM).

♣ A Jaz, Adrien, Luly, Gime, Vale y Virshi por haberme dado una mano con la compaginación de tablas y hacerme el aguante hasta el último minuto. Mención especial a mi hermana Jaz por haber creado a *Thylacoreon*, el dibujo inspirado en *Thylacosmilus*, que acompaña los distintos capítulos.

♣ A las chicas de la oficina, por todo el acompañamiento durante estos 5 años. Por todos estos años de catarsis, locura y buena onda. Y sobre todo gracias por soportarme en las últimas semanas de escritura.

♣ A mi familia postiza que hicieron sentirme como en casa al mudarme a Anillaco. Gracias por todos los buenos momentos compartidos, me voy con muy hermosos recuerdos.

♣ A las Rosalias por haber compartido tantas aventuras juntas y haber tenido el mejor verano de nuestras vidas.

♣ A mi familia du petit couloir y de la citéU por descubrir una nueva ciudad juntas, hacernos el aguante siempre y todos los lindos momentos compartidos.

♣ A mi hermano y mi hermana, que jamás dudaron cuando les pedí una ayuda o un consejo. Gracias por estar siempre conmigo.

♣ A mi compañero de vida, a Adrien. Gracias por nunca dejarme bajar los brazos, por ser mi sostén y enseñarme a ser mejor persona día a día.

♣ A todas mis amistades que conocí en distintas circunstancias de la vida, a mi madrina, mi padrino y a mi familia (de sangre y postiza) por bancarme siempre.

Dedicado a mi mamá Gina y mi papá Ricardo

por haberme guiado en cada paso,

por haberme acompañado en cada decisión

y animarse a (de)construir juntas esta historia

Índice

Capítulo 1: Introducción general	11
Objetivos.....	17
Capítulo 2: Alcance de la morfometría tradicional y geométrica a la hora de inferir la dieta en los mamíferos fósiles carnívoros	21
2.0. Resumen	22
2.1. Introducción	22
2.2. Materiales y métodos	24
2.2.1. Muestreo taxonómico.....	24
2.2.2. Materiales analizados	25
2.2.3. Clasificación de la dieta	25
2.2.4. Morfometría geométrica.....	25
Landmarks.	25
Procesamiento y análisis morfométrico.	26
2.2.5. Índices morfométricos	26
2.2.6. Análisis estadístico	27
2.2.7. Variación intraespecífica	30
2.3. Resultados.....	30
2.4. Discusión	33
2.5. Conclusiones.....	36
2.6. Referencias.....	37
Capítulo 3: Variación de la dieta en el Orden Carnivora	44
3.0. Resumen	45
3.1. Introducción	45
3.2. Materiales y métodos	48
3.2.1. Búsqueda bibliográfica y armado de base de datos	48
3.2.2. Análisis estadísticos sobre la base de datos de dieta	49
3.2.3 Relación entre la dieta y la masa corporal en un contexto filogenético.....	51
3.3. Resultados.....	52
3.4. Discusión	68
3.5. Conclusiones.....	70
3.6. Referencias.....	71
Capítulo 4: Evolución de la forma del molar carnicero y la dieta en un contexto filogenético	76

4.0. Resumen	77
4.1. Introducción	77
4.2. Materiales y métodos	79
4.2.1. Muestreo taxonómico	79
4.2.2. Materiales analizados	79
4.2.3. Información de la dieta	80
4.2.4. Morfometría geométrica.....	80
4.2.5. Armado de la filogenia	80
4.2.6. Optimización sobre la filogenia	81
4.3. Resultados	82
4.4. Discusión	119
4.5. Conclusiones.....	123
4.6. Referencias.....	124
Capítulo 5: El ocaso multicausal de los mamíferos depredadores nativos sudamericanos (Metatheria, Sparassodonta).....	131
5.0. Resumen	132
5.1. Introducción	132
5.2. Materiales y métodos	134
5.2.1. Base de datos e información paleoambiental	134
5.2.2. Tasas de especiación y extinción	136
5.2.3. Correlación entre la diversidad y la masa corporal	137
5.2.4. Correlaciones multivariadas	137
5.3. Resultados	138
5.3.1. Tasas de evolución de Sparassodonta utilizando un enfoque bayesiano	138
5.3.2. Correlaciones entre las tasas de evolución y la masa corporal	140
5.3.3. Correlaciones entre las tasas de evolución y variables externas.....	142
5.4. Discusión y Conclusiones	144
5.5. Referencias.....	149
Capítulo 6: Estudio Paleoecológico en Sparassodonta, Carnivora y Didelphimorphia carnívoros	158
6.0. Resumen	159
6.1. Introducción	160
6.2. Materiales y métodos	163
6.2.1. Muestreo taxonómico.....	163
6.2.2. Materiales analizados	163

6.2.3. Información de la dieta	163
6.2.4. Información de la masa corporal	164
6.2.5. Morfometría geométrica.....	164
6.2.6. Relación entre la morfología del molar carnívoros y la dieta en especies actuales.....	164
6.2.7. Inferencia de dieta y masa corporal de especímenes fósiles	165
6.2.8. Cambios faunísticos durante Huayqueriense – Chapadmalalense.....	166
6.3. Resultados.....	166
6.3.1. Distribución en el morfoespacio de los molares carnívoros.....	166
6.3.2. Correlación entre la morfología, el tamaño y la dieta en un contexto filogenético	182
6.3.3. Inferencia de la dieta de los taxones fósiles.....	183
Metatheria.	183
Felidae.....	185
Canidae.....	186
Ursidae.	187
Musteloidea.....	188
6.3.4. Inferencia de la masa corporal de los taxones fósiles.....	189
Metatheria.	189
Felidae.....	191
Canidae.....	192
Ursidae.	193
Musteloidea.....	194
6.3.5. Cambios faunísticos entre el Huayqueriense y Chapadmalalense	195
6.4. Discusión	197
6.4.1. Relación entre los molares carnívoros y la dieta	197
6.4.2. Inferencia de la dieta en los taxones fósiles.....	198
Sparassodonta.	198
Didelphimorphia.....	200
Felidae.....	201
Canidae.....	201
Ursidae.	202
Musteloidea.....	204
6.4.3. Relación entre los molares carnívoros y la masa corporal	205
6.4.4. Inferencia de la masa corporal en los taxones fósiles.....	205

Sparassodonta.....	205
Didelphimorphia.....	207
Felidae.....	208
Canidae.....	208
Ursidae.....	209
Musteloidea.....	209
6.4.5. Cambios faunísticos del Huayqueriense al Chapadmalalense.....	210
Huayqueriense.....	210
Montehermosense.....	211
Chapadmalalense.....	212
6.5. Conclusiones.....	213
6.6. Referencias.....	215
Capítulo 7: Conclusiones generales	227
Apéndices.....	231

Introducción general

Capítulo 1



CAPÍTULO 1

INTRODUCCIÓN GENERAL

El hábito carnívoro evolucionó en distintos linajes de Theria, tanto dentro de Eutheria (*e.g.*, "Miacidae", Carnivora, Creodonta, Arctocyonidae, Mesonychidae, Entelodontidae y Cetacea), como dentro de Metatheria (*e.g.*, Dasyuridae, Thylacinidae, Stagodontidae, Thylacoleonidae, Didelphidae y Sparassodonta) (Savage, 1977; Jones, 2003; Flynn y Wesley-Hunt, 2005; Kemp, 2005; Goin *et al.*, 2016; Prevosti y Forasiepi, 2018). Asociados con este hábito alimenticio, se pueden encontrar, de manera convergente, diversas especializaciones morfológicas en la dentición, morfología mandibular, sentidos y musculatura, entre otros (*e.g.*, Savage, 1977; Biknevicius y Van Valkenburgh, 1996; Van Valkenburgh, 2007). Pero una vez que la presa muere, los carnívoros tienen que consumir los cadáveres, teniendo que cortar, arrancar y procesar materiales con diferente textura y propiedades mecánicas (Biknevicius y Van Valkenburgh, 1996). El procesamiento del alimento lo llevan a cabo los post-caninos, pudiéndose observar diferentes morfologías óptimas para los distintos materiales: mientras que el músculo y la piel se cortan mejor con las crestas afiladas de los dientes en forma de cuchillas, el agrietamiento del hueso se realiza mejor con los dientes robustos, en la superficie de molienda formada por el contacto entre el protocónido y el talónido (Ungar, 2010). Dadas estas necesidades diferentes es clara la utilidad de la heterodoncia en los mamíferos carnívoros, aunque está ausente en algunos grupos como Cetacea o Pinipedia (Ungar, 2010). Los mamíferos portan hasta cuatro tipos distintos de dientes: incisivos, caninos, premolares y molares (Ungar, 2010). Dentro de los carnívoros, cada tipo de diente cumple una función distinta y en particular los molares funcionan como herramientas para cortar y machacar (Van Valkenburgh, 1989). La mitad anterior de un molar inferior está equipado con una cuchilla filosa, la paracrístida, que conecta el paracónido con el protocónido y permite cortar al entrar en contacto con la metacrístida del molar superior (Fig. 1.1; Biknevicius y Van Valkenburgh, 1996; Evans y Sanson, 2006). Por otro lado, la mitad posterior, el talónido, actúa como una plataforma para machacar cuando entra en contacto con el protocono del molar superior (Fig. 1.1; Biknevicius y Van Valkenburgh, 1996; Evans y Sanson, 2006). Sin embargo, en los distintos taxones se puede observar una gran variación en la morfología de los molares, las cuales estarían al menos relacionadas con los hábitos alimenticios (*e.g.*, Goin *et al.*, 1992; Hogue y Zia Shakeri, 2010; Ungar, 2010; Tarquini *et al.*, 2020).

La mayoría de los carnívoros placentarios actuales están agrupados dentro del Orden Carnivora, llegando a registrar 281 especies actuales (Wilson, 2009). Los Carnivora están equipados con una cuchilla carnífera formada por el 4to premolar superior y 1er molar inferior (P4/m1) siendo esta una de las características más distintivas de este clado de mamíferos (Van Valkenburgh, 1989; Ungar, 2010). No obstante, esta es una característica plesiomórfica para Carnivora (si bien se mantiene en los representantes actuales del grupo) caracterizando al clado Carnivoramorphia (*i.e.*, Viverravidae, "Miacidae" y Carnivora; Flynn y Wesley-Hunt, 2005).

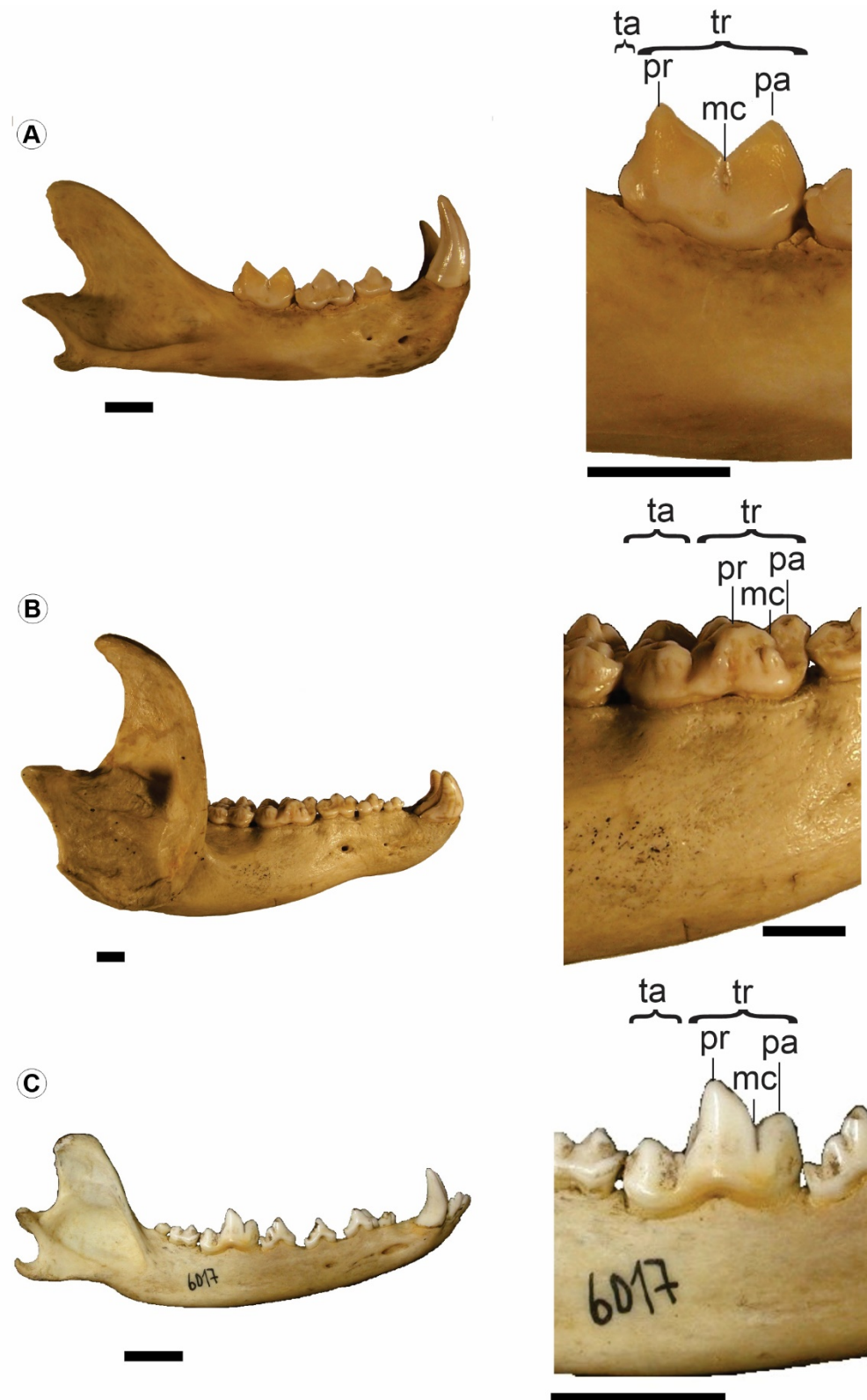


FIGURA 1.1. Morfología de la mandíbula y detalle del molar carnívoro en especies de Carnívora: A, *Panthera uncia*; B, *Ursus americanus*; C, *Lyncalopex gymnocercus*. pa: paracónido, pr: protocónido, mc: muesca carnífera de la paracristida, tr: trigónido, ta: talónido. Tamaño de la escala: 1cm.

De todas formas, el éxito actual de Carnivora se debe, en gran medida, a la versatilidad evolutiva relacionada con esta especialización dentaria, es decir, podemos encontrar un gradiente desde las especies más carnívoras con carnívoros en forma de cuchilla hasta las especies menos carnívoras con molares generalizados (Butler, 1946; Werdelin, 1987; Van Valkenburgh, 1989, 2007). Los félidos, por ejemplo, se caracterizan por poseer rostro corto, dentición reducida y una cuchilla carnífera de gran tamaño, estando el m1 formado básicamente por el protocónido, el paracónido y la paracrístida que los conecta (con la muesca carnífera interrumpiéndola); esto les permite a los felinos aumentar la eficiencia de la musculatura mandibular y dar fuertes mordidas para cortar carne (Fig. 1.1.A; Ewer, 1973; Biknevicius y Van Valkenburgh, 1996; Sunquist y Sunquist, 2009; Ungar, 2010). En contraparte, los úrsidos poseen rostro largo y molares carnívoros bien generalizados; con las cúspides del talónido y del trigónido de igual altura (Fig. 1.1.B; Ewer, 1973; Biknevicius y Van Valkenburgh, 1996; Garshelis, 2009; Ungar, 2010). En un estado intermedio, los cánidos poseen rostro largo con una serie dentaria larga y molares carnívoros poco especializados; si bien poseen una cuchilla carnífera (paracrístida) con buen desarrollo para cortar la carne, también presentan un talónido desarrollado con cúspides para machacar otros ítems (Fig. 1.1.C; Ewer, 1973; Biknevicius y Van Valkenburgh, 1996; Sillero-Zubiri, 2009; Ungar, 2010).

Por otro lado, dentro de los marsupiales actuales se conocen una centena de mamíferos carnívoros (Wilson, 2009). En cuanto a los dasiurómorfs de Australasia, éstos son casi exclusivamente carnívoros: desde los cazadores de otros vertebrados como el recientemente extinto tilacino australiano *Thylacinus cynocephalus*, el demonio de Tasmania *Sarcophilus harrisii* y el quol tigre *Dasyurus maculatus*, hasta otros más insectívoros como el antequino ágil *Antechinus agilis* (Lee y Cockburn, 1985; Jones, 2003; Baker, 2015; Helgen y Veatch, 2015). Su contraparte neotropical, los didélfidos, estrictamente son omnívoros, sin embargo, las distintas especies tienen diferentes preferencias: desde un extremo más frugívoro (*Caluromys*) al otro extremo más carnívoro (*Lutreolina*), pasando por intermedios más generalistas (*Didelphis*) (Lee y Cockburn, 1985; Vieira y Astúa de Moraes, 2003; Astúa, 2015). A diferencia de los carnívoros placentarios, los marsupiales tienen molares con un patrón morfológico similar (a excepción del último molar superior), con diferencias de tamaño, pero sin especialización en una función exclusiva como cortar o machacar (Fig. 1.2; Reig *et al.*, 1987; Jones, 2003; Ungar, 2010). En consecuencia, cada molar inferior retiene la cuchilla carnífera y la plataforma para machacar, por lo que los metaterios tienen tres pares de molares carnívoros formados por el 1er a 3er molar superior y el 2do a 4to molar inferior (M1-M3/m2-m4; Fig. 1.2) (Savage, 1977; de Muizon y Lange-Badré, 1997; Jones, 2003). Sin embargo, si bien los tres pares de molares carnívoros están presentes en adultos, cada par tiene una función preponderante en diferentes etapas ontogenéticas (*i.e.*, M2/m3 en subadultos y M3/m4 en adultos) (Werdelin, 1987; van Nievelt y Smith, 2005; Macedo *et al.*, 2006; Ceotto *et al.*, 2009; Forasiepi y Sánchez-Villagra, 2014).

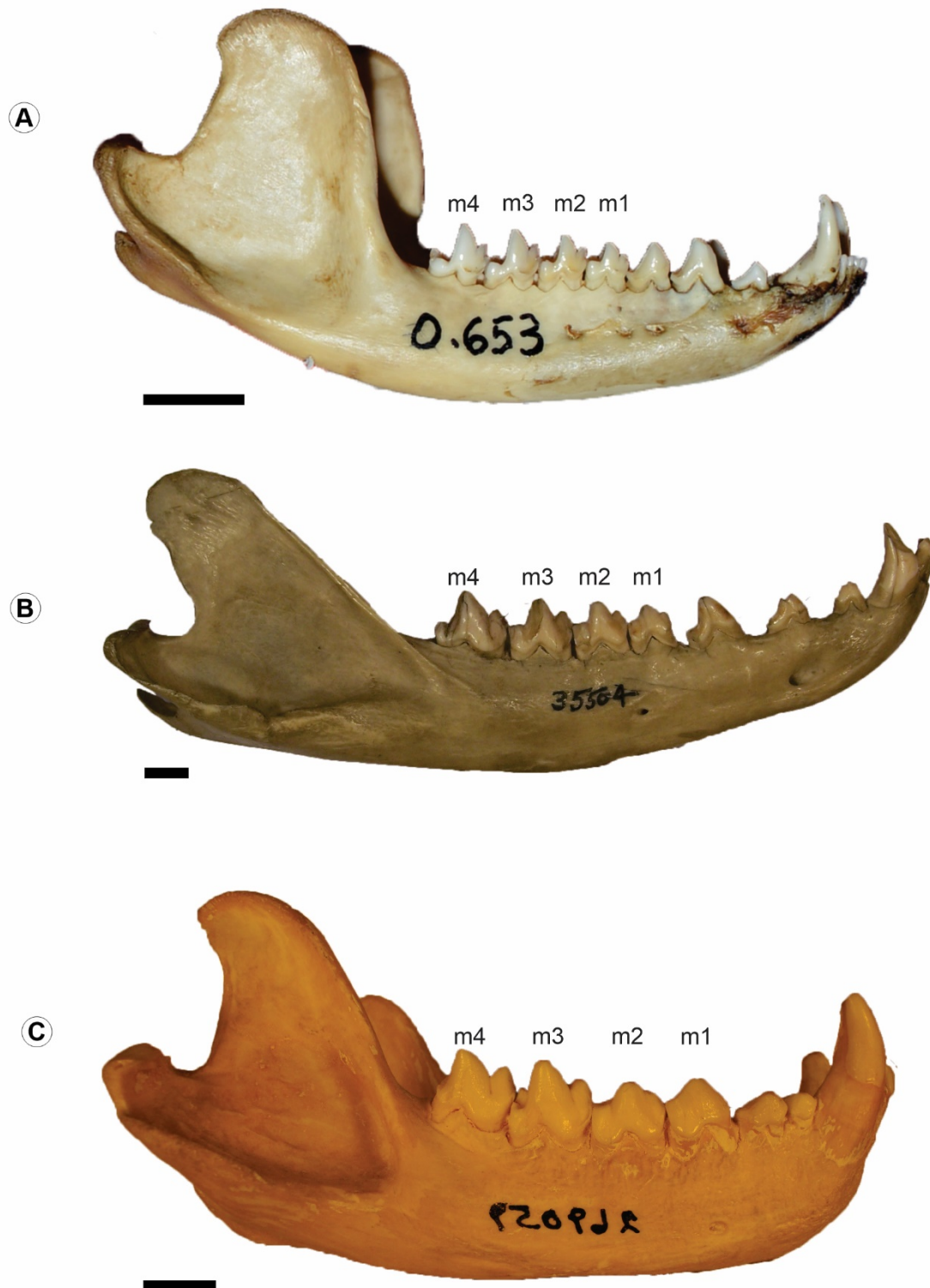


FIGURA 1.2. Morfología de la mandíbula y los molares de marsupiales: A, *Lutreolina crassicaudata*; B, *Thylacinus cynocephalus*; C, *Sarcophilus harrisii*. m1-m4: primer a cuarto molar. Tamaño de la escala: 1cm.

Esto se relaciona con el patrón excepcional de crecimiento molar, dado que cada vez que un molar erupciona, se encuentra en una posición ventajosa de la mandíbula, optimizando la fuerza de mordida (*i.e.*, la distancia promedio entre el cóndilo y el canino; Werdelin 1987). Por lo tanto, la mandíbula crece en el extremo posterior de la rama y un nuevo molar erupciona en esta posición, siendo los molares más posteriores los que ocupan la posición biomecánica más ventajosa en adultos y, por lo general, son los molares más grandes (Butler, 1946; Werdelin, 1986, 1987). Teniendo en cuenta esto, algunos autores (Jones, 2003) consideraron que tanto el m3 como el m4 serían importantes para cortar la carne, mientras que otros (Werdelin, 1986; Prevosti *et al.*, 2012a; Tarquini *et al.*, 2020) consideraron al m4 de los metaterios como análogo al carnívoro de Carnívora (m1).

Durante el lapso Huayqueriense - Chapadmalalense (Mioceno Tardío – Plioceno), en América del Sur existían tres clados que incluyen especies depredadores: Sparassodonta, Carnívora y Didelphimorphia. Los esparasodontes son un grupo de metaterios nativos que se diversificaron durante el Paleógeno y Neógeno, extinguiéndose hacia el Plioceno (Prevosti y Forasiepi, 2018). Los esparasodontes tendrían su acmé para el Santacrucense (Mioceno Temprano), donde se registran formas de tamaños y hábitos muy variados: desde animales de gran porte como *Arctodictis munizi* y *Borhyaena tuberata*, con una masa estimada mayor a 35kg, hasta otros de pequeño porte como *Perathereutes pungens* de solo 1kg de masa estimada y tanto animales escansoriales, *Prothylacynus patagonicus*, como terrestres, *Borhyaena tuberata* (Argot, 2004; Forasiepi, 2009; Prevosti *et al.*, 2012b; Prevosti y Forasiepi, 2018). La diversidad específica de Sparassodonta declina levemente hacia el Huayqueriense (Mioceno Tardío), donde se registran los últimos representantes de Borhyaeninae y “Prothylacinidae” y luego declina abruptamente hacia el Chapadmalalense (Plioceno) donde se registran los últimos Hathliacynidae y Thylacosmilidae, extinguiéndose así todos los Sparassodonta (Forasiepi *et al.*, 2007; Prevosti *et al.*, 2013; Goin *et al.*, 2016; Prevosti y Forasiepi, 2018). Por otro lado, los Carnívora, harían su ingreso desde América del Norte hacia el Huayqueriense (Mioceno Tardío), registrándose en el continente hasta la actualidad. El primer grupo de Carnívora en ingresar y registrarse en esa edad son los prociónidos (*e.g.*, *Cyonosua*) (*e.g.*, Prevosti y Soibelzon, 2012; Prevosti y Forasiepi, 2018; Engelman y Croft, 2019). Luego, los siguientes clados de Carnívora registrados son los mustélidos (*e.g.*, *Galictis*) y cánidos pequeños (*e.g.*, *Lycalopex*) en el Vorohuense (Plioceno tardío – Pleistoceno) y finalmente en el Ensenadense (Pleistoceno) los mefítidos (*e.g.*, *Conepatus*), félidos, grandes cánidos (*e.g.*, *Protocyon*) y úrsidos (*e.g.*, *Arctotherium*) (*e.g.*, Forasiepi *et al.*, 2007; Prevosti *et al.*, 2013; Cione *et al.*, 2015; Prevosti y Forasiepi, 2018). Por último, a partir del Mioceno Temprano se registran varios taxones de Didelphimorphia (*e.g.*, *Hyperdidelphis*, *Sparassocynus*, *Thylphorops*, *Thylatheridium*) que presentaban hábitos carnívoros (*e.g.*, Zimicz, 2014; Goin *et al.*, 2016; Prevosti y Forasiepi, 2018). Es por esta razón que el lapso Huayqueriense – Chapadmalalense es un lapso interesante para estudiar la estructura de las paleocomunidades de mamíferos carnívoros sudamericanos, para

lo cual es importante entender las comunidades y adaptaciones morfofuncionales en las especies actuales.

OBJETIVO GENERAL

El objetivo principal de la presente tesis doctoral es estudiar la evolución de las faunas de mamíferos carnívoros durante el Cenozoico de América del Sur con énfasis en el Mioceno Tardío-Pleistoceno y su relación con distintos eventos biológicos (*e.g.*, competencia; oferta de presas), geológicos (*e.g.*, orogenia andina) y climático-ambientales relacionados (*e.g.*, cambio de la temperatura y la aridez), así como el rol de estos depredadores en las comunidades del pasado.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Analizar la variación morfométrica de los molares de los principales grupos de mamíferos carnívoros actuales y fósiles (Carnivora, Marsupialia, Sparassodonta).
- Describir la trayectoria evolutiva del molar carnívoro inferior y la dieta a lo largo de la filogenia de Carnivora.
- Estudiar la relación entre la forma de los molares y la dieta, considerándola tanto como variable discreta como variable continua.
- Comparar el alcance de distintas metodologías (morfometría clásica y morfometría geométrica) a la hora de estudiar la variación morfológica para la inferencia de dieta.
- Evaluar la utilidad de la forma de los molares como estimador del tipo de alimentación en diversos clados de mamíferos depredadores utilizando distintos métodos discriminantes (lineales, cuadráticos, random forest).
- Obtener reconstrucciones paleoecológicas y de rasgos biológicos clave (*e.g.*, dieta, masa corporal) más precisas para los Sparassodonta, Didelphimorphia y Carnivora.
- Comparar las estimaciones realizadas con las publicadas previamente.
- Evaluar la existencia de superposición ecológica entre Sparassodonta y Carnivora y/o Didelphimorphia y su relevancia para entender la extinción de los Sparassodonta.
- Actualizar bases de datos a nivel espécimen y localidad de los registros de Sparassodonta y Carnivora del Neógeno de América del Sur.
- Evaluar el registro fósil de los clados estudiados y sus sesgos para calcular tasas evolutivas de los clados y curvas de diversidad de especies, así como evaluar diferentes hipótesis sobre la extinción de Sparassodonta (competencia con otros clados, extinción de las presas, cambios ambientales).

HIPÓTESIS

1. La morfometría geométrica 3D es una herramienta predictiva más potente que otras técnicas basadas en medidas lineales.
2. Los Sparassodonta y Carnívora con morfotipos semejantes no se superpusieron temporal ni espacialmente.

3. Los Sparassodonta y Carnívora que se superpusieron temporal y espacialmente, no se solaparon ecológicamente.
4. Los Sparassodonta y Didelphimorphia que se superpusieron temporal y espacialmente, no se solaparon ecológicamente.
5. La extinción de los Sparassodonta se debió a cambios ambientales y no debido a competencia con otros grupos.

REFERENCIAS

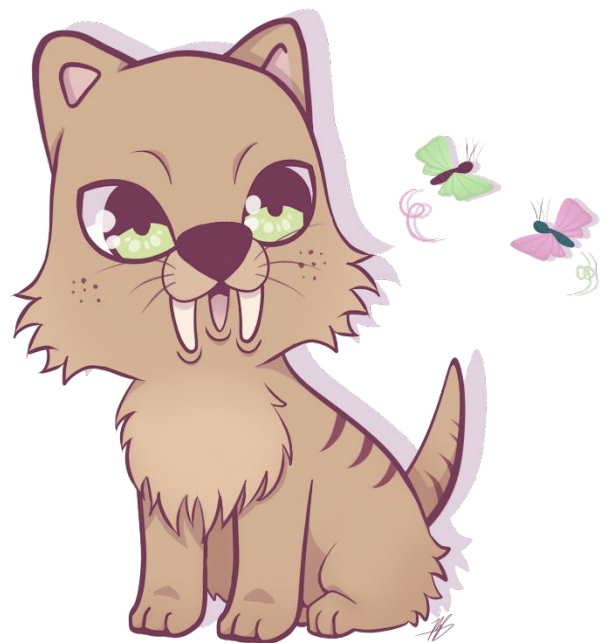
- Argot, C. 2004. Evolution of South American mammalian predators (Borhyaenoidea): Anatomical and palaeobiological implications. *Zoological Journal of the Linnean Society* 140: 487–521.
- Astúa, D. 2015. Family Didelphidae (Opossums). En: Wilson, D.E. y R.A. Mittermeier (Eds.), *Handbook of the Mammals of the World. Vol. 5. Monotremes and Marsupials*, Lynx Edicions, Barcelona, pp. 70–186.
- Baker, A.M. 2015. Family Dasyuridae (Carnivorous marsupials). En: Wilson, D.E. y R.A. Mittermeier (Eds.), *Handbook of the Mammals of the World. Vol. 5. Monotremes and Marsupials*, Lynx Edicions, Barcelona, pp. 232–348.
- Biknevicius, A.R. y Van Valkenburgh, B. 1996. Design for killing: craniodental adaptations of predators. En: Gittleman, J.L. (Ed.), *Carnivore Behavior, Ecology, and Evolution. Vol. 2*, Cornell University Press, New York, pp. 393–428.
- Butler, P.M. 1946. The evolution of carnassial dentitions in the mammalia. *Proceedings of the Zoological Society of London* 116: 198–220.
- Ceotto, P., Finotti, R., Santori, R. y Cerqueira, R. 2009. Diet variation of the marsupials *Didelphis aurita* and *Philander frenatus* (Didelphimorphia, Didelphidae) in a rural area of Rio de Janeiro State, Brazil. *Mastozoología Neotropical* 16: 49–58.
- Cione, A.L., Gasparini, G.M., Soibelzon, E., Soibelzon, L.H. y Tonni, E.P. 2015. *The Great American Biotic Interchange: A South American Perspective*. Springer, 106 p.
- Engelman, R.K. y Croft, D.A. 2019. Strangers in a strange land: ecological dissimilarity to metatherian carnivores may partly explain early colonization of South America by *Cyonasua*-group procyonids. *Paleobiology* 45: 598–611.
- Evans, A.R. y Sanson, G.D. 2006. Spatial and functional modeling of Carnivore and Insectivore molariform teeth. *Journal of Morphology* 267: 649–662.
- Ewer, R.F. 1973. *The Carnivores*. Cornell University Press, New York, 494 p.
- Flynn, J.J. y Wesley-Hunt, G.D. 2005. Carnivora. En: Rose, K.D. y J.D. Archibald (Eds.), *The Rise of Placental Mammals: Origins and Relationships of the Major Extant Clades*, The Johns Hopkins University Press, Baltimore y London, pp. 175–198.
- Forasiepi, A.M. 2009. Osteology of *Arctodictis sinclairi* (Mammalia, Metatheria, Sparassodonta) and phylogeny of Cenozoic metatherian carnivores from South America. *Monogr. Mus. Argentino Cienc. Nat., n.S.* 6: 1–174.
- Forasiepi, A.M. y Sánchez-Villagra, M.R. 2014. Heterochrony, dental ontogenetic diversity, and the circumvention of constraints in marsupial mammals and extinct relatives. *Paleobiology* 40: 222–237.
- Forasiepi, A.M., Martinelli, A.G. y Goin, F.J. 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: 143–159.
- Garshelis, D.L. 2009. Family Ursidae (bears). En: Wilson, D.E. y R.A. Mittermeier (Eds.), *Handbook of the Mammals of the World. Vol. 1. Carnivores*, Lynx Edicions, Barcelona, pp. 448–497.

- Goin, F.J., Velázquez, C. y Scaglia, O. 1992. Orientación de las crestas cortantes en el molar tribosfénico. Sus implicancias funcionales en didelfoideos (Marsupialia) fósiles y vivientes. *Revista Del Museo de La Plata (Nueva Serie)* 9: 183–198.
- Goin, F.J., Woodburne, M.O., Zimicz, A.N., Martin, G.M. y Chornogubsky, L. 2016. *A Brief History of South American Metatherians: Evolutionary Contexts and Intercontinental Dispersals*. Springer, 245 p.
- Helgen, K.M. y Veatch, E.G. 2015. Recently extinct Australian marsupials and monotremes. En: Wilson, D.E. y R.A. Mittermeier (Eds.), *Handbook of the Mammals of the World. Vol. 5. Monotremes and Marsupials*, Lynx Edicions, Barcelona, pp. 17–31.
- Hogue, A.S. y Zia Shakeri, S. 2010. Molar crests and body mass as dietary indicators in marsupials. *Australian Journal of Zoology* 58: 56–68.
- Jones, M.E. 2003. Covergence in ecomorphology and guild structure among marsupial and placental carnivores. En: Jones, M.E., C.R. Dickman y M. Archer (Eds.), *Predators with pouches*, CSIRO Publishing, Collingwood, pp. 285–296.
- Kemp, T.S. 2005. *The Origin and Evolution of Mammals*. Oxford University Press, 342 p.
- Lee, A.K. y Cockburn, A. 1985. *Evolutionary Ecology of Marsupials*. Cambridge University Press, Cambridge, 274 p.
- Macedo, J., Loretto, D., Vieira, M.V. y Cerqueira, R. 2006. Classes de desenvolvimento em marsupiais: um método para animais vivos. *Mastozoología Neotropical* 13: 133–136.
- de Muizon, C. y Lange-Badré, B. 1997. Carnivorous dental adaptations in tribosphenic mammals and phylogenetic reconstruction. *Lethaia* 30: 353–366.
- van Nievelt, A.F.H. y Smith, K.K. 2005. To replace or not to replace: the significance of reduced functional tooth replacement in marsupial and placental mammals. *Paleobiology* 31: 324–346.
- Prevosti, F.J. y Soibelzon, L.H. 2012. Evolution of the South American carnivores (Mammalia, Carnivora): a paleontological perspective. En: Patterson, B.D. y L.P. Costa (Eds.), *Bones, Clones, and Biomes: The History and Geography of Recent Neotropical Mammals*, University of Chicago Press, Chicago, pp. 102–122.
- Prevosti, F.J. y Forasiepi, A.M. 2018. *Evolution of South American Mammalian Predators during the Cenozoic: Paleobiogeographic and Paleoenvironmental Contingencies*. Springer International Publishing, Cham, 358 p.
- Prevosti, F.J., Forasiepi, A. y Zimicz, N. 2013. The evolution of the cenozoic terrestrial mammalian predator guild in South America: competition or replacement? *Journal of Mammalian Evolution* 20: 3–21.
- Prevosti, F.J., Turazzini, G.F., Ercoli, M.D. y Hingst-Zaher, E. 2012a. Mandible shape in marsupial and placental carnivorous mammals: a morphological comparative study using geometric morphometrics. *Zoological Journal of the Linnean Society* 164: 836–855.
- Prevosti, F.J., Forasiepi, A.M., Ercoli, M.D. y Turazzini, G.F. 2012b. Paleoeecology of the mammalian carnivores (Metatheria, Sparassodonta) of the Santa Cruz Formation (late Early Miocene). En: Vizcaino, S.F., R.F. Kay y M.S. Bargo (Eds.), *Early Miocene paleobiology in Patagonia*, Cambridge University Press, Cambridge, pp. 173–193.
- Reig, O.A., Kirsch, J.A.W. y Marshall, L.G. 1987. Systematic relationships of the living and neocenoic American 'opossumlike' marsupials (suborder Didelphimorphia), with comments on the classification of these and the Cretaceous and Paleogene New World and European Metatherians. En: Archer, M. (Ed.), *Possums and opossums: studies in evolution*, Surrey Beatty & Son and the Royal Zoological Society of New South Wales, Sydney, pp. 1–89.

- Savage, R.J.G. 1977. Evolution in carnivorous mammals. *Palaeontology* 20: 237–271.
- Sillero-Zubiri, C. 2009. Family Canidae (dogs). En: Wilson, D.E. y R.A. Mittermeier (Eds.), *Handbook of the Mammals of the World. Vol. 1. Carnivores*, Lynx Edicions, Barcelona, pp. 352–447.
- Sunquist, M.E. y Sunquist, F.C. 2009. Family Felidae (cats). En: Wilson, D.E. y R.A. Mittermeier (Eds.), *Handbook of the Mammals of the World. Vol. 1. Carnivores*, Lynx Edicions, Barcelona, pp. 54–169.
- Tarquini, S.D., Chemsisquy, M.A. y Prevosti, F.J. 2020. Evolution of the carnassial in living mammalian carnivores (Carnivora, Didelphimorphia, Dasyuromorphia): diet, phylogeny, and allometry. *Journal of Mammalian Evolution* 27: 95–109.
- Ungar, P.S. 2010. *Mammal Teeth: Origin, Evolution, and Diversity*. The Johns Hopkins University Press, Baltimore, 304 p.
- Van Valkenburgh, B. 1989. Carnivore dental adaptations and diet: a study of trophic diversity within guilds. En: Gittleman, J.L. (Ed.), *Carnivore Behavior, Ecology, and Evolution. Vol. 1*, Springer US, New York, pp. 410–436.
- Van Valkenburgh, B. 2007. Déjà vu: the evolution of feeding morphologies in the Carnivora. *Integrative and Comparative Biology* 47: 147–163.
- Vieira, E.M. y Astúa de Moraes, D. 2003. Carnivory and insectivory in Neotropical marsupials. En: Jones, M.E., C.R. Dickman y M. Archer (Eds.), *Predators with pouches*, CSIRO Publishing, Collingwood, pp. 271–284.
- Werdelin, L. 1986. Comparison of skull shape in marsupial and placental carnivores. *Australian Journal of Zoology* 34: 109–117.
- Werdelin, L. 1987. Jaw geometry and molar morphology in Marsupial carnivores: Analysis of a constraint and its macroevolutionary consequences. *Paleobiology* 13: 342–350.
- Wilson, D.E. 2009. Class Mammalia (mammals). En: Wilson, D.E. y R.A. Mittermeier (Eds.), *Handbook of the Mammals of the World. Vol. 1. Carnivores*, Lynx Edicions, Barcelona, pp. 17–47.
- Zimicz, N. 2014. Avoiding competition: the ecological history of late Cenozoic metatherian carnivores in South America. *Journal of Mammalian Evolution* 21: 383–393.

Alcance de la morfometría tradicional y geométrica a la hora de inferir la dieta en los mamíferos fósiles carnívoros

Capítulo 2



CAPÍTULO 2

ALCANCE DE LA MORFOMETRÍA TRADICIONAL Y GEOMÉTRICA A LA HORA DE
INFERIR LA DIETA EN LOS MAMÍFEROS FÓSILES CARNÍVOROS

Publicado en: Sergio D. Tarquini, M. Amelia Chemisquy, Sandrine Ladevèze, and Francisco J. Prevosti (2019). *Ameghiniana* 56: 307–318. <http://dx.doi.org/10.5710/AMGH.24.07.2019.3255>

2.0. RESUMEN

La morfología del molar es uno de los *proxies* más utilizados para las inferencias paleoecológicas en los mamíferos. Desde el siglo XIX, varios autores asociaron algunos rasgos morfológicos dentales con la dieta del animal mediante análisis cualitativos y descriptivos. Más tarde, a partir del siglo pasado, diferentes estudios sobre la función dental han asociado varios rasgos cuantitativos de la forma del diente (*i.e.*, proporciones o ángulos morfométricos) con el porcentaje de carne de vertebrados que consume el animal. Sin embargo, debido a que en la literatura se pueden encontrar diferentes inferencias de la dieta para la misma especie, es crucial llevar a cabo estudios que comparen la precisión de diferentes *proxies*. En este capítulo, se comparó la utilidad de los índices morfométricos clásicos (área relativa de molienda inferior, ángulo inferior y ángulo α) y la configuración de *landmarks* tridimensionales con respecto a las inferencias de la dieta, realizando tres métodos de clasificación: análisis discriminante lineal, análisis discriminante cuadrático y análisis de bosques aleatorios ponderados. Los resultados demuestran que al usar la configuración de *landmarks*, la dieta de las especies se reclasifica mejor que cuando se usan índices morfométricos. Además, considerar la variación intraespecífica al hacer inferencias paleoecológicas parece fundamental. Teniendo el propósito de inferir características ecológicas en animales extintos, la consideración de la variación morfológica en los organismos actuales es una garantía para evitar cualquier interpretación errónea en las reconstrucciones de ecologías pasadas.

2.1. INTRODUCCIÓN

El análisis de las dietas es un componente importante de los estudios ecológicos y paleoecológicos (Price *et al.*, 2012; Kissling *et al.*, 2014; Davis y Pineda Munoz, 2016; Croft *et al.*, 2018a). Se han utilizado muchos *proxies* para determinar la dieta de las especies de mamíferos, incluidas las observaciones directas del comportamiento de alimentación, el contenido estomacal y fecal, el microdesgaste y el mesodesgaste dentario, el análisis de isótopos de nitrógeno y carbono y la morfología craneodental, entre otros (ver revisión en Davis y Pineda Munoz, 2016). Aunque a menudo se considera que representan el mismo parámetro, estos diferentes *proxies* ofrecen diferentes evidencias de los ítems consumidos, tienen diferentes alcances (*i.e.*, especies actuales y / o fósiles) y están limitados por diferentes aspectos metodológicos (*i.e.*, costo, dificultad y tiempo de estudio, disponibilidad de datos) (Evans, 2013; Davis y Pineda Munoz, 2016). En particular, el estudio de la morfología de los

molares combina bajo costo y baja dificultad metodológica, lo que lo convierte en uno de los *proxies* más utilizados en estudios paleoecológicos de mamíferos (*e.g.*, Marshall, 1978; Goin *et al.*, 1992; Van Valkenburgh *et al.*, 2004; Vizcaíno *et al.*, 2006; Prevosti *et al.*, 2013; Croft *et al.*, 2018b; Harper *et al.*, 2018).

La versatilidad de los molares tribosfénicos ha demostrado ser una innovación clave en la evolución de los mamíferos, aumentando la diversidad taxonómica y la disparidad ecológica de este grupo a lo largo de su historia evolutiva (Woodburne *et al.*, 2003; Luo, 2007). Los molares también suelen ser los únicos restos identificables de los mamíferos extintos y, por lo tanto, se han utilizado exhaustivamente para clasificaciones taxonómicas además de reconstrucciones de dieta (*e.g.*, Marshall, 1978; Ungar, 2010; Goin y de los Reyes, 2011). Desde el siglo XIX, varios autores han asociado determinados rasgos morfológicos dentales con hábitos alimentarios mediante análisis cualitativos y descriptivos (*e.g.*, Lund, 1839; Ryder, 1878; Cope, 1879; Butler, 1946; Marshall, 1978; Reig *et al.*, 1987; Berta, 1989). Más recientemente, diferentes estudios sobre la función de los dientes han correlacionado varios rasgos cuantitativos de la forma dental (*i.e.*, índices morfométricos o ángulos) con los diferentes ítems consumidos por el animal. Estos descriptores cuantitativos se siguen utilizando hoy en día. Algunos/as han utilizado índices aislados (*e.g.*, Crusafont-Pairó y Truyols-Santonja, 1956; Goin *et al.*, 1992; Strait, 1993a, b; Evans *et al.*, 2005; Vizcaíno *et al.*, 2006; Prevosti *et al.*, 2013), mientras otros/as han utilizado varios índices para definir un morfoespacio (*e.g.*, Kay, 1975; Van Valkenburgh, 1989; Popowics, 2003; Wesley-Hunt, 2005; Friscia *et al.*, 2007; Asahara *et al.*, 2016; Croft *et al.*, 2018b). Además, con el desarrollo de nuevas tecnologías, se han desarrollado nuevos descriptores de formas dentales para estudiar la morfología molar (Evans, 2013). Por un lado, algunos autores han definido métricas para reflejar la topografía de la superficie oclusal, como la energía normal de Dirichlet, el índice de relieve y el recuento de parches de orientación (Zuccotti *et al.*, 1998; Ungar y M'Kirera, 2003; Evans *et al.*, 2007; Boyer, 2008; Bunn *et al.*, 2011; Smits y Evans, 2012). Por otro lado, con el desarrollo de la morfometría geométrica han surgido otros enfoques para estudiar la morfología dental, donde la forma se captura mediante el uso de coordenadas de *landmarks* (ya sean bidimensionales o tridimensionales) y se analiza en su conjunto, teniendo en cuenta varios cambios de forma en lugar de unas pocas mediciones (Vizcaíno *et al.*, 2016). Por ejemplo, algunos autores han digitalizado los molares con el objetivo de evaluar las relaciones entre la forma del molar y la dieta: aplicando el análisis de elipses de Fourier en roedores (Gómez Cano *et al.*, 2013); utilizando la morfometría geométrica 2D en roedores (Caumul y Polly, 2005), primates (White, 2009), rinocerontes (Piras *et al.*, 2010) y didélfidos (Chemisquy *et al.*, 2015; Magnus y Cáceres, 2017); y utilizando la morfometría geométrica 3D en primates (Cooke, 2011; Singleton *et al.*, 2011) y en especies carnívoras (Tarquini *et al.*, 2020).

La fuerte relación forma-función de la dentición de los mamíferos actuales ha permitido a los paleontólogos hacer inferencias de la dieta en especies fósiles (*e.g.*, Van Valkenburgh, 1989; Goin *et al.*, 1992; Prevosti *et al.*, 2013; Zimicz, 2014a; Croft *et al.*, 2018b). Dentro de un

marco histórico, las reconstrucciones de la dieta son cruciales para construir redes tróficas, examinar los cambios evolutivos en los linajes e inferir climas y hábitats antiguos (Pascual y Jaureguizar, 1990; Van Valkenburgh *et al.*, 2004; Dalerum y Angerbjörn, 2005; Prevosti *et al.*, 2013; Echarri *et al.*, 2017). Sin embargo, en un estudio reciente, se demostró la necesidad de tomar ciertas precauciones antes de hacer inferencias, porque la morfología del molar no solo se correlaciona con la dieta, sino que también está influenciada por la posición filogenética de cada taxón (Tarquini *et al.*, 2020). De todas formas, el uso de diferentes técnicas para analizar la morfología molar genera la siguiente pregunta: ¿todas las metodologías utilizadas para cuantificar la morfología dental son igualmente fiables?

Por lo general, las inferencias de la dieta en los mamíferos depredadores de América del Sur se han abordado con análisis morfométricos tradicionales, utilizando medidas de los molares inferiores, como el índice de área de molienda relativa o el ángulo de la paracristida con la hilera dental (ver Materiales y métodos para obtener más detalles; *e.g.*, Van Valkenburgh, 1991; Goin *et al.*, 1992; Zimicz, 2014b; Prevosti y Forasiepi, 2018). Sin embargo, los índices o ángulos morfométricos solo representan algunos aspectos de la forma y no se consideran las relaciones geométricas y espaciales entre las medidas (Bookstein, 1991; Rohlf y Marcus, 1993; Adams *et al.*, 2004; Zelditch *et al.*, 2004; Slice, 2007; Mitteroecker y Gunz, 2009). En otras palabras, la forma se puede aproximar mejor mediante coordenadas de *landmarks* que mediante mediciones lineales, como se ha demostrado en numerosos casos de estudios diferentes (*e.g.*, Fabre *et al.*, 2014; Schmieder *et al.*, 2015; Lallensack *et al.*, 2016). Posteriormente, se han utilizado nuevos enfoques que utilizan morfometría geométrica 2D para estudiar las mandíbulas de depredadores sudamericanos (Meloro *et al.*, 2008; Prevosti *et al.*, 2012a; Echarri *et al.*, 2017). Sin embargo, es importante señalar que han identificado algunos inconvenientes con el uso de técnicas 2D para el estudio de estructuras tridimensionales, como la distorsión fotográfica y la dificultad para capturar la variación de forma en su conjunto (Álvarez y Perez, 2013; Collins y Gazley, 2017). Esto nos llevó a plantear la hipótesis de que la morfometría geométrica 3D puede llegar a ser una herramienta predictiva más potente que otras técnicas utilizadas anteriormente basadas en medidas lineales, ya que representa diferentes aspectos del molar al mismo tiempo.

2.2. MATERIALES Y MÉTODOS

2.2.1. Muestreo taxonómico

Se estudió la morfología de los molares carnívoros de 227 especímenes correspondientes a 67 especies actuales de Carnivora y a cuatro especies actuales de Marsupialia, incluidas Didelphimorphia y Dasyuromorphia. Los ejemplares analizados se encuentran depositados en distintas colecciones mastozoológicas y paleontológicas del país (véase el listado completo de las abreviaturas institucionales en el Apéndice 2.1 y de los especímenes analizados en el Apéndice 2.2).

2.2.2. Materiales analizados

Debido a su mayor abundancia en el registro fósil, el estudio se centró en los molares inferiores que participan de la cuchilla carnífera, analizando en el caso de Carnivora el primer molar inferior (m1), mientras que para los Metatheria el cuarto molar inferior (m4). El m1 de los carnívoros y el m4 de los marsupiales carnívoros se consideran dientes funcionalmente análogos siguiendo a Tarquini *et al.* (2020). Sólo se tomaron en cuenta los especímenes adultos, con los molares permanentes completamente erupcionados y en posición. Para evitar distorsiones en la forma, se eligieron ejemplares cuyos molares poseían poco desgaste. Para cubrir el rango de variación morfológica, tanto a nivel de dimorfismo sexual como a nivel geográfico, se incluyeron seis especímenes por especie, tratando que haya igual cantidad de machos y hembras, así como de diferente procedencia (en el caso de las especies con distribución geográfica amplia). Debido a que se analizó en detalle la morfología del molar carnífero inferior, fueron excluidos del presente estudio los taxones que poseen una reducción dentaria, homodoncia o carencia de estos dientes (*i.e.*, Pinnipedia, *Proteles*, *Potos*, *Myrmecobius*).

2.2.3. Clasificación de la dieta

La clasificación de las categorías de dieta en este estudio sigue a Tarquini *et al.* (2020): Hipercarnívoros: se alimentan principalmente de otros vertebrados; Mesocarnívoros: se alimentan mayoritariamente de otros vertebrados, pero también de plantas e invertebrados; Generalistas: carne, plantas e invertebrados representan una proporción similar de la dieta; Herbívoros: se alimentan principalmente de material vegetal; Piscívoros: se alimentan principalmente de peces.

2.2.4. Morfometría geométrica

Landmarks. El análisis de la forma del molar se realizó con Morfometría Geométrica en 3D, digitalizando *landmarks* del tipo I, II y III (Bookstein, 1991) mediante un brazo digitalizador (MicroScribe G2X). Los *landmarks* de tipo I (también llamados tradicionales o anatómicos) son puntos matemáticos cuya supuesta homología de un individuo a otro es respaldada por una sólida evidencia o significación biológica, por ejemplo una cúspide (Bookstein, 1991; Lele y Richtsmeier, 2001). Los *landmarks* de tipo II (también llamados *fuzzy* o matemáticos) son puntos matemáticos cuya supuesta homología de un individuo a otro es respaldada únicamente por la geometría y no por evidencia anatómica, por ejemplo la muesca carnífera en la paracristida (Bookstein, 1991; Lele y Richtsmeier, 2001). Finalmente los *landmarks* de tipo III (también llamados contruidos o *semilandmarks*) se refieren a puntos localizados en cualquier lugar a lo largo de un contorno o entre dos *landmarks* anatómicos o matemáticos, por ejemplo el contorno del molar (Bookstein, 1991; Lele y Richtsmeier, 2001). Utilizando el programa MicroScribe Utility Software V.6.0.2., se ubicaron 9 *landmarks* (ldk) sobre las principales estructuras del molar: paracónido (ldk 1), muesca carnífera en la paracristida (ldk 2), protocónido (ldk 3), metacónido (ldk 4), hipocónido (ldk 6), entocónido (ldk 7) y los bordes mesial y distal del trigónido y del talónido (ldk 5, 8 y 9) (Fig. 2.1). Los *semilandmarks* se

utilizaron para delimitar el borde lingual y labial del molar en la base de la corona. La cantidad de dichos *landmarks* varió dependiendo del tamaño del molar de cada ejemplar, pero siempre contemplando que cubran el contorno del diente. Luego con la aplicación Resample (Reddy *et al.*, 2006) se remuestrearon los *semilandmarks* de forma de reducirlos a una cantidad de diez en todos los individuos y se relajaron sus coordenadas (Fig. 2.1; Perez *et al.*, 2006). En algunos taxones es frecuente la reducción del número de cúspides, por esa razón se tomaron convenciones sobre donde ubicar los landmarks faltantes en estos casos (Zelditch *et al.*, 2004): si el molar carece de metacónido, ese landmark (ldk 4) se ubica en la posición del protocónido; si el molar carece de alguna cúspide del talónido, ese landmark (ldk 6 o 7) se ubica en la posición del borde distal del talónido (Fig. 2.1).

Procesamiento y análisis morfométrico. Se realizó un Análisis Generalizado de Procrustes (Goodall, 1991; Rohlf, 1999) para eliminar los efectos de traslación, rotación y escala de los landmarks digitalizados. Luego, para evaluar la distribución de los especímenes en el espacio de la forma, se realizó un Análisis de Componentes Principales (PCA) con las coordenadas de Procrustes, utilizando el software MorphoJ 1.06d (Klingenberg, 2011).

2.2.5. Índices morfométricos

En la literatura se han utilizado varios índices para analizar la morfología molar de mamíferos carnívoros. Los índices son relaciones entre mediciones, como el largo de las crestas cortantes (Strait, 1993a, b; Hogue y Zia Shakeri, 2010) y el área de molienda relativa (RGA; Van Valkenburgh, 1989; Prevosti *et al.*, 2013). El RGA se mide como la raíz cuadrada del área del talónido del m1 dividida por la longitud relativa de la cuchilla carnífera (BL). El área se estimó como el producto del ancho máximo (WT) y la longitud máxima (LT) del talónido del m1, mientras que la BL se estimó como la longitud del trigónido del m1. Se usó el índice definido por Prevosti *et al.* (2013), modificado de Van Valkenburgh (1989), que tiene dos ventajas: primero, se puede aplicar en fósiles que solo tienen el carnífero conservado; y segundo, el valor de RGA se puede comparar tanto en Carnivora como en Metatheria. Otros índices incluyen ángulos morfométricos, como los que describen la relación entre la paracristida y el eje mesiodistal (ángulo inferior, AI; Goin *et al.*, 1992) o la relación entre la altura del protocónido y la longitud del talónido (ángulo α ; Crusafont-Pairó y Truyols-Santonja, 1953, 1956; Wesley-Hunt, 2005; Meloro y Raia, 2010).

Usando la configuración de *landmarks* mencionada anteriormente, se calcularon los siguientes índices morfométricos con el software Rhinoceros 3D V5.0: ángulo α , AI y RGA. El ángulo α se calculó usando ldk 3, 8 y 9. Para AI, se usaron ldk 1, 3, 8 y 9. El RGA se calculó utilizando los ldk 5, 8 y 9 y los dos *semilandmarks* que definen el ancho máximo del talónido (Fig. 2.1).

También se calcularon RGA alternativos teniendo en cuenta una medición más precisa de la longitud de la cuchilla carnífera (BL'; *i.e.*, la distancia entre el paracónido, ldk 1, y el protocónido, ldk 3) y una medición más precisa del área del talónido del m1 (*i.e.*, el área

poligonal (PA) formada por todas los semilandmarks del talonido) (Fig. 2.1.C). Sin embargo, ni el uso de BL' ni el uso del PA condujeron a mejores funciones discriminantes; en consecuencia, los resultados detallados no se informan aquí.

2.2.6. Análisis estadístico

Se realizó un análisis de componentes principales entre grupos (bg-PCA) a partir de los *landmarks* digitalizados. El bg-PCA puede entenderse como un PCA en dos pasos: primero, se hace un PCA con la forma promedio de cada categoría de dieta y luego se grafica la totalidad del *dataset* en esos ejes (Mitteroecker y Bookstein, 2011; Seetah *et al.*, 2012). Se usan los ejes del bg-PCA como representantes de la forma, lo que trae dos ventajas. En primer lugar, cuando se construyen los ejes del PCA, se maximiza la varianza de toda la muestra, mientras que en el bg-PCA se maximiza la varianza de las categorías de dieta, pero sin distorsionar la geometría del espacio multivariado (Klingenberg y Monteiro, 2005; Mitteroecker y Bookstein, 2011). En segundo lugar, se obtienen menos ejes en un bg-PCA (el número de categorías menos uno, en este caso cuatro) que en un PCA, lo que evita problemas con la cantidad de variables al utilizar ejes de PCA en análisis discriminantes (Kovarovic *et al.*, 2011) pero sin descartar ninguna información morfológica.

Para estudiar el comportamiento de los índices morfométricos, se realizaron tres análisis. Primero, se evaluó la covariación entre los índices para probar la independencia en el caso de utilizarlos como variables de un mismo análisis. Se realizó una correlación de Spearman ya que la prueba de Shapiro-Wilk demostró que los índices no están distribuidos normalmente. La prueba de Shapiro-Wilk, los análisis de correlación y regresión de Spearman se realizaron utilizando el paquete *stats* para el software R 3.5.1 (R Core Team, 2018). En segundo lugar, se realizó una regresión multivariada para cuantificar cuánto del cambio en la forma (coordenadas de Procrustes) podría explicarse por los diferentes índices. Finalmente, se realizó una regresión lineal simple entre los distintos índices y los ejes del bg-PCA. A partir de las regresiones, se realizó una prueba de permutación para evaluar la independencia completa

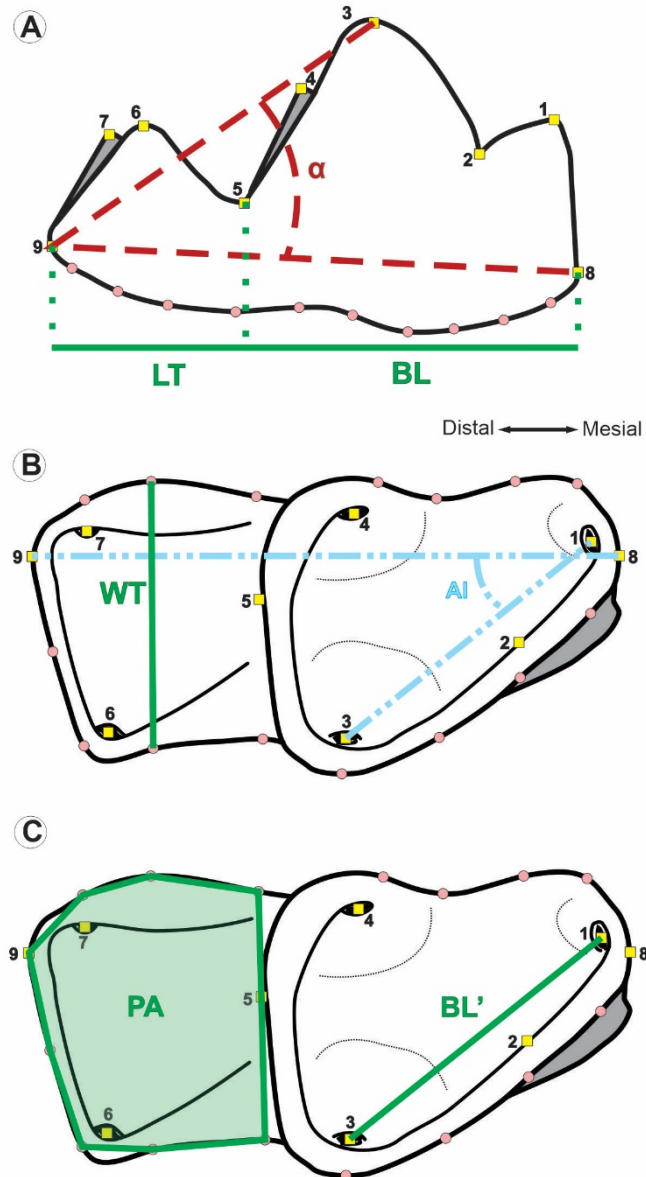


FIGURA 2.1. Diagrama de los *landmarks* y medidas tomadas en los especímenes en A, vista labial; B, vista oclusal. C, medidas alternativas para calcular RGA alternativos. Cuadrados amarillos, *landmarks*; círculos rosados, *semilandmarks*. *Landmarks*: 1, paracónido; 2, muesca carnífera en la paracrístida; 3, protocónido; 4, metacónido; 5, borde distal del trigónido; 6, hipocónido; 7, entocónido; 8, borde mesial del trigónido; 9, borde distal del talónido. El ángulo α (α) se muestra con líneas discontinuas de color rojo oscuro. El ángulo inferior (AI) se muestra en líneas punteadas de color azul claro. Las medidas utilizadas para RGA son líneas continuas verdes: BL, longitud relativa de la cuchilla carnífera; LT longitud del talónido; WT, ancho máximo del talónido; BL', longitud alternativa de la cuchilla carnífera; PA, área poligonal del talónido.

entre las variables dependientes e independientes. El análisis de regresión y la prueba de permutación se realizaron con el software MorphoJ 1.06b (Klingenberg, 2011).

Si bien un PCA o bg-PCA nos permitiría ver la distribución gráfica de la dieta teniendo en cuenta los valores de las diferentes variables predictoras (ángulo α , AI, RGA o configuración de landmarks), es importante cuantificar el desempeño relativo de cada variable predictora para inferir dietas. Esa es la razón por la que se realizaron varios análisis discriminantes lineales (LDA): algunos con los valores del bg-PCA (para analizar el alcance de la morfometría geométrica) y otros con los índices morfométricos, en conjunto y por separado (para analizar el alcance de la morfometría tradicional). Dados los problemas conocidos de realizar un LDA con datos de morfometría geométrica (Kemsley, 1996; Sheets *et al.*, 2006) y para evitar un sesgo debido al análisis utilizado, también se llevó a cabo dos técnicas de clasificación de aprendizaje automático: análisis discriminante cuadrático (QDA) y análisis de bosques aleatorios (RF). El QDA es muy similar al LDA pero no asume una covarianza idéntica para cada clase y produce un límite cuadrático entre las clases (Venables y Ripley, 2002; Dixon y Brereton, 2009). El RF es un método no métrico basado en técnicas de remuestreo *bootstrap* de árboles de decisión, que lo han convertido en una poderosa herramienta con mayor precisión que las redes neuronales, árboles de clasificación, DA lineales y cuadráticos y k vecinos más cercanos (Breiman, 2001; Maroco *et al.*, 2011). Sin embargo, el RF regular se construye para minimizar la tasa de error general, por lo que tiende a estar sesgado hacia la clase mayoritaria (Chen *et al.*, 2004; Zhu y Pierskalla, 2016). Dado que el presente conjunto de datos está desequilibrado (*i.e.*, hay seis herbívoros, 105 hipercarnívoros, 34 mesocarnívoros, 71 generalistas y 13 piscívoros), se procedió a realizar un análisis de bosques aleatorios ponderados (WRF), según lo propuesto por Chen *et al.* (2004), lo que evita el sesgo hacia las clases más numerosas. Para evaluar el desempeño de los métodos de clasificación basados en diferentes predictores, se comparó el porcentaje de reclasificación correcta a posteriori (PCPR) y el porcentaje de error (% de error) calculada a partir de la matriz de confusión. Esto se obtiene de forma innata mediante el remuestreo *bootstrap* en el WRF y se calculó a partir del procedimiento de validación cruzada tanto en el LDA como en el QDA (Breiman, 2001; Venables y Ripley, 2002; Kovarovic *et al.*, 2011). El PCPR se calculó globalmente y para cada categoría; se entiende como el número de animales correctamente reclasificados en una categoría de dieta dividido por el total de animales pertenecientes a esa categoría. El % de error se calculó para cada categoría como el número de animales reclasificados erróneamente en una categoría de dieta dividido por el total de animales reclasificados en esa categoría. Además, como se mencionó anteriormente, la morfología molar tiene una señal filogenética significativa, por lo que dentro de cada familia el grado de variación morfológica es variable (Tarquini *et al.*, 2020). Por esa razón, se repitieron los métodos de clasificación solo con las especies del subgrupo Canidae, que también es un grupo donde los índices morfométricos son ampliamente utilizados. LDA, QDA y WRF se realizaron utilizando los paquetes MASS y randomForest (Liaw y Wiener, 2002; Venables y Ripley, 2002) en R 3.5.1 (R Core Team, 2018).

2.2.7. Variación intraespecífica

Al revisar trabajos anteriores basados en morfometría clásica, se advirtió que algunos autores han considerado la variación intraespecífica, mientras que la mayoría no. Para comparar los criterios, se analizaron los valores de RGA calculados a partir de medidas no publicadas tomadas mediante un calibre (Prevosti, 2006) y se comparó el uso del RGA promedio por especie contra los valores de RGA para cada espécimen por separado.

2.3. RESULTADOS

Los índices morfométricos mostraron correlaciones altas y significativas: RGA vs ángulo α ($p = -0,87$, p -valor $<0,0001$), RGA vs AI ($p = 0,88$, p -valor $<0,0001$) y AI vs ángulo α ($p = -0,77$, p -valor $<0,0001$). Las regresiones contra las coordenadas de Procrustes mostraron que los índices tienen una baja correlación con la variación de la forma: RGA explicó el 53,30% del cambio en la forma (p -valor $<0,0001$), AI explicó el 37,37% (p -valor $<0,0001$) y el ángulo α explicó 49,42% (p -valor $<0,0001$). Por el contrario, bg-PC1 (el eje que tiene la mayor proporción de cambio de forma en el bg-PCA) explicó la variación de forma mejor que cualquiera de los índices morfométricos (76,59% de varianza). Finalmente, cuando se analiza la covariación entre los bg-PCs y los índices morfométricos, se observó que una gran parte de la variación explicada por bg-PC1 también podría explicarse por los índices morfométricos (porcentaje de covarianza mayor al 60%; Tab. 2.1), mientras que hubo una baja covarianza entre los índices morfométricos y los otros ejes de bg-PCA (porcentaje de covarianza menor al 20%; Tab. 2.1).

TABLA 2.1. Resultados de los análisis de regresión entre los índices morfométricos y los bgPCs						
	RGA		AI		Ángulo α	
	%	P	%	P	%	P
bgPC1	94,34	$< 0,0001$	64,97	$< 0,0001$	84,34	$< 0,0001$
bgPC2	06,92	$< 0,0001$	02,85	0,0104	18,29	$< 0,0001$
bgPC3	12,01	$< 0,0001$	04,31	0,0017	11,70	$< 0,0001$
bgPC4	09,21	$< 0,0001$	00,26	0,4565	10,84	$< 0,0001$
%, porcentaje de varianza explicado; P, probabilidad para cada análisis						

Los tres métodos de clasificación (LDA, QDA y WRF) arrojaron un patrón similar de PCPR global (Tab. 2.2). Las únicas diferencias observadas fueron en el desempeño de los índices al compararlos entre sí. Sin embargo, en todos los casos cuando se utilizaron los valores del bg-PCA, la dieta de las especies se reclasificó mejor que cuando se utilizaron índices morfométricos. A continuación, se describen únicamente los resultados de WRF para transmitir la idea con mayor claridad, sin embargo la totalidad de los resultados se muestran en la Tabla 2.2. Utilizando todos los ejes del bg-PCA, el WRF reclasificó correctamente el 89,96% de las muestras; utilizando solo el primer eje, el PCPR fue del 74,67% (Tab. 2.2). Por otro lado, ninguno de los análisis que utilizaron índices morfométricos individuales superó el

66,00 PCPR (Tab. 2.2). Incluso usando todos los índices juntos, el PCPR fue solo del 75,98% (Tab. 2.2).

TABLA 2.2. Resumen de matrices de confusión de los diferentes análisis discriminantes que muestran el PCPR global (porcentaje de reclasificación posterior correcta)			
	LDA	QDA	WRF
Todos los (4) bg-PCs	78,17%	79,91%	89,96%
3 bg-PCs	69,43%	72,49%	85,59%
Todos los (3) índices	50,22%	60,26%	75,98%
bg-PC1	56,33%	57,64%	74,67%
RGA	50,66%	50,66%	62,01%
AI	46,72%	53,28%	65,07%
Ángulo α	51,09%	47,16%	50,66%

Es interesante notar que el modelo con los valores del bg-PCA tuvo una excelente reclasificación (mayor PCPR y menor % de error) en las categorías hipercarnívoras y piscívoras, una buena reclasificación (mayor PCPR y % de error promedio) en los mesocarnívoros y generalistas, mientras que tuvo una mala reclasificación (PCPR bajo y % de error promedio) en la categoría de herbívoros (Apéndice 2.3). De lo contrario, los modelos con índices morfométricos tendieron a reclasificar las diferentes categorías de dieta con mayor % de error (independientemente del valor de PCPR) que el modelo con bg-PCs (Apéndice 2.3). Además, los índices tienden a tener un sesgo hacia los hipercarnívoros, ya que suele ser la categoría con el PCPR más alto y el % de error más bajo (Apéndice 2.3).

Cuando se subdivide el conjunto de datos y se analiza solo los Canidae, los resultados no cambiaron sustancialmente. Los valores del bg-PCA reclasificaron aún mejor la dieta de las especies que los índices morfométricos (Tab. 2.3 y Apéndice 2.4). La función discriminante obtenida con los valores del bg-PCA tuvo un PCPR de 92,31%, mientras que la obtenida con los índices morfométricos el PCPR no superó el 68,00% (Tab. 2.3).

TABLA 2.3. Resumen de matrices de confusión de los diferentes análisis discriminantes en Canidae que muestran el PCPR global (porcentaje de reclasificación posterior correcta)			
	LDA	QDA	WRF
Todos los (2) bg-PCs	90,38%	90,38%	92,31%
Todos los (3) índices	71,15%	65,38%	69,23%
bg-PC1	86,54%	84,62%	75,00%
RGA	50,00%	65,38%	61,54%
AI	57,69%	57,69%	67,31%
Ángulo α	36,54%	32,69%	42,31%

Finalmente, en la prueba de variación intraespecífica, se observó que al usar el valor promedio de RGA, las categorías de dieta se separan más claramente que al usar todos los valores de cada espécimen. Utilizando los valores medios, en este ejemplo, las dietas podrían clasificarse con una serie de reglas lógicas: un taxón puede considerarse hipercarnívoro

cuando el índice RGA es inferior a 0,45; mesocarnívoro cuando el índice RGA varía desde 0,46 hasta al menos 0,47; generalista cuando el índice RGA varía de 0,60 (quizás más bajo) a 0,68; e insectívoros cuando el índice RGA es mayor que 1 (Tab. 2.4). Sin embargo, cuando el índice está entre 0,48 y 0,59, la clasificación es ambigua y el taxón puede ser generalista o mesocarnívoro.

TABLA 2.4. Clasificación de dieta basada en los límites del RGA promediados por especie			
Especie	RGA	Dieta	Clasificación basada en los límites establecidos por el RGA
<i>Cuon alpinus</i>	0,396	Hipercarnívoro	Hipercarnívoro
<i>Lycaon pictus</i>	0,427	Hipercarnívoro	
<i>Canis lupus</i>	0,440	Hipercarnívoro	
<i>Speothos venaticus</i>	0,447	Hipercarnívoro	
<i>Canis latrans</i>	0,468	Mesocarnívoro	Mesocarnívoro
<i>Vulpes lagopus</i>	0,472	Mesocarnívoro	
<i>Cerdocyon thous</i>	0,483	Generalista	Generalista / Mesocarnívoro
<i>Lycalopex culpeus</i>	0,501	Mesocarnívoro	
<i>Chrysocyon brachyurus</i>	0,510	Generalista	
<i>Vulpes vulpes</i>	0,537	Mesocarnívoro	
<i>Lycalopex gymnocercus</i>	0,540	Generalista	
<i>Canis aureus</i>	0,570	Mesocarnívoro	
<i>Lycalopex griseus</i>	0,573	Generalista	
<i>Vulpes zerda</i>	0,596	Generalista	Generalista
<i>Urocyon cinereoargenteus</i>	0,630	Generalista	
<i>Lycalopex vetus</i>	0,676	Generalista	
<i>Otocyon megalotis</i>	1,092	Insectívoro	Insectívoro

Por otro lado, si se considera la variación intraespecífica, la zona de superposición es mucho mayor. Si el valor de RGA es inferior a 0,40, el taxón es hipercarnívoro; entre 0,40 y 0,42, puede ser hipercarnívoro o mesocarnívoro; entre 0,43 y 0,48, puede ser hipercarnívoro, mesocarnívoro u generalista; entre 0,48 y 0,69, puede ser mesocarnívoro u generalista; y más grande que 1, es insectívoro (Tab. 2.5).

TABLA 2.5. Clasificación de dieta basada en los límites del RGA sin promediar

Especie	RGA	Dieta	Clasificación basada en los límites establecidos por el RGA
<i>Cuon alpinus</i> (max)	0,38315075	Hipercarnívoro	Hipercarnívoro
<i>Speothos venaticus</i> (max)	0,38899377	Hipercarnívoro	
<i>Canis lupus</i> (max)	0,39954606	Hipercarnívoro	
<i>Vulpes lagopus</i> (max)	0,40203548	Mesocarnívoro	Hipercarnívoro / Mesocarnívoro
<i>Lycaon pictus</i> (max)	0,41193274	Hipercarnívoro	
<i>Lycalopex culpeus</i> (max)	0,41656346	Mesocarnívoro	
<i>Cuon alpinus</i> (min)	0,42707933	Hipercarnívoro	
<i>Lycalopex gymnocercus</i> (max)	0,43352668	Generalista	Hipercarnívoro / Mesocarnívoro / Generalista
<i>Canis latrans</i> (max)	0,43876609	Mesocarnívoro	
<i>Lycaon pictus</i> (min)	0,4401231	Hipercarnívoro	
<i>Chrysocyon brachyurus</i> (max)	0,47260203	Generalista	
<i>Canis lupus</i> (min)	0,47866607	Hipercarnívoro	
<i>Canis aureus</i> (max)	0,48129375	Mesocarnívoro	
<i>Vulpes vulpes</i> (max)	0,48323788	Mesocarnívoro	
<i>Speothos venaticus</i> (min)	0,48422978	Hipercarnívoro	
<i>Canis latrans</i> (min)	0,48460054	Mesocarnívoro	Generalista / Mesocarnívoro
<i>Lycalopex griseus</i> (max)	0,50013523	Generalista	
<i>Cerdocyon thous</i> (max)	0,50764504	Generalista	
<i>Vulpes lagopus</i> (min)	0,53516599	Mesocarnívoro	
<i>Urocyon cinereoargenteus</i> (max)	0,53516937	Generalista	
<i>Lycalopex culpeus</i> (min)	0,55065397	Mesocarnívoro	
<i>Chrysocyon brachyurus</i> (min)	0,55356594	Generalista	
<i>Vulpes vulpes</i> (min)	0,56869599	Mesocarnívoro	
<i>Vulpes zerda</i> (max)	0,59363335	Generalista	
<i>Vulpes zerda</i> (min)	0,5982215	Generalista	
<i>Lycalopex griseus</i> (min)	0,62284374	Generalista	Generalista / Mesocarnívoro
<i>Lycalopex gymnocercus</i> (min)	0,62465886	Generalista	
<i>Cerdocyon thous</i> (min)	0,65690314	Generalista	
<i>Lycalopex vetus</i> (max)	0,66255223	Generalista	
<i>Lycalopex vetus</i> (min)	0,69023133	Generalista	
<i>Urocyon cinereoargenteus</i> (min)	0,69226584	Generalista	
<i>Canis aureus</i> (min)	0,69539824	Mesocarnívoro	
<i>Otocyon megalotis</i> (max)	1,05831893	Insectívoro	
<i>Otocyon megalotis</i> (min)	1,12532476	Insectívoro	

2.4. DISCUSIÓN

Debido a la dureza de los tejidos dentales, los dientes son las partes del cuerpo de los mamíferos con mayor probabilidad de conservarse en el registro fósil y, en consecuencia, los elementos más frecuentemente encontrados y estudiados (Carlson, 1989; Benton y Harper, 2009; Ungar, 2010). Combinado con la importancia de los dientes en la adquisición y

procesamiento de alimentos, esto hace que la morfología dental sea una fuente importante de información para comprender e inferir los hábitos ecológicos de las especies fósiles (*e.g.*, Van Valen, 1969; Kay, 1975; Marshall, 1978; Van Valkenburgh, 1989; Prevosti *et al.*, 2013; Solé y Ladevèze, 2017; Tarquini *et al.*, 2020). Teniendo esto en cuenta y dado que se han realizado diferentes inferencias de dieta para una misma especie en la literatura, es necesario realizar estudios que incluyan diversos *proxies* (*e.g.*, Soibelzon *et al.*, 2014; Pineda-Munoz *et al.*, 2017) o para comparar el alcance de diferentes *proxies*. Los resultados aquí presentados indican que la morfometría geométrica 3D es una herramienta poderosa para estudiar la morfología molar y es mejor que la morfometría tradicional a la hora de predecir los hábitos alimentarios. La función discriminante obtenida (independientemente del método de clasificación elegido) muestra un poder predictivo mayor que el obtenido a partir de los índices (Tabs. 2.2 y 2.3). Dado que el PCPR tiende a aumentar al agregar variables explicativas, se realizaron los métodos de clasificación con el primer bg-PC para comparar con índices aislados y con los primeros tres bg-PCs para comparar contra los tres índices combinados. Todas las comparaciones mostraron que los datos morfométricos geométricos son mejores para clasificar las dietas que los índices morfométricos clásicos (Tabs. 2.2 y 2.3). Aunque el bg-PC1 explicó más variación de forma que cualquiera de los índices, la variación dentro de este primer eje podría explicarse parcialmente usando los índices (*i.e.*, las especies en el extremo positivo del bg-PC1 tienen un molar con la paracristida paralela al eje mesiodistal y el talónido está reducido o ausente; Tarquini *et al.*, 2020).

Cabe destacar que el bg-PCA, basado en datos geométricos, proporcionó una separación difusa entre las categorías de dietas, con diferentes grados de superposición entre ellas. Sin embargo, como se comentó en un trabajo anterior (Tarquini *et al.*, 2020), esto podría estar relacionado en parte con la definición intrínseca de dietas y la desventaja de la discretización de una variable continua como la dieta en clases, cuyos límites elegidos son cuestionable (Van Valkenburgh, 1989; Van Valkenburgh y Koepfli, 1993; Prevosti *et al.*, 2012b; Echarri *et al.*, 2017). Es por eso que este problema no está intrínsecamente relacionado con la morfometría geométrica. En estudios que incluyen un muestreo taxonómico amplio (varias especies en todos los Carnívoros), parece difícil elegir un valor único de RGA (o índice equivalente) para separar cada categoría de dieta (Van Valkenburgh, 1989; Friscia *et al.*, 2007; Zimicz, 2012; Prevosti *et al.*, 2013). Algunos autores han optado por utilizar varios índices para definir morfoespacios que separan mejor las categorías (Van Valkenburgh, 1989; Friscia *et al.*, 2007), aunque estos índices tienen valores de correlación elevados entre ellos (como también se calculó aquí). Esto se debe al hecho de que los índices se calculan con puntos anatómicos o *landmarks* en común. Este problema se evita fácilmente con morfometría geométrica porque evita cualquier sobrerrepresentación de datos al trabajar directamente con las coordenadas de los landmarks.

Como se mencionó en la introducción, para mejorar la precisión de las inferencias de dieta a partir de la morfología dental es necesario tener en cuenta el marco filogenético

(Tarquini *et al.*, 2020). Esta es la razón por la que se restringió el conjunto de datos a un clado menos inclusivo, los Canidae (Tab. 2.3 y Apéndice 2.4). Aunque existen diferencias en el desempeño de los índices al compararlos entre sí (*e.g.*, RF y LDA indicaron que el AI es el mejor estimador de dieta, mientras que QDA indicó que el RGA es el mejor), todos los análisis discriminantes coincidieron que los valores del bg-PCA reclasificaba mejor la dieta de las especies. Al examinar dónde estaban las diferencias en la reclasificación, la matriz de confusión mostró que, cualquiera que sea el método de clasificación, los índices morfométricos tuvieron dificultades principalmente para discernir correctamente a los hipercarnívoros de los mesocarnívoros. Van Valkenburgh (1991) señaló que aunque los molares de cánidos hipercarnívoros (*Canis lupus*, *Cuon alpinus*, *Lycaon pictus* y *Speothos venaticus*) son especializados, no alcanzan la condición extrema felina que se observa en los felinos y en menor grado en hiénidos. Por esta razón, cuando se calcularon los índices, los hipercarnívoros y mesocarnívoros se superpusieron y se reclasificaron erróneamente (Tab. 2.6). Este problema no fue mencionado por autores anteriores que trabajaron con el promedio de los índices (ver más abajo).

Al revisar trabajos anteriores, también se advirtió que otro criterio que difiere en las metodologías es el uso del valor promedio del índice por especie versus el uso de la variación observada (*i.e.*, incluyendo el valor de cada espécimen por separado). En este trabajo, se consideraron todos los especímenes individualmente para tener en cuenta adecuadamente la variación morfológica intraespecífica. Goin *et al.* (1992) calcularon una serie de estadísticas básicas (como media, varianza, desviación estándar, etc.) para evaluar la variación morfológica intraespecífica en los molares de didelfidos. Mientras que en la mayoría de los demás trabajos (*e.g.*, Van Valkenburgh, 1989; Prevosti *et al.*, 2013), los autores solo utilizaron el valor promedio, sin especificar exactamente cuántos especímenes se midieron para cada especie. Para comparar criterios, se analizaron los índices calculados a partir de los landmarks y otros a partir de medidas inéditas tomadas con calibre (Prevosti, 2006) y se descubrió que, si se consideran los valores máximos y mínimos de cada especie, aumentan los rangos de superposición entre las categorías de dieta utilizadas (Tabs. 2.4 y 2.5). De hecho, es posible que el uso de una estadística de tendencia central minimice la superposición real que existe entre las categorías. Sin embargo, este problema persiste cuando hay pocos especímenes por especie (lo que suele ser el caso de los taxones fósiles), ya que es probable que el valor promedio de los especímenes examinados no sea representativo del valor promedio real para la especie, que a su vez probablemente dé lugar a malas interpretaciones en la ecología de las especies fósiles analizadas.

TABLA 2.6. Resumen de la clasificación de dieta obtenida del análisis de bosques aleatorios ponderados dentro de canidos hipercarnívoros y mesocarnívoros

Número de colección	Especie	Dieta	Todos los (3) índices	Todos los (2) bg-PCs
MLP-MA 1035	<i>Canis aureus</i>	Mesocarnívoro	Generalista	Mesocarnívoro
MACN-MA 25123	<i>Canis latrans</i>	Mesocarnívoro	Hipercarnívoro	Mesocarnívoro
MLP-PV S/N	<i>Canis latrans</i>	Mesocarnívoro	Generalista	Mesocarnívoro
MLP-MA 1027	<i>Canis latrans</i>	Mesocarnívoro	Mesocarnívoro	Mesocarnívoro
MACN-MA 23.15	<i>Canis lupus</i>	Hipercarnívoro	Mesocarnívoro	Hipercarnívoro
MACN-MA 4256	<i>Canis lupus</i>	Hipercarnívoro	Mesocarnívoro	Mesocarnívoro
MLP-MA 30	<i>Canis lupus</i>	Hipercarnívoro	Mesocarnívoro	Hipercarnívoro
AMNH(M) S/N	<i>Cuon alpinus</i>	Hipercarnívoro	Hipercarnívoro	Hipercarnívoro
MACN-MA 15109	<i>Lycalopex culpeus</i>	Mesocarnívoro	Mesocarnívoro	Mesocarnívoro
MACN-MA 20813	<i>Lycalopex culpeus</i>	Mesocarnívoro	Mesocarnívoro	Mesocarnívoro
MACN-MA 23719	<i>Lycalopex culpeus</i>	Mesocarnívoro	Mesocarnívoro	Mesocarnívoro
MACN-MA 23915	<i>Lycalopex culpeus</i>	Mesocarnívoro	Mesocarnívoro	Mesocarnívoro
MACN-MA 31.59	<i>Lycalopex culpeus</i>	Mesocarnívoro	Mesocarnívoro	Mesocarnívoro
MACN-MA 38.39	<i>Lycalopex culpeus</i>	Mesocarnívoro	Hipercarnívoro	Mesocarnívoro
AMNH(M) S/N	<i>Lycaon pictus</i>	Hipercarnívoro	Mesocarnívoro	Hipercarnívoro
MACN-MA 38249	<i>Lycaon pictus</i>	Hipercarnívoro	Mesocarnívoro	Hipercarnívoro
AMNH(M) S/N	<i>Speothos venaticus</i>	Hipercarnívoro	Hipercarnívoro	Hipercarnívoro
MACN-MA 16510	<i>Speothos venaticus</i>	Hipercarnívoro	Mesocarnívoro	Hipercarnívoro
MACN-MA 50.67	<i>Speothos venaticus</i>	Hipercarnívoro	Mesocarnívoro	Hipercarnívoro
MACN-MA 35203	<i>Vulpes lagopus</i>	Mesocarnívoro	Mesocarnívoro	Hipercarnívoro
MACN-MA 4.1	<i>Vulpes lagopus</i>	Mesocarnívoro	Hipercarnívoro	Mesocarnívoro
MACN-MA 25149	<i>Vulpes vulpes</i>	Mesocarnívoro	Mesocarnívoro	Generalista
MLP-MA 744	<i>Vulpes vulpes</i>	Mesocarnívoro	Generalista	Mesocarnívoro
MLP-PV S/N	<i>Vulpes vulpes</i>	Mesocarnívoro	Hipercarnívoro	Mesocarnívoro

2.5. CONCLUSIONES

Este trabajo evaluó cuantitativamente el poder de diferentes *proxies* para describir la morfología molar de los mamíferos carnívoros existentes y cómo se relaciona con la dieta. Los resultados demostraron que la morfometría geométrica 3D es mejor que la morfometría tradicional para predecir los hábitos de alimentación, ya que el uso de landmarks proporciona más información que trabajar con medidas aisladas o ángulos de dientes. Además, se discutió la importancia de considerar la variación intraespecífica. Como el propósito final de estos

análisis es inferir características ecológicas en fósiles, se pueden evitar interpretaciones erróneas en la ecología de los especímenes fósiles cuando se considera la variación de los organismos existentes.

Una mejor comprensión de la metodología utilizada para inferir dietas en fósiles permitiría una mejor comprensión de la ecología de estos animales. Tener clasificaciones más precisas sobre los diferentes rasgos ecológicos de los mamíferos carnívoros sudamericanos nos permitiría probar la hipótesis de extinción de algunos gremios de carnívoros con mayor certeza.

2.6. REFERENCIAS

- Adams, D.C., Rohlf, F.J. Slice, D.E. 2004. Geometric morphometrics: ten years of progress following the 'revolution'. *Italian Journal of Zoology* 71: 5–16.
- Álvarez, A. Perez, S.I. 2013. Two- versus three-dimensional morphometric approaches in macroevolution: insight from the mandible of Caviomorph Rodents. *Evolutionary Biology* 40: 150–157.
- Asahara, M., Saito, K., Kishida, T., Takahashi, K. Bessho, K. 2016. Unique pattern of dietary adaptation in the dentition of Carnivora: its advantage and developmental origin. *Proceedings of the Royal Society B* 283: 20160375.
- Benton, M.J. Harper, D.A.T. 2009. *Introduction to paleobiology and the fossil record*. Wiley-Blackwell, Chichester, 609 p.
- Berta, A. 1989. Quaternary evolution and biogeography of the large South American Canidae (Mammalia: Carnivora). *University of California Publication Geological Sciences* 132: 1–149.
- Bookstein, F.L. 1991. *Morphometric tools for landmark data: Geometry and Biology*. Cambridge University Press, New York, 357 p.
- Boyer, D.M. 2008. Relief index of second mandibular molars is a correlate of diet among prosimian primates and other euarchontan mammals. *Journal of Human Evolution* 55: 1118–1137.
- Breiman, L. 2001. Random Forest. *Machine Learning* 45: 5–32.
- Bunn, J.M., Boyer, D.M., Lipman, St. Clair, E.M., Jernvall, J. Daubechies, I. 2011. Comparing Dirichlet normal surface energy of tooth crowns, a new technique of molar shape quantification for dietary inference, with previous methods in isolation and in combination. *American Journal of Physical Anthropology* 145:247–261.
- Butler, P.M. 1946. The evolution of carnassial dentitions in the Mammalia. *Proceedings of the Zoological Society of London* 116: 198–220.
- Carlson, S.J. 1989. Vertebrate dental structures. En: J.G. Carter (Ed.), *Skeletal biomineralization: patterns, processes and evolutionary trends*. American Geophysical Union, Washington D.C., p. 235–260.
- Caumul, R. Polly, P.D. 2005. Phylogenetic and environmental components of morphological variation: skull, mandible, and molar shape in marmots (*Marmota*, Rodentia). *Evolution* 59:2460–2472.
- Chemisquy, M.A., Prevosti, F.J., Martin, G. Flores, D.A. 2015. Evolution of molar shape in didelphid marsupials (Marsupialia: Didelphidae): Analysis of the influence of ecological factors and phylogenetic legacy. *Zoological Journal of the Linnean Society* 173: 217–235.

- Chen, C., Liaw, A. Breiman, L. 2004. *Using random forest to learn imbalanced data*. University of California, Berkeley. World Wide Web: <https://statistics.berkeley.edu/tech-reports/666>
- Collins, K.S. Gazley, M.F. 2017. Does my posterior look big in this? The effect of photographic distortion on morphometric analyses. *Paleobiology* 43: 508–520.
- Cooke, S.B. 2011. Paleodiet of extinct platyrrhines with emphasis on the Caribbean forms: three-dimensional geometric morphometrics of mandibular second molars. *The Anatomical Record: Advances in Integrative Anatomy and Evolutionary Biology* 294: 2073–2091.
- Cope, E.D. 1879. The origin of the specialized teeth of the Carnivora. *The American Naturalist* 13: 171–173.
- Croft, D.A., Su, D.F. Simpson, S.W. 2018a. Methods in paleoecology: reconstructing Cenozoic terrestrial environments and ecological communities. Springer, Cham, 417 p.
- Croft, D.A., Engelman, R.K., Dolgushina, T. Wesley, G. 2018b. Diversity and disparity of sparassodonts (Metatheria) reveal non-analogue nature of ancient South American mammalian carnivore guilds. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 285: 20172012.
- Crusafont-Pairó, M. Truyols-Santonja, J. 1953. Un ensayo goniométrico sobre la carnífera inferior de los Fisípedos. *Estudios Geológicos* 18: 225–256.
- Crusafont-Pairó, M. Truyols-Santonja, J. 1956. A biometric study of the evolution of fissiped carnivores. *Evolution* 10: 314–332.
- Dalerum, F. Angerbjörn, A. 2005. Resolving temporal variation in vertebrate diets using naturally occurring stable isotopes. *Oecologia* 144: 647–658.
- Davis, M. Pineda Munoz, S. 2016. The temporal scale of diet and dietary proxies. *Ecology and Evolution* 6: 1883–1897.
- Dixon, S.J. Brereton, R.G. 2009. Comparison of performance of five common classifiers represented as boundary methods: Euclidean distance to centroids, Linear Discriminant Analysis, Quadratic Discriminant Analysis, learning vector quantization, and support vector machines, as dependent on data structure. *Chemometrics and Intelligent Laboratory Systems* 95: 1–17.
- Echarri, S., Ercoli, M.D., Chemisquy, M.A., Turazzini, G. Prevosti, F.J. 2017. Mandible morphology and diet of the South American extinct metatherian predators (Mammalia, Metatheria, Sparassodonta). *Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh* 106: 277–288.
- Evans, A.R. 2013. Shape descriptors as ecometrics in dental ecology. *Hystrix* 24: 133–140.
- Evans, A.R., Fortelius, M., Jernvall, J. Eronen, J.T. 2005. Dental ecomorphology of extant European carnivorans. En: E. Żądzińska (Ed.), *Current trends in dental morphology research: 13th International symposium on dental morphology*. University of Łódź Press, Łódź, p. 223–232.
- Evans, A.R., Wilson, G.P., Fortelius, M. Jernvall, J. 2007. Highlevel similarity of dentitions in carnivorans and rodents. *Nature* 445: 78–81.
- Fabre, A.-C., Cornette, R., Huyghe, K., Andrade, D.V. Herrel, A. 2014. Linear versus geometric morphometric approaches for the analysis of head shape dimorphism in lizards. *Journal of Morphology* 275: 1016–1026.
- Frischia, A.R., Van Valkenburgh, B. Biknevicius, A.R. 2007. An ecomorphological analysis of extant small carnivorans. *Journal of Zoology* 272: 82–100.

- Goin, F.J. de los Reyes, M. 2011. Contribución al conocimiento de los representantes extintos de *Lutreolina* Thomas, 1910 (Mammalia, Marsupialia, Didelphidae). *Historia Natural Tercera Serie* 1: 15–25.
- Goin, F.J., Velázquez, C. Scaglia, O. 1992. Orientación de las crestas cortantes en el molar tribosfénico. Sus implicancias funcionales en didelfoideos (Marsupialia) fósiles y vivientes. *Revista del Museo de La Plata (Nueva Serie)* 9: 183–198.
- Gómez Cano, A.R., Hernández Fernández, M. Álvarez-Sierra, M.Á. 2013. Dietary ecology of Murinae (Muridae, Rodentia): a geometric morphometric approach. *PLoS ONE* 8: e79080.
- Goodall, C. 1991. Procrustes methods in the statistical analysis of shape. *Journal of the Royal Statistical Society, Series B (Methodological)* 53: 285–339.
- Harper, T., Parras, A. Rougier, G.W. 2018. *Reigitherium* (Meridiolestida, Mesungulatoidea) an enigmatic Late Cretaceous mammal from Patagonia, Argentina: morphology, affinities, and dental evolution. *Journal of Mammalian Evolution*. doi: 10.1007/s10914-018-9437-x
- Hogue, A.S. Zia Shakeri, S. 2010. Molar crests and body mass as dietary indicators in marsupials. *Australian Journal of Zoology* 58: 56–68.
- Kay, R.F. 1975. The functional adaptations of primate molar teeth. *American Journal of Physical Anthropology* 43: 195–216.
- Kemsley, E.K. 1996. Discriminant analysis of high-dimensional data: a comparison of principal components analysis and partial least squares data reduction methods. *Chemometrics and Intelligent Laboratory Systems* 33: 47–61.
- Kissling, W.D., Dalby, L., Fløjgaard, C., Lenoir, J., Sandel, B., Sandom, C., Trøjelsgaard, K. Svenning, J.C. 2014. Establishing macroecological trait datasets: digitalization, extrapolation, and validation of diet preferences in terrestrial mammals worldwide. *Ecology and Evolution* 4: 2913–2930.
- Klingenberg, C.P. 2011. MorphoJ: an integrated software package for Geometric Morphometrics. *Molecular Ecology Resources* 11: 353–357.
- Klingenberg, C.P. Monteiro, L.R. 2005. Distances and directions in multidimensional shape spaces: implications for morphometric applications. *Systematic Biology* 54: 678–688.
- Kovarovic, K., Aiello, L.C., Cardini, A. Lockwood, C.A. 2011. Discriminant function analyses in archaeology: Are classification rates too good to be true? *Journal of Archaeological Science* 38: 3006–3018.
- Lallensack, J.N., van Heteren, A.H. Wings, O. 2016. Geometric morphometric analysis of intratrackway variability: a case study on theropod and ornithopod dinosaur trackways from Münchehagen (Lower Cretaceous, Germany). *PeerJ* 4: e2059.
- Lele, S.R. y Richtsmeier, J.T. 2001. *An Invariant Approach to Statistical Analysis of Shapes*. Chapman & Hall/CRC, Florida.
- Liaw, A. Wiener, M. 2002. Classification and regression by randomForest. *R News* 2: 18–22.
- Lund, P.W. 1839. Coup-d'oeil sur les espèces éteintes de Mammifères du Brésil; extrait de quelques mémoires présentés à l'Académie royal des Sciences de Copenhague. *Annales Des Sciences Naturelles, Zoologie* 11: 214–234.
- Luo, Z.X. 2007. Transformation and diversification in early mammal evolution. *Nature* 450: 1011–1019.
- Magnus, L.Z. Cáceres, N. 2017. Phylogeny explains better than ecology or body size the variation of the first lower molar in didelphid marsupials. *Mammalia* 81: 119–133.

- Maroco, J., Silva, D., Rodrigues, A., Guerreiro, M., Santana, I. de Mendonça, A. 2011. Data mining methods in the prediction of Dementia: a real-data comparison of the accuracy, sensitivity and specificity of Análisis Discriminante Lineal, logistic regression, neural networks, support vector machines, classification trees and random forests. *BMC Research Notes* 4: 299.
- Marshall, L.G. 1978. *Evolution of the Borhyaenidae, extinct South American predaceous marsupials*. University of California Press, Berkeley and Los Angeles, 89 p.
- Meloro, C. Raia, P. 2010. Cats and dogs down the tree: the tempo and mode of evolution in the lower carnassial of fossil and living Carnivora. *Evolutionary Biology* 37: 177–186.
- Meloro, C., Raia, P., Piras, P., Barbera, C. O'Higgins, P. 2008. The shape of the mandibular corpus in large fissiped carnivores: allometry, function and phylogeny. *Zoological Journal of the Linnean Society* 154: 832–845.
- Mitteroecker, P. Gunz, P. 2009. Advances in geometric morphometrics. *Evolutionary Biology* 36: 235–247.
- Mitteroecker, P. Bookstein, F. 2011. Linear discrimination, ordination, and the visualization of selection gradients in modern morphometrics. *Evolutionary Biology* 38: 100–114.
- Pascual, R. Jaureguizar, E.O. 1990. Evolving climates and mammal faunas in Cenozoic South America. *Journal of Human Evolution* 19: 23–60.
- Perez, I.S., Bernal, V. y Gonzalez, P.N. 2006. Differences between sliding semi-landmark methods in geometric morphometrics, with an application to human craniofacial and dental variation. *Journal of Anatomy* 208: 769–784.
- Pineda-Munoz, S., Lazagabaster, I.A., Alroy, J. Evans, A.R. 2017. Inferring diet from dental morphology in terrestrial mammals. *Methods in Ecology and Evolution* 8: 481–491.
- Piras, P., Maiorino, L., Raia, P., Marcolini, F., Salvi, D., Vignoli, L. Kotsakis, T. 2010. Functional and phylogenetic constraints in Rhinocerotinae craniodental morphology. *Evolutionary Ecology Research* 12: 897–928.
- Popowics, T.E. 2003. Postcanine dental form in the Mustelidae and Viverridae (Carnivora: Mammalia). *Journal of Morphology* 256: 322–341.
- Prevosti, F.J. 2006. [Grandes cánidos (Carnivora, Canidae) del Cuaternario de la República Argentina: sistemática, filogenia, bioestratigrafía y paleoecología. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de La Plata, 501 p. Sin publicar].
- Prevosti, F.J. Forasiepi, A.M. 2018. Evolution of South American mammalian predators during the Cenozoic: paleobiogeographic and paleoenvironmental contingencies. Springer International Publishing, Cham, 358 p.
- Prevosti, F.J., Forasiepi, A. Zimicz, N. 2013. The evolution of the Cenozoic terrestrial mammalian predator guild in South America: competition or replacement? *Journal of Mammalian Evolution* 20: 3–21.
- Prevosti, F.J., Turazzini, G.F., Ercoli, M.D. Hingst-Zaher, E. 2012a. Mandible shape in marsupial and placental carnivorous mammals: a morphological comparative study using geometric morphometrics. *Zoological Journal of the Linnean Society* 164: 836–855.
- Prevosti, F.J., Forasiepi, A.M., Ercoli, M.D. Turazzini, G.F. 2012b. Paleocology of the mammalian carnivores (Metatheria, Sparassodonta) of the Santa Cruz Formation (late Early Miocene). En: S.F. Vizcaíno, R.F. Kay M.S. Bargo (Eds.), *Early Miocene paleobiology in Patagonia: High-latitude paleocommunities of the Santa Cruz formation*. Cambridge University Press, Cambridge, p. 173–193.

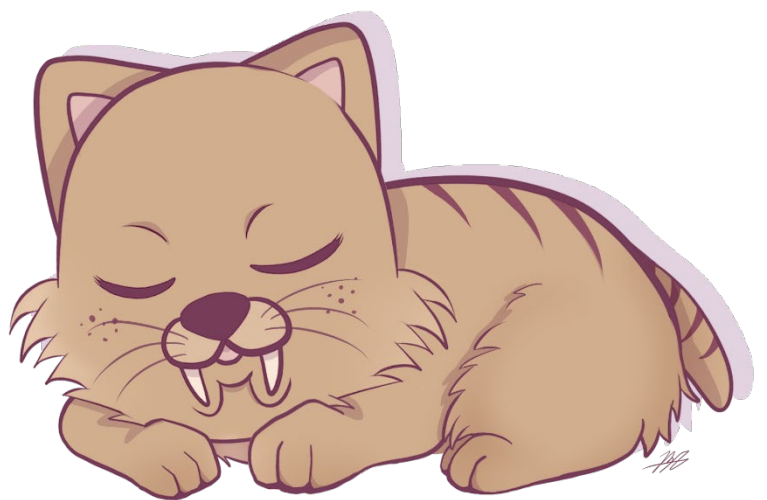
- Price, S.A., Hopkins, S.S.B., Smith, K.K. Roth, V.L. 2012. Tempo of trophic evolution and its impact on mammalian diversification. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 109: 7008–7012.
- R Core Team. 2018. *R: a language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. World Wide Web: <http://www.R-project.org>
- Reddy, D., Kim, J. y Raam, R. 2006. Resample.exe. <http://life.bio.sunysb.edu/morph/soft-utility.html>.
- Reig, O.A., Kirsch, J.A.W. Marshall, L.G. 1987. Systematic relationships of the living and neocenoic American 'opossum-like' marsupials (suborder Didelphimorphia), with comments on the classification of these and the Cretaceous and Paleogene New World and European Metatherians. En: M. Archer (Ed.), *Possums and opossums: studies in evolution*. Surrey Beatty & Son and the Royal Zoological Society of New South Wales, Sydney, p. 1–89.
- Rohlf, F.J. 1999. Shape Statistics: Procrustes Superimpositions and Tangent Spaces. *Journal of Classification* 16: 197–223.
- Rohlf, F.J. Marcus, L.F. 1993. A revolution in morphometrics. *Trends in Ecology and Evolution* 8: 129–132.
- Ryder, J.A. 1878. On the mechanical genesis of tooth-forms. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 30: 45–80.
- Schmieder, D.A., Benítez, H.A., Borrissov, I.M. Fruciano, C. 2015. Bat species comparisons based on external morphology: a test of traditional versus geometric morphometric approaches. *PLoS ONE* 10: e0127043.
- Seetah, T.K., Cardini, A. Miracle, P.T. 2012. Can morphospace shed light on cave bear spatial-temporal variation? Population dynamics of *Ursus spelaeus* from Romualdova pećina and Vindija, (Croatia). *Journal of Archaeological Science* 39: 500–510.
- Sheets, H.D., Covino, K.M., Panasiewicz, J.M. Morris, S.R. 2006. Comparison of geometric morphometric outline methods in the discrimination of age-related differences in feather shape. *Frontiers in Zoology* 3: 15.
- Singleton, M., Rosenberger, A.L., Robinson, C. O'Neill, R. 2011. Allometric and metameric shape variation in *Pan* mandibular molars: a digital morphometric analysis. *The Anatomical Record: Advances in Integrative Anatomy and Evolutionary Biology* 294: 322–334.
- Slice, D.E. 2007. Geometric morphometrics. *Annual Review of Anthropology* 36: 261–281.
- Smits, P.D. Evans, A.R. 2012. Functional constraints on tooth morphology in carnivorous mammals. *BMC Evolutionary Biology* 12: 146.
- Soibelzon, L.H., Grinspan, G.A., Bocherens, H., Acosta, W.G., Jones, W., Blanco, E.R. Prevosti, F. 2014. South American giant short-faced bear (*Arctotherium angustidens*) diet: evidence from pathology, morphology, stable isotopes, and biomechanics. *Journal of Paleontology* 88: 1240–1250.
- Solé, F. Ladevèze, S. 2017. Evolution of the hypercarnivorous dentition in mammals (Metatheria, Eutheria) and its bearing on the development of tribosphenic molars. *Evolution and Development* 19: 56–68.
- Strait, S.G. 1993a. Differences in occlusal morphology and molar size in frugivores and faunivores. *Journal of Human Evolution* 25: 471–484.
- Strait, S.G. 1993b. Molar morphology and food texture among small-bodied insectivorous mammals. *Journal of Mammalogy* 74: 391–402.

- Tarquini, S.D., Chemisquy, M.A. Prevosti, F.J. 2020. Evolution of the carnassial in living mammalian carnivores (Carnivora, Didelphimorphia, Dasyuromorphia): diet, phylogeny, and allometry. *Journal of Mammalian Evolution* 27: 95–109. doi:10.1007/s10914-018-9448-7
- Ungar, P.S. 2010. *Mammal teeth: origin, evolution, and diversity*. The Johns Hopkins University Press, Baltimore, 304 p.
- Ungar, P.S. M'Kirera, F. 2003. A solution to the worn tooth conundrum in primate functional anatomy. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 100: 3874–3877.
- Van Valen, L. 1969. Evolution of dental growth and adaptation in mammalian carnivores. *Evolution* 23: 96–117.
- Van Valkenburgh, B. 1989. Carnivore dental adaptations and diet: a study of trophic diversity within guilds. En: J.L. Gittleman (Ed.), *Carnivore behavior, ecology, and evolution*. Vol. 1. Springer US, New York, p. 410–436.
- Van Valkenburgh, B. 1991. Iterative evolution of hypercarnivory in canids (Mammalia: Carnivora): evolutionary interactions among sympatric predators. *Paleobiology* 17: 340–362.
- Van Valkenburgh, B. Koepfli, K.-P. 1993. Cranial and dental adaptations to predation in canids. *Symposia of the Zoological Society of London* 65: 15–37.
- Van Valkenburgh, B., Wang, X. Damuth, J. 2004. Cope's Rule, Hypercarnivory, and extinction in North American canids. *Science* 306: 101–104.
- Venables, W.N. Ripley, B.D. 2002. *Modern applied statistics with S, 4th ed.* Springer, New York, 450 p.
- Vizcaíno, S.F., Bargo, M.S. Cassini, G.H. 2006. Dental occlusal surface area in relation to body mass, food habits and other biologic features in fossil Xenarthrans. *Ameghiniana* 43: 11–26.
- Vizcaíno, S.F., Bargo, M.S., Cassini, G.H. Toledo, N. 2016. *Forma y función en paleobiología de vertebrados*. EDULP, La Plata, 268 p.
- Wesley-Hunt, G.D. 2005. The morphological diversification of carnivores in North America. *Paleobiology* 31: 35–55.
- White, J. 2009. Geometric morphometric investigation of molar shape diversity in modern lemurs and lorises. *The Anatomical Record: Advances in Integrative Anatomy and Evolutionary Biology* 292: 701–719.
- Woodburne, M.O., Rich, T.H. Springer, M.S. 2003. The evolution of tribospheny and the antiquity of mammalian clades. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 28: 360–385.
- Zelditch, M.L., Swiderski, D.L., Sheets, H.D. Fink, W.L. 2004. *Geometric morphometrics for biologists*. Elsevier Academic Press, New York and London, 437 p.
- Zhu, J. Pierskalla, W.P. 2016. Applying a weighted random forests method to extract karst sinkholes from LiDAR data. *Journal of Hydrology* 533: 343–352.
- Zimicz, A.N. 2012. [Ecomorfología de los marsupiales paleógenos de América del Sur. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de La Plata, La Plata, 424 p. Sin publicar].
- Zimicz, N. 2014a. Paleoecología de los Bonapartherioidea (Marsupialia, Polydolopimorphia, Bonapartheriiformes). *Ameghiniana* 51: 106–128.
- Zimicz, N. 2014b. Avoiding competition: the ecological history of late Cenozoic metatherian carnivores in South America. *Journal of Mammalian Evolution* 21: 383–393.

Zuccotti, L.F., Williamson, M.D., Limp, W.F. Ungar, P.S. 1998. Technical note: Modeling primate occlusal topography using geographic information systems technology. *American Journal of Physical Anthropology* 107: 137–142.

Variación de la dieta en el orden Carnivora

Capítulo 3



CAPÍTULO 3

VARIACIÓN DE LA DIETA EN EL ORDEN CARNIVORA

3.0. RESUMEN

Existen diferentes *proxies* para conocer la dieta de los mamíferos: observación directa, análisis de heces, análisis del contenido estomacal, isótopos, etc. El estudio de heces es el estudio menos invasivo y por lo tanto más utilizado para conocer la dieta de mamíferos actuales. Se realizó entonces una búsqueda bibliográfica de análisis de dieta de Carnivora basados en heces, registrándose la frecuencia de distintos ítems (*e.g.*, vertebrados, artrópodos, frutos). Se realizó un análisis de componentes principales (PCA) para evaluar la distribución de las especies y los posibles agrupamientos y una serie de Análisis de Agrupamiento jerárquicos y de K-medias. Además, se correlacionó los distintos ítems con las masas corporales de las especies. Los Carnívora poseen mayoritariamente dietas especializadas (especialmente en vertebrados). Sin embargo, se requiere cierto grado de complementación de la dieta ya que en sólo un 25,52% de las especies se observa que un ítem supera el 90% de la dieta. Las especies se distribuyen a lo largo de un continuo, lo que dificulta discretizar la dieta. La correlación de Spearman evidenció que solo el porcentaje de artrópodos está significativamente correlacionado con la masa corporal (-0,40), por lo que en general los carnívoros con mayor masa corporal consumen menos artrópodos.

3.1. INTRODUCCIÓN

Al estudiar un mamífero, uno de los primeros interrogantes que surge es ¿de qué se alimenta? Ya que comprender la dieta es un punto de partida para muchos estudios ecológicos (*e.g.*, uso de hábitat, distribución potencial, estudios de conservación). ¿Pero de qué hablamos cuando hablamos de dieta? En el caso de los animales en cautiverio, la respuesta es sencilla ya que se conoce con exactitud el tipo y la cantidad de alimento ingerido porque es proporcionado por el mismo ser humano. Sin embargo, para estudiar la dieta de animales silvestres nos debemos valer de diferentes *proxies* (aproximaciones). El *proxy* más intuitivo es la visualización de las especies mientras se alimentan, pudiéndose describir la dieta cualitativamente o cuantificándola a partir de las horas que el animal pasa alimentándose de los diferentes ítems (Davis y Pineda Munoz, 2016; Nielsen *et al.*, 2018). Pero esta no es la única manera, otros *proxies* de la dieta son la determinación de manera visual o con secuenciación de ADN del contenido estomacal-intestinal o de las heces, estudio del micro- y mesodesgaste dentario, diferentes características morfológicas, biomarcadores e isótopos estables (Davis y Pineda Munoz, 2016; Nielsen *et al.*, 2018). Cada *proxy* presenta ventajas y desventajas a la hora de discriminar diferentes ítems y la resolución de los componentes, *e.g.*, durante la observación directa se suele subestimar la cantidad de ítems pequeños como insectos mientras que por otro lado los análisis isotópicos están limitados a una poca cantidad de ítems (Nielsen *et al.*, 2018), por lo que es

esperable que distintos *proxies* den resultados distintos al analizar la dieta de los animales silvestres, sobre todo si se contabilizan una gran cantidad de recursos.

Las especies presentan variaciones además dentro de su régimen de dieta. Se ha observado que hay varias especies que modifican sus presas a lo largo de la ontogenia (Fox, 1969). A su vez, cada individuo adulto de una misma población puede presentar preferencia diferencial por los distintos ítems (Estes *et al.*, 2003). Es sabido además que las estaciones influyen en la disponibilidad de los recursos lo que genera cambios de la dieta a lo largo de un mismo año (*e.g.*, Roper y Mickevicius, 1995; Hirsch, 2009; Nadeem *et al.*, 2012; Rather *et al.*, 2020). Por otro lado, en ciertas especies que poseen un patrón de distribución amplio, se ha observado que los gradientes de temperatura o humedad influyen en la disponibilidad de recursos o en las necesidades fisiológicas de las poblaciones generando diferencias interpoblacionales de las dietas (Iriarte *et al.*, 1990; Clavero *et al.*, 2003; Lozano *et al.*, 2006; Bojarska y Selva, 2012; Li *et al.*, 2013). Esto ha permitido observar por ejemplo que animales que se consideran generalistas (el oso pardo *Ursus arctos*, el tejón *Meles meles* y la marta *Martes martes*), suelen tener una dieta omnívora en latitudes bajas pero el porcentaje de presas animales aumenta en las altas latitudes (Vulla *et al.*, 2009). Estas variaciones temporales y espaciales deben ser consideradas antes de realizar un estudio de dieta debido a que cada *proxy* tiene un alcance temporal diferente, *e.g.*, las heces o el contenido estomacal va a indicar lo consumido en las últimas horas/días, el estudio isotópico es a escala de años, mientras que la morfología dentaria puede estar indicando adaptaciones que datan de miles o millones de años (Davis y Pineda Munoz, 2016).

El estudio de heces es el estudio menos invasivo y por lo tanto más utilizado para conocer la dieta de mamíferos actuales, siendo la frecuencia de ocurrencia la más calculada y mencionada (Klare *et al.*, 2011). El estudio de heces es un punto de partida de diferentes análisis, desde hacer inferencias sobre la estructura poblacional, el uso del hábitat, la distribución potencial, fauna parasitaria, hasta análisis de dieta (Putman, 1984; Chame, 2003). Es importante nunca perder en consideración que es un *proxy*, *i.e.*, se infiere lo que ingirió el animal por lo que defeca. Por lo cual es importante considerar la digestión. En animales herbívoros con un proceso de digestión largo, el análisis de heces puede ser muy controversial, sin embargo, en carnívoros el alimento pasa poco tiempo dentro del estómago y se pueden realizar buenas inferencias a partir de las heces (Putman, 1984). Sin embargo, el problema de la digestión diferencial según el ítem consumido persiste y algunos autores han propuesto factores de corrección para estimar con mayor precisión la dieta, aunque solo para algunas especies y para ciertos ítems.

Para contabilizar la dieta de los carnívoros diversos autores utilizan distintas métricas cómo: porcentaje de ocurrencias (entendido como el número de muestras en las que aparece un ítem dividido por el número total de muestras), el porcentaje de volumen (entendido como el porcentaje de volumen ocupado por cada ítem en el volumen total de las heces), el porcentaje de materia seca (entendido como el porcentaje que ocupa el ítem en consideración sobre la masa total de las heces) o la biomasa (que suele calcularse a partir del volumen ocupado por

cada ítem pero corregido por un factor de digestibilidad, como se mencionaba en el párrafo anterior). Scott (1941), alimentando a un grupo de zorros rojos *Vulpes vulpes* en cautiverio, estudió las heces utilizando distintas métricas (*i.e.*, frecuencia de ocurrencia, peso y volumen) y concluyó que el estudio de las heces era un buen *proxy* para conocer la dieta de los animales. En este caso de estudio, la frecuencia de ocurrencia era la métrica más confiable del alimento que el autor les había proporcionado. Por otro lado, Ciucci *et al.* (1996) analizaron una gran cantidad de heces de lobos *Canis lupus* en los Apeninos italianos contabilizando la dieta mediante diferentes métodos: porcentaje de ocurrencia, peso, volumen y biomasa. Allí observaron que había una gran similitud entre los distintos métodos y todos convergían en los ítems principales, aunque había diferencias sobre la proporción y el tipo de los ítems secundarios (Ciucci *et al.*, 1996). Por lo que las/os autoras/es recomiendan usar al menos dos métodos para cuantificar la dieta, conclusión a la cual también arribaron otros trabajos analizando heces de lobitos de río *Lontra longicaudis* (Fonseca Da Silva *et al.*, 2008) y tejones *Meles meles* (Zabala y Zuberogoitia, 2003). Contrariamente, Klare *et al.* (2011) criticaron el uso de la frecuencia de ocurrencia y concluyeron que es mejor realizar cálculos de biomasa considerándolo “*the best approximation of the true diet*” (página 294, Klare *et al.*, 2011). Sin embargo, su estudio fue llevado a cabo en dos especies silvestres (*Vulpes chama* y *Lupulella mesomelas*) por lo que cómo los mismos autores reconocen, no conocían exactamente que comían los animales. Además, como bien se mencionó más arriba, estos factores de corrección no están disponibles para todas las especies ni todos los ítems.

Como se discutió en el capítulo anterior, la dieta suele ser considerada en muchos trabajos como una categoría discreta, siendo una de las clasificaciones más utilizadas la distinción entre herbívoros, omnívoros y animalívoros. Esta clasificación fue utilizada por ejemplo para estudiar patrones macroevolutivos en Mammalia (Price y Hopkins, 2015), análisis genómicos de distintas especies de mamíferos (Kim *et al.*, 2016) y evaluación de la estabilidad de ecosistemas en restauración (Alston *et al.*, 2019). Tradicionalmente se consideran animales herbívoros aquellos que consumen exclusivamente restos vegetales, animalívoros cuando consumen exclusivamente restos animales (tanto vertebrados como invertebrados); mientras que el término omnívoro se reserva para aquellas especies capaces de ingerir y procesar tanto fibras vegetales como proteína animal. Sin embargo, son minoritarios los mamíferos que consumen exclusivamente un tipo de ítem, ya que suele haber complementación en la dieta (Singer y Bernays, 2003). Por lo que la categoría omnívoro termina abarcando especies con dietas muy dispares, por ejemplo puede utilizarse para animales que consuman principalmente carne pero complementa su dieta con frutas o para animales que consuman principalmente vegetales pero complementan su dieta con insectos (Pineda-Munoz y Alroy, 2014). Pineda-Munoz y Alroy (2014) recomendaron entonces utilizar el ítem principal (mayor de 50% de la dieta) y el ítem secundario (entre 20 y 50% de la dieta) para definir categorías. Por ejemplo, si un animal tiene como ítem principal carne de vertebrado y no tiene ningún ítem secundario se lo puede considerar carnívoro, mientras que si la especie tiene como ítem principal carne de vertebrado

y como ítem secundario frutas se lo puede clasificar como carnívoro/frugívoro. Finalmente, el término generalista queda reservado para aquellos mamíferos que no contengan en su dieta un ítem que supere el 50% (Pineda-Munoz y Alroy, 2014). Pero, resulta importante aclarar que los animales omnívoros (*i.e.*, aquellos capaces de procesar tanto fibra vegetal como proteína animal) en sí sería una categoría ecológica real con importancia en los ecosistemas actuales y a niveles evolutivos (Price *et al.*, 2012; Pineda-Munoz y Alroy, 2014; Amador y Giannini, 2021).

El Orden Carnivora incluye la mayoría de los mamíferos depredadores actuales, aunque está compuesto por especies con hábitos alimentarios variados, desde generalistas como el aguará popé *Procyon cancrivorus* hasta especialistas en el consumo de bambú como el panda gigante *Ailuropoda melanoleuca*, termitas como el zorro orejado *Otocyon megalotis* o carne como el yagareté *Panthera onca*. Por esa razón, el objetivo del presente capítulo es evaluar la variación de la dieta en Carnivora de forma cuantitativa y explorar su relación con el tamaño corporal en un contexto filogenético, así como la generación de categorías *a posteriori*.

3.2. MATERIALES Y MÉTODOS

3.2.1. Búsqueda bibliográfica y armado de base de datos

Se realizó una búsqueda bibliográfica exhaustiva de análisis de dieta de Carnivora. Se consideraron exclusivamente los trabajos basados en frecuencia de ítems en heces con duración de al menos seis meses y con una cantidad mínima de diez heces. Se incluyeron únicamente los trabajos de animales en su ambiente natural o en refugios, pero excluyéndose todos los estudios realizados en cautiverios, donde la dieta está influenciada por el alimento proporcionado. En el caso de las especies con menos de tres trabajos encontrados se incluyeron trabajos con datos de una sola estación y sin reparar en la cantidad de heces analizadas. En el caso de las especies con mayor cantidad de análisis de dieta, se empleó un criterio de selección más exclusivo prefiriendo los trabajos realizados durante todo el año y con un número de heces mayor. De todas formas, dado el amplio muestreo taxonómico se consideraron las particularidades de cada especie (*i.e.*, las especies que hibernan es natural que los trabajos no incluyan registro de dieta durante el estado de letargo).

Para la recolección de trabajos se usaron búsquedas en *Google Scholar*, *ResearchGate* y *Biodiversity Heritage Library* utilizando como palabras claves el nombre científico de las especies (nombre actualmente válido y sinónimos antiguamente empleados) o el nombre vulgar junto a las palabras “dieta” o “hábito alimentario” en diferentes idiomas (español, inglés, francés, italiano, portugués, etc.) lo que permitió acceder a la mayor cantidad posible de trabajos incluyendo artículos científicos y tesis no publicadas. Además, se revisaron ciertas revistas y boletines por completo que no aparecen en los motores de búsqueda (o por lo menos no completamente) como: las Notas de *Mammalia*, *Bears: their biology and management*, *Hystrix*, *Iowa State Journal of Research*, *IUCN Otter Specialist Group Bulletin*, *Journal of the Bombay Natural History Society*, *Mastozoologia Neotropical*, *Revista Brasileira de Zoociências*, *Revue d'écologie (la Terre et la vie)*, *Small Carnivore Conservation* y *Ursus*. Complementariamente, se

buscaron las citas bibliográficas respectivas para cada especie mencionadas en *Mammalian Species* y *Handbook of Mammals of the World: Carnivores*.

En los trabajos que informaban la frecuencia relativa de ocurrencia se recolectó directamente dicho valor. Sin embargo, para otros trabajos se tuvo que calcular a partir del número de ocurrencias o del porcentaje de ocurrencia (dependiendo del valor informado por las/os autoras/es). Preferentemente se prefirieron trabajos que incluían una tabla con los distintos valores, pero en ciertas ocasiones (*i.e.*, cuando había pocos trabajos para una especie) fue necesario calcular el valor a partir de los gráficos publicados (ya que esta era la única forma en que estaban presentado los datos). Se registraron los porcentajes consumidos de “vertebrados (no peces)”, “peces”, “frutos”, “otros restos vegetales”, “moluscos” y “artrópodos y otros invertebrados”.

Por otro lado, algunos trabajos informan el promedio en todas las estaciones por lo que se utilizó dicho valor directamente. Pero en aquellos trabajos que se informaba un desglose estacional para la dieta se calculó el promedio de todas las estaciones. Hay trabajos que además consideran múltiples localidades, si dichos trabajos ofrecían un detalle de cada localidad y estas se encontraban suficientemente alejadas como para ser consideradas de dos poblaciones diferentes se incluyeron los datos por separado, sino se promediaron por todas las localidades. La base de datos final cuenta con 652 registros de hábitos alimentarios para 145 especies de Carnivora (Apéndice 3.1).

3.2.2. Análisis estadísticos sobre la base de datos de dieta

La base de datos fue promediada por especie y luego cada variable de ítem fue estandarizada como un *z-score*. Este último paso es importante debido a que las variables están correlacionadas entre sí por definición (*i.e.*, para cada especie la sumatoria de los ítems da 100%) y además están desbalanceadas (*i.e.*, algunos ítems están presentes en muchas especies mientras que otros están presentes en solo algunas y en bajo porcentaje).

A partir de la base de dato promediada y estandarizada se llevó a cabo un Análisis de Componentes Principales (PCA) para evaluar la distribución de las especies y los posibles agrupamientos. El pre-procesamiento de la base de datos y el PCA fueron realizados con los paquetes *dplyr* versión 1.0.5 (Wickham *et al.*, 2021) y *plyr* versión 1.8.6 (Wickham, 2011), junto a los paquetes *base* y *stats* del programa R 4.0.5 (R Core Team, 2021).

A partir de los scores del PCA se realizó una serie de Análisis de Agrupamiento jerárquicos. Primero se realizó una matriz de distancia euclidiana y a esta se le aplicaron distintos algoritmos de ligamiento (Legendre y Legendre, 1998): simple, completo, promedio no ponderado (UPGMA), promedio ponderado (WPGMA), centroide no ponderado (UPGMC), centroide ponderado (WPGMC) y mínima varianza (Ward). Dado que cada algoritmo genera un dendrograma diferente a partir de la misma matriz de distancia, se procedió a calcular la matriz cofenética (*i.e.*, la matriz de distancia calculada a partir de cada dendrograma) y luego se realizó una correlación de Pearson con la matriz de distancia original, lo cual permite conocer cual

dendrograma deforma menos la matriz original. A partir del dendrograma obtenido se utilizó un método de corte que permitió obtener seis grupos. Paralelamente se llevó a cabo un Análisis de Agrupamiento no jerárquico: k-medias (Hartigan y Wong, 1979). En k-medias, al igual que el agrupamiento aglomerativo de Ward, el objetivo es hallar el agrupamiento que minimice la suma de los cuadrados dentro de cada grupo (WCSS) (Legendre y Legendre, 1998). Este tipo de análisis requiere definir el número de grupo o *clusters* (k) *a priori*. Para definir dicho número se calculó la WCSS para los agrupamientos desde k = 1 hasta k = 10 y mediante el método del codo se seleccionó el número de k en donde cambia la pendiente de la curva de valores de WCSS. La matriz de distancia, los análisis de agrupamiento, las matrices cofenéticas, las correlaciones de Pearson y el k-medias fueron realizados con el paquete *stats* del programa R 4.0.5 (R Core Team, 2021).

En trabajos anteriores dónde se estudió la evolución y ecología de Carnivora, se utilizó la dieta como una variable categórica. En el marco del presente trabajo dónde se busca comparar las diferentes definiciones de dieta, se incorpora entonces también dichas categorías previamente utilizadas. Como se mencionó en la sección 2.2.3 del capítulo anterior, las seis categorías de dieta, modificadas levemente de Van Valkenburgh (1989), son: hipercarnívoro: más del 70% de su dieta está compuesta por otros vertebrados; mesocarnívoro: entre un 50 y 70% de su dieta está compuesta por otros vertebrados, pero también ingiere plantas e invertebrados; generalistas: se alimenta de plantas, vertebrados e invertebrados sin que ningún ítem supere el 50%; herbívoro: más del 50% de su dieta está compuesta por material vegetal; invertebradívoro: más del 50% de su dieta está compuesta por artrópodos y otros invertebrados; y piscívoro: más del 50% de su dieta está compuesta por peces. En función de la predominancia de los ítems en las heces, las especies fueron asignadas a las categorías mencionadas arriba y dicha variable categórica se denominará a partir de aquí como “Dieta Van Valkenburgh”.

De esta forma la variable dieta queda definida de 5 formas diferentes (los valores de cada variable para cada especie se encuentran en el Apéndice 3.2):

1. **Dieta % de ítems.** Seis variables continuas: porcentajes escalados de ítems consumidos.
2. **Dieta % de vertebrados.** Una variable continua: porcentaje escalado de vertebrados consumidos.
3. **Dieta UPGMC.** Una variable categórica con 6 estados: grupos resultantes del agrupamiento jerárquico (ver abajo “Resultados” para más detalles).
4. **Dieta k-medias.** Una variable categórica con 7 estados: grupos resultantes del agrupamiento k-medias (ver abajo “Resultados” para más detalles).
5. **Dieta Van Valkenburgh.** Una variable categórica con 6 estados: categorías modificadas levemente de Van Valkenburgh (1989).

La WCSS se puede utilizar como un índice de la dispersión de los grupos, sin importar si estos grupos se hallaron mediante k-medias o si se definieron bajo otro criterio. Lo deseable

sería generar grupos con poca dispersión, es decir que los integrantes sean más parecidos entre sí. Por lo cual se decidió calcular dicha sumatoria para estimar la dispersión de los grupos de las distintas variables categóricas de dieta. De este modo podremos comparar las categorías de una forma cuantitativa y ver cual genera grupos con menor dispersión. Las WCSS fueron realizados con el paquete *stats* del programa R 4.0.5 (R Core Team, 2021).

3.2.3 Relación entre la dieta y la masa corporal en un contexto filogenético

Se calculó el K de Blomberg *et al.* (2003) para evaluar la señal filogenética en la base de datos de ítems consumidos, con el paquete *picante* versión 1.8.2 (Kembel *et al.*, 2010) del programa R 4.0.5 (R Core Team, 2021). La filogenia fue construida manualmente en base a las filogenias publicadas recientemente de los distintos grupos (Lindblad-Toh *et al.*, 2005; Koepfli *et al.*, 2006, 2007, 2008; Wang y Carranza-Castañeda, 2008; Patou *et al.*, 2009; Eizirik *et al.*, 2010; Prevosti, 2010; Sato *et al.*, 2012; Kutschera *et al.*, 2014; Li *et al.*, 2016; Veron *et al.*, 2017; Zhou *et al.*, 2017; Zrzavý *et al.*, 2018; Schiaffini y Prevosti, 2019). Las primeras apariciones (FA) de las especies y las fechas mínimas de los nodos internos se tomaron de la misma literatura o de la Paleobiology Database (paleobiodb.org) (Apéndice 3.3). Con estos datos, calibramos la filogenia utilizando el paquete *paleotree* versión 3.3.25 (Bapst, 2012) para el programa R 4.0.5 (R Core Team, 2021).

Además, se exploró mediante correlaciones la relación entre la masa corporal y los distintos porcentajes de ítems consumidos. La masa corporal se extrajo de la literatura (Mech, 1974; Dragoo, 2009; Garshelis, 2009; Sunquist y Sunquist, 2009; Gilchrist *et al.*, 2009; Goodman, 2009; Holekamp y Kolowski, 2009; Jennings y Veron, 2009; Kays, 2009; Larivière y Jennings, 2009; Sillero-Zubiri, 2009), calculándose el promedio por especie y luego aplicándole el logaritmo natural. Para los valores de dieta se utilizaron los porcentajes de ítems consumidos promediados y escalados como se explicó anteriormente. Se realizó una correlación de Spearman ya que la prueba de Shapiro-Wilk demostró que la masa corporal y los ítems no están distribuidos normalmente. La prueba de Shapiro-Wilk y la regresión de Spearman se realizaron con el paquete *stats* del programa R 4.0.5 (R Core Team, 2021).

Para evaluar estadísticamente el efecto de la masa corporal y la filogenia a la vez sobre la dieta utilizamos el método de *Canonical Phylogenetic Ordination* (CPO) que consiste en la aplicación de un análisis de redundancia o correspondencia canónica que incluye información filogenética, como propuso Giannini (2003). Este método nos permite analizar qué porcentaje de la variancia de la dieta se explica por los factores mencionados anteriormente en un enfoque de partición de varianza. Con este método, también es posible medir cuánto de cada factor explica la dieta, restringiendo el efecto de otros factores (*i.e.*, qué parte de la variación de la dieta se explica por la masa corporal sin la contribución de la filogenia y viceversa). Para esto se realizó un Análisis de Redundancia (RDA; Legendre y Legendre, 1998) utilizando la dieta (entendida como los porcentajes de ítems consumidos) como la matriz fija, y la masa corporal y la filogenia como *constraints*.

Como variables filogenéticas se utilizó una matriz de representación usando parsimonia (MRP), que consiste en una matriz binaria donde las columnas representan la pertenencia de cada taxón a un clado (véase Giannini, 2003). La MRP se calculó a partir del árbol filogenético combinado mencionado anteriormente. Para evitar que la información filogenética esté sobrerrepresentada y existan variables colineales, se procedió a reducir el número de variables mediante análisis de regresión por pasos *Forward* y *Backward*, seleccionando luego el modelo con menor valor de criterio de información de Akaike (AIC; Legendre y Legendre, 1998; Godínez Domínguez y Freire, 2003). Los análisis de regresión por pasos, los RDA y sus significancias y las estimaciones de AIC fueron realizados con el paquete *vegan* versión 2.5-7 (Oksanen *et al.*, 2020) junto al paquete *stats* del programa R 4.0.5 (R Core Team, 2021).

3.3. RESULTADOS

Los cuatro primeros ejes del PCA explican el 85,69% de la varianza acumulada de la dieta. El PC1 explica el 31,20% de la varianza total y se encuentra negativamente correlacionado con el porcentaje de vertebrados (-0,72) y positivamente correlacionado con el resto de los ítems siendo el más relevante el porcentaje de artrópodos (0,53). El PC2 explica el 22,40% de la varianza total y se encuentra positivamente correlacionado con el porcentaje de peces (0,47) y negativamente con frutos (-0,55) y otros restos vegetales (-0,51). El PC3 explica el 16,83% de la varianza total y se encuentra positivamente correlacionado con el porcentaje de peces (0,69) y otros restos vegetales (0,53). El PC4 explica el 15,26% de la varianza total y se encuentra negativamente correlacionado con el porcentaje de frutos (-0,49) y positivamente con otros restos vegetales (0,59) y moluscos (0,47) (Tab. 3.1).

TABLA 3.1. Cargas factoriales de los ejes del análisis de componentes principales					
	PC1	PC2	PC3	PC4	PC5
Vertebrados (no peces)	-0,72	0,08	-0,13	0,06	0,06
Peces	0,17	0,47	0,69	-0,41	-0,04
Frutos	0,31	-0,55	-0,14	-0,49	0,45
Otros restos vegetales	0,13	-0,51	0,53	0,59	-0,14
Moluscos	0,24	0,40	-0,05	0,47	0,74
Artrópodos y otros invertebrados	0,53	0,22	-0,45	0,14	-0,47

Algunas familias se distribuyen ocupando gran parte del espacio, como por ejemplo Canidae y Mustelidae (Figs. 3.1 y 3.2). Mientras que otras ocupan un espacio más acotado. Felidae e Hyaenidae se encuentra hacia valores negativos del PC1 (Fig. 3.1). Ursidae y Procyonidae toman valores positivos para el PC1 y negativos para el PC2 (Fig. 3.1). Las categorías hipercarnívora y mesocarnívora de Van Valkenburgh se ubican hacia valores negativos del PC1 (Fig. 3.3). La categoría herbívoro toma valores positivos de PC1 y negativos para el PC2 (Fig. 3.3). Los invertebradívoros toman valores positivos del PC1 (Fig. 3.3). Los Piscívoros toman valores positivos para el PC1, PC2 y PC3 y negativos para el PC4 (Figs. 3.3 y 3.4). Por último, los generalistas se distribuyen alrededor del centro de los gráficos (Figs. 3.3 y 3.4).

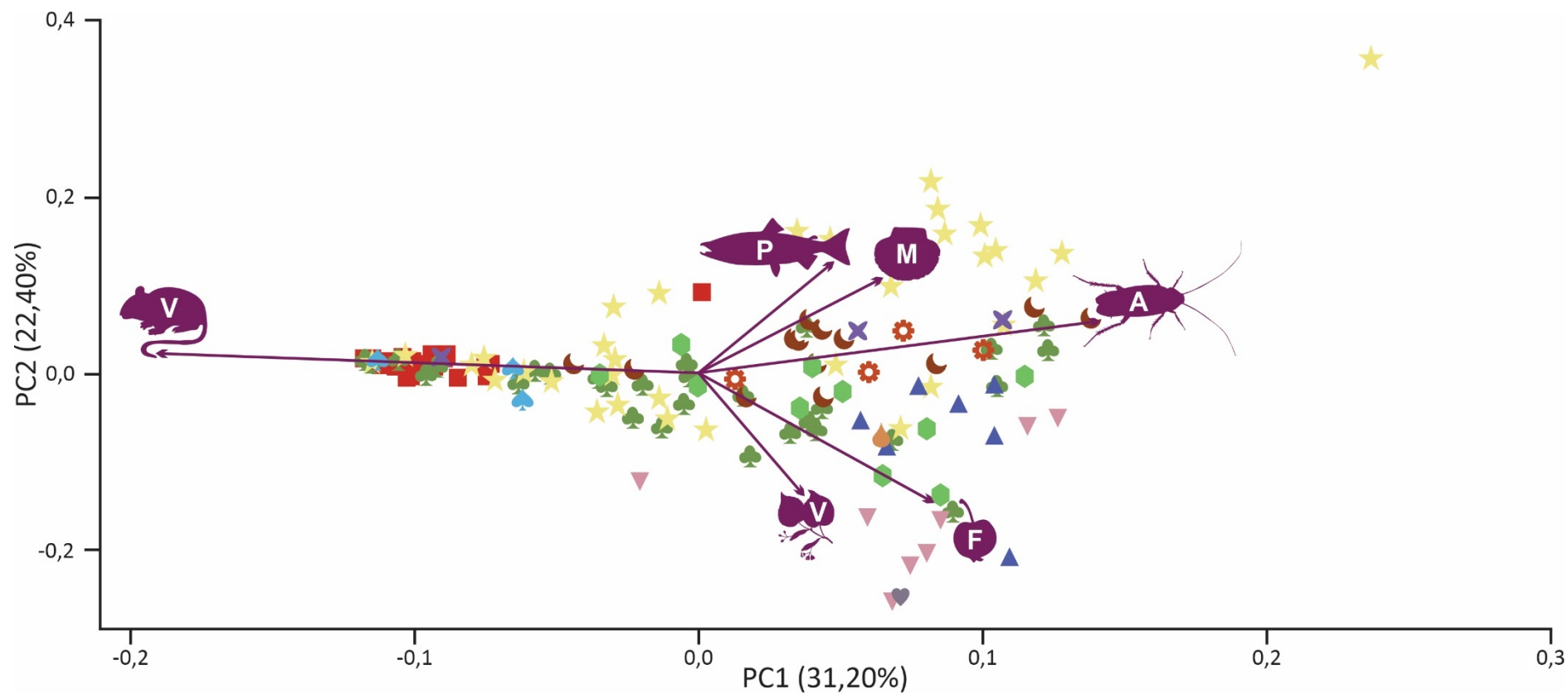


FIGURA 3.1. Gráfico de los dos primeros ejes (PC1 y PC2) del análisis de componentes principales (PCA) de la dieta, mostrando la distribución de los grupos taxonómicos: ♥ Ailuridae; ● Canidae; ✕ Eupleridae; ■ Felidae; ☾ Herpestidae; ◆ Hyaenidae; ⚙ Mephitidae; ★ Mustelidae; ⬡ Nandiniidae; ▲ Procyonidae; ▼ Ursidae; ● Viverridae. Los *eigenvectors* (en violeta), indican los distintos porcentajes de ítems consumidos: Vertebrados (V), Peces (P), Moluscos (M), Artrópodos y otros invertebrados (A), Frutos (F) y Otros restos vegetales (V).

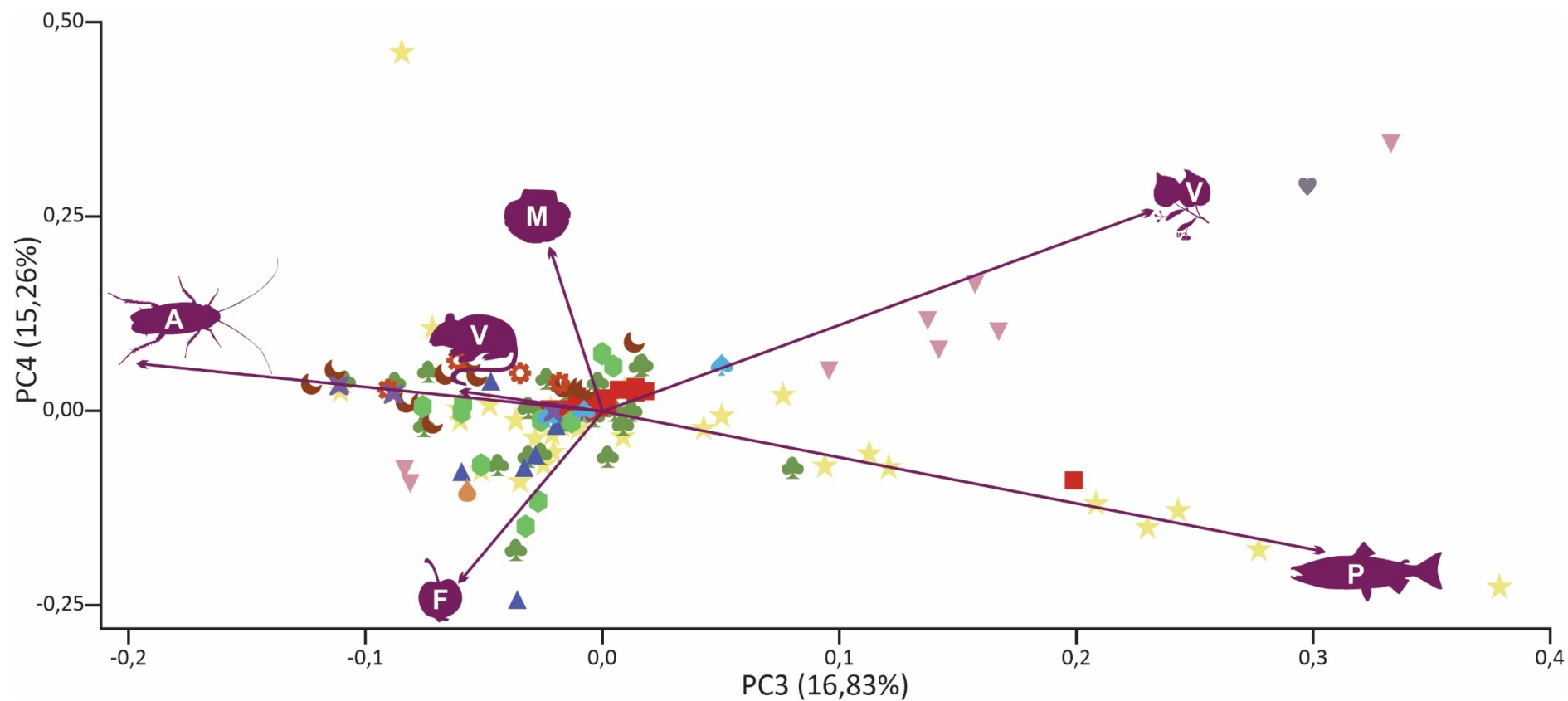


FIGURA 3.2. Gráfico del tercer y cuarto eje (PC3 y PC4) del análisis de componentes principales (PCA) de la dieta, mostrando la distribución de los grupos taxonómicos: ♥ Ailuridae; ♣ Canidae; ✕ Eupleridae; ■ Felidae; 🐾 Herpestidae; ◆ Hyaenidae; ⚙ Mephitidae; ★ Mustelidae; 🔺 Nandiniidae; ▲ Procyonidae; ▼ Ursidae; ⬢ Viverridae. Los *eigenvectors* (en violeta), indican los distintos porcentajes de ítems consumidos: Vertebrados (V), Peces (P), Moluscos (M), Artrópodos y otros invertebrados (A), Frutos (F) y Otros restos vegetales (V).

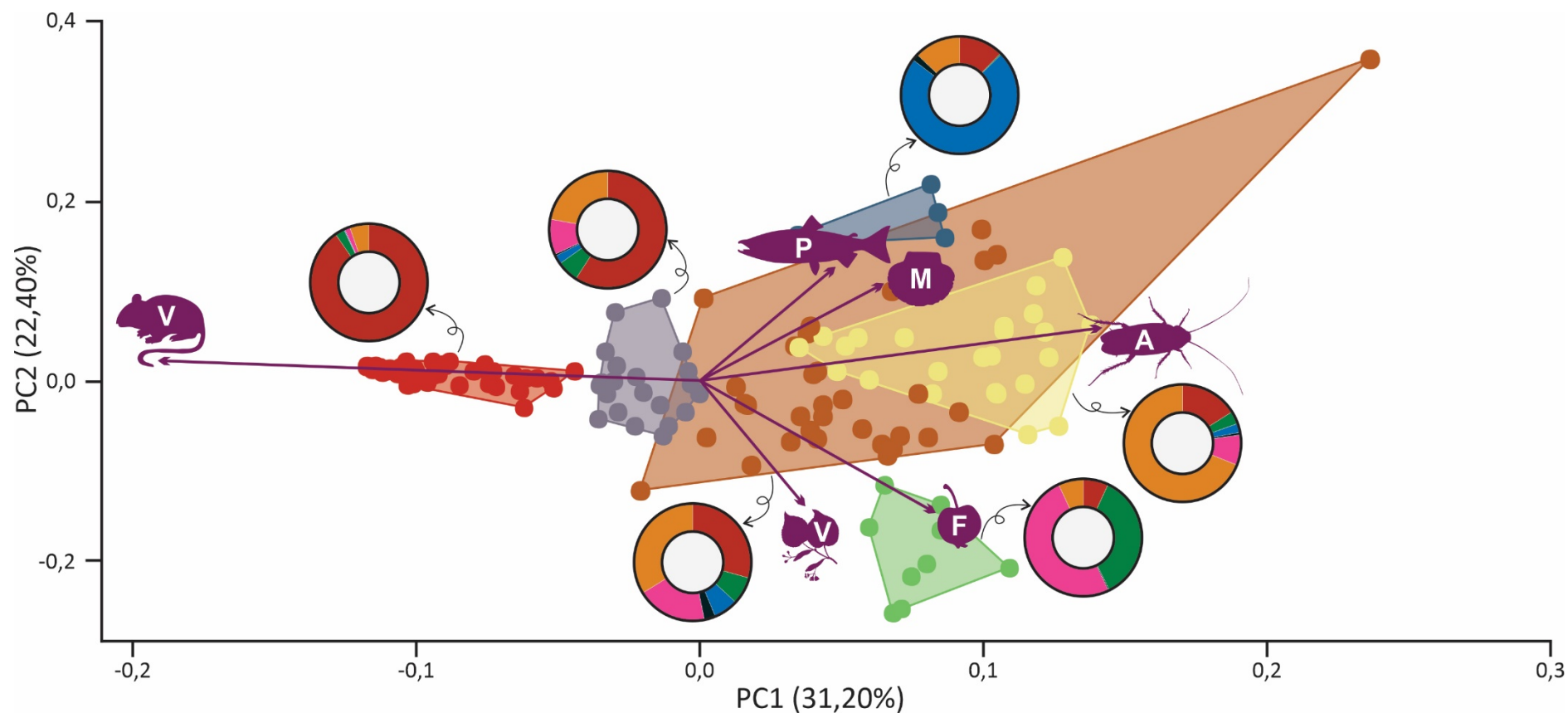


FIGURA 3.3. Gráfico de los dos primeros ejes (PC1 y PC2) del análisis de componentes principales (PCA) de la dieta, mostrando la distribución de las categorías de dieta de Van Valkenburgh: ● hipercarnívoro; ● mesocarnívoro; ● generalista; ● herbívoro; ● invertebradívoro; ● piscívoro. Los gráficos circulares indican la dieta promedio de cada categoría de Van Valkenburgh, utilizando el siguiente código de colores para los distintos ítems: ■ vertebrados, ■ peces, ■ frutos, ■ otros restos vegetales, ■ moluscos, ■ artrópodos y otros invertebrados. Los *eigenvectors* (en violeta), indican los distintos porcentajes de ítems consumidos: Vertebrados (V), Peces (P), Moluscos (M), Artrópodos y otros invertebrados (A), Frutos (F) y Otros restos vegetales (V).

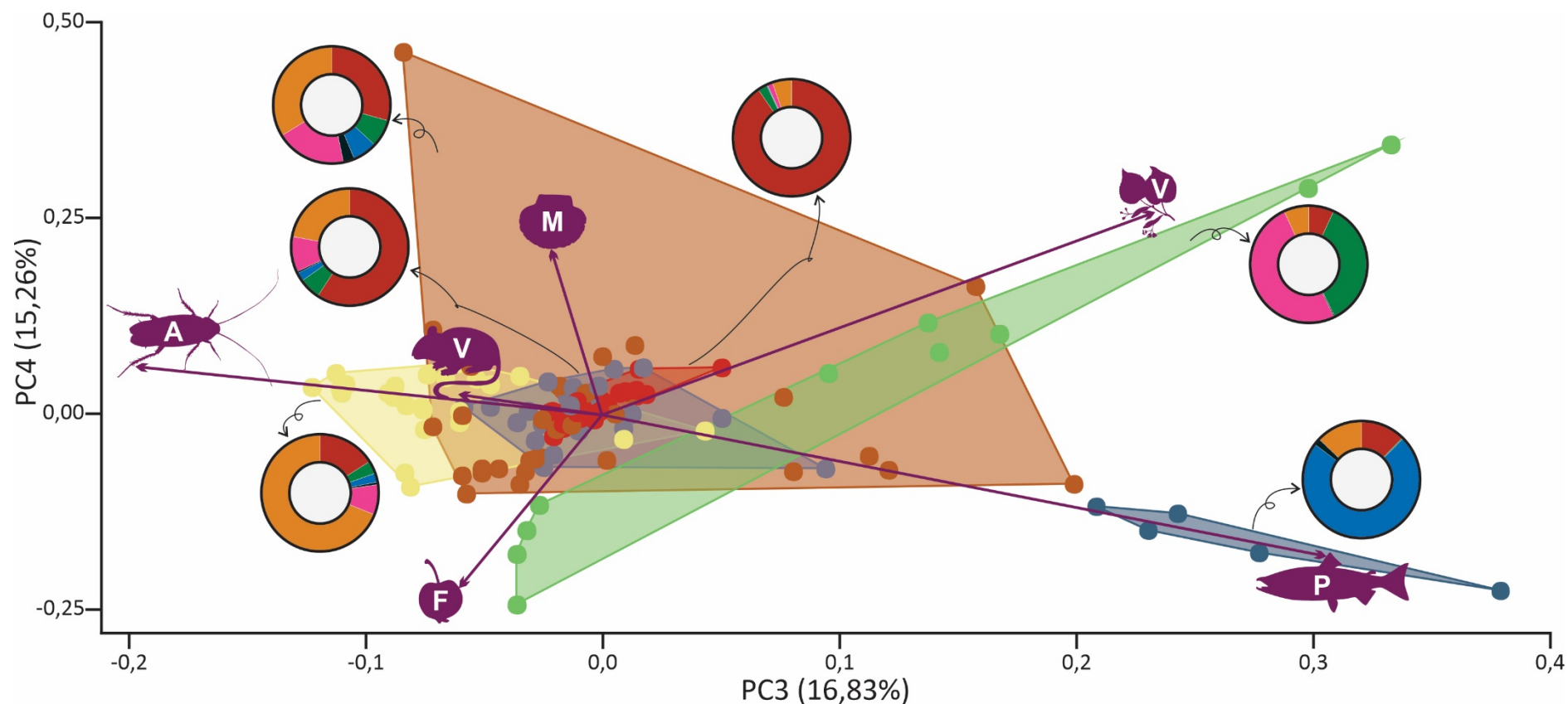


FIGURA 3.4. Gráfico del tercer y cuarto eje (PC3 y PC4) del análisis de componentes principales (PCA) de la dieta, mostrando la distribución de las categorías de dieta de Van Valkenburgh: ● hipercarnívoro; ● mesocarnívoro; ● generalista; ● herbívoro; ● invertebradívoro; ● piscívoro. Los gráficos circulares indican la dieta promedio de cada categoría de Van Valkenburgh, utilizando el siguiente código de colores para los distintos ítems: ■ vertebrados, ■ peces, ■ frutos, ■ otros restos vegetales, ■ moluscos, ■ artrópodos y otros invertebrados. Los *eigenvectors* (en violeta), indican los distintos porcentajes de ítems consumidos: Vertebrados (V), Peces (P), Moluscos (M), Artrópodos y otros invertebrados (A), Frutos (F) y Otros restos vegetales (V).

Las correlaciones de Pearson han demostrado que la matriz cofenética que se desprende del UPGMC está más correlacionada que la que se desprende de cualquiera de los otros métodos (Tab. 3.2). Sin embargo, se debe remarcar que todos los métodos de agrupamiento jerárquicos presentan valores relativamente bajos.

TABLA 3.2. Correlaciones entre la matriz de distancia y las matrices cofenéticas de los distintos métodos de agrupamiento		
Algoritmo de ligamiento usado	ρ	P
UPGMC	0,21	< 0,0001
WPGMC	0,20	< 0,0001
WPGMA	0,18	< 0,0001
complete	0,15	< 0,0001
single	0,10	< 0,0001
UPGMA	0,08	< 0,0001
ward.D	0,04	< 0,0001
ward.D2	-0,04	< 0,0001
<i>ρ, Coeficiente de correlación de Pearson; P, probabilidad de cada análisis (todos son significativos, con $p < 0,0001$)</i>		

En el PCA se puede observar que este método de agrupamiento separa las especies especialistas en ciertos ítems. El grupo 2, está conformado por los pandas que consumen en promedio un 95% de materia vegetal, y toma valores negativos en el eje PC2 y positivos para los ejes PC3 y PC4 (Figs. 3.5 y 3.6). El grupo 3, está conformado por *Arctictis binturong* y *Bassaricyon gabbii* cuya dieta es exclusivamente frutas, y se encuentran en valores positivos del PC1 y negativos de los ejes PC2 y PC4 (Figs. 3.5 y 3.6). El grupo 4, está compuesto por *Enhydra lutris* cuya dieta se basa en moluscos, erizos de mar y crustáceos, encontrándose en valores positivos de los ejes PC1, PC2 y PC4 (Figs. 3.5 y 3.6). El grupo 5 está formado por *Pteronura brasiliensis* cuya dieta está compuesta en más de un 97% por peces, y se ubica en valores positivos del PC2 y PC3 y valores negativos del PC4 (Figs. 3.5 y 3.6). El grupo 6 está formado por los osos (exceptuando el panda gigante) cuyas dietas en promedio contienen un 48% restos vegetales y 27% futas y se ubican hacia valores negativos del PC2 y positivos del PC3 (Figs. 3.5 y 3.6). Todo el resto de las especies se agrupa en un único grupo (grupo 1), por lo que presenta una gran dispersión en todos los ejes (Figs. 3.5 y 3.6).

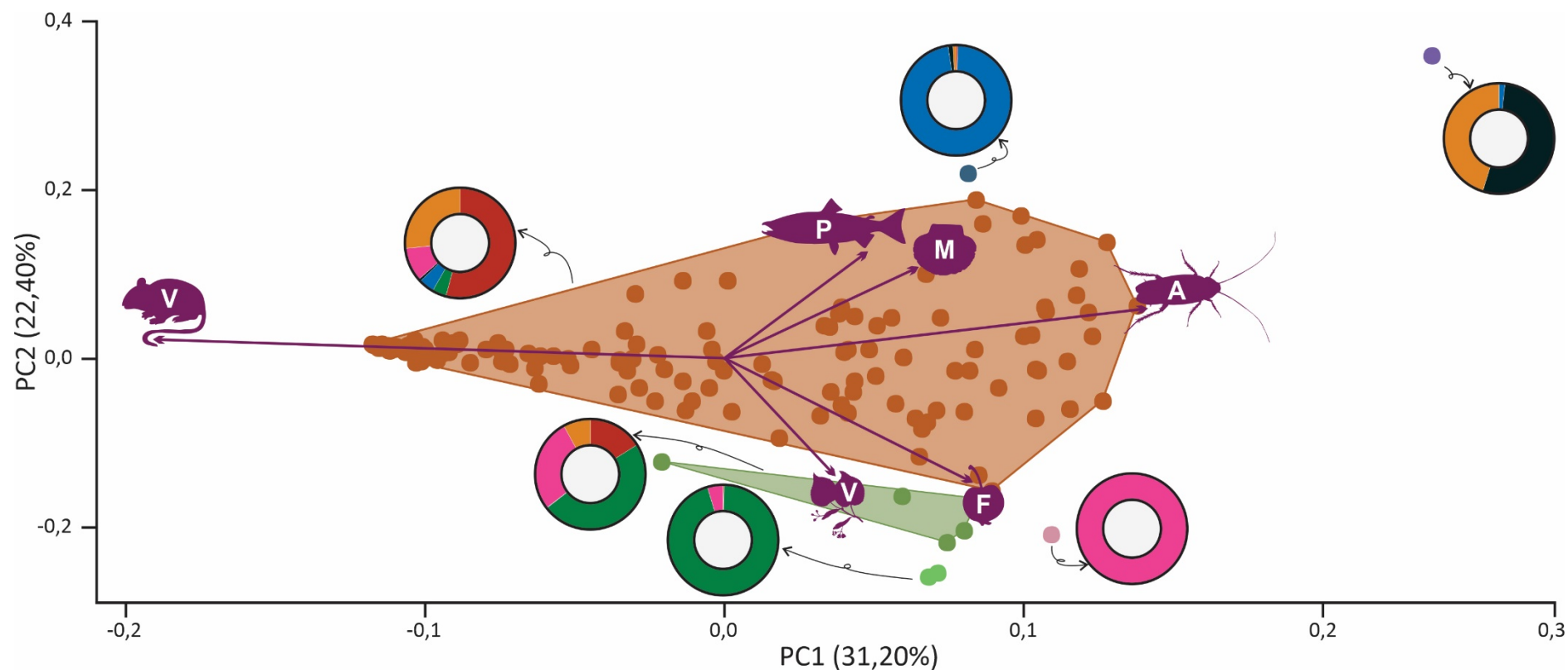


FIGURA 3.5. Gráfico de los dos primeros ejes (PC1 y PC2) del análisis de componentes principales (PCA) de la dieta, mostrando la distribución de las categorías de dieta generadas por el UPGMC: ● grupo 1; ● grupo 2; ● grupo 3; ● grupo 4; ● grupo 5; ● grupo 6. Los gráficos circulares indican la dieta promedio de cada grupo del UPGMC, utilizando el siguiente código de colores para los distintos ítems: ■ vertebrados, ■ peces, ■ frutos, ■ otros restos vegetales, ■ moluscos, ■ artrópodos y otros invertebrados. Los *eigenvectors* (en violeta), indican los distintos porcentajes de ítems consumidos: Vertebrados (V), Peces (P), Moluscos (M), Artrópodos y otros invertebrados (A), Frutos (F) y Otros restos vegetales (V).

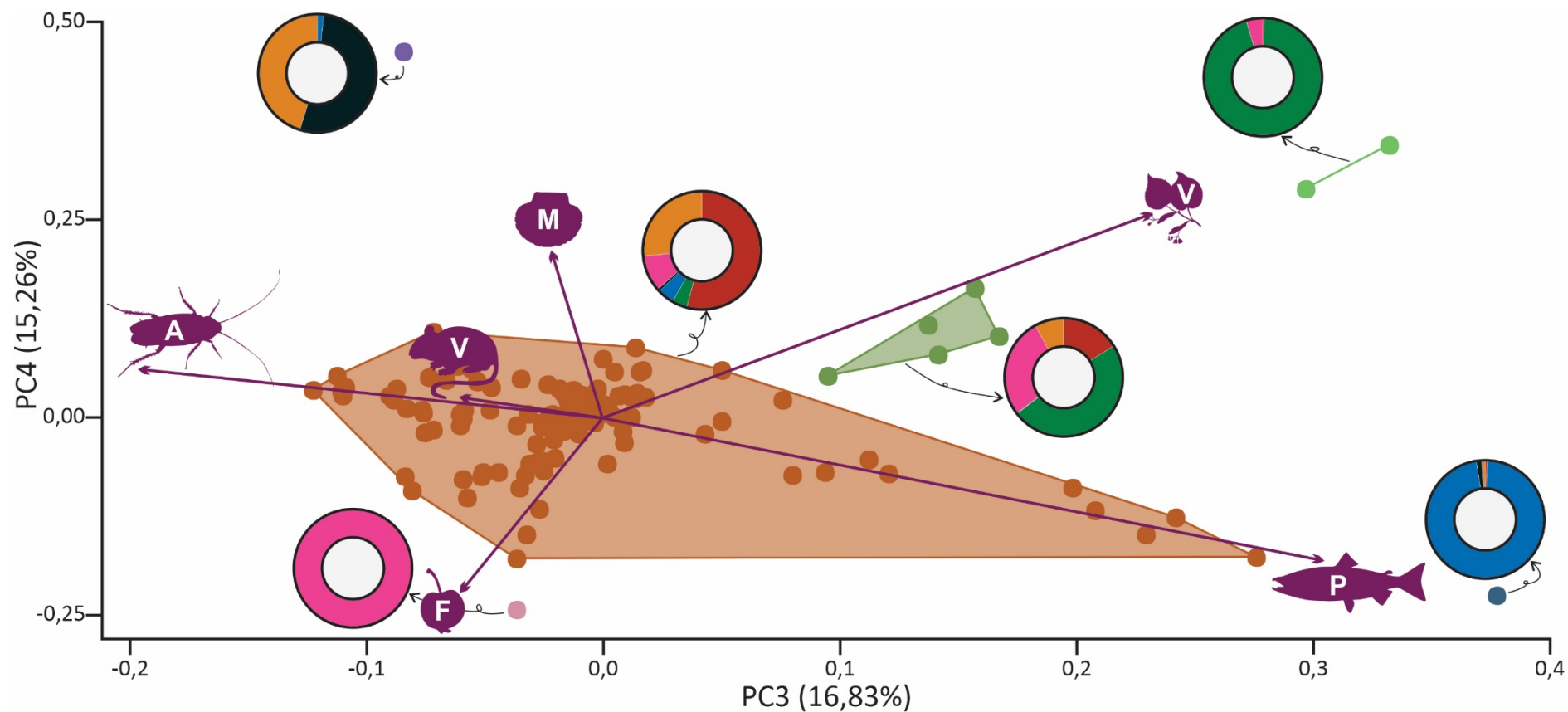


FIGURA 3.6. Gráfico del tercer y cuarto eje (PC3 y PC4) del análisis de componentes principales (PCA) de la dieta, mostrando la distribución de las categorías de dieta generadas por el UPGMC: ● grupo 1; ● grupo 2; ● grupo 3; ● grupo 4; ● grupo 5; ● grupo 6. Los gráficos circulares indican la dieta promedio de cada grupo del UPGMC, utilizando el siguiente código de colores para los distintos ítems: ■ vertebrados, ■ peces, ■ frutos, ■ otros restos vegetales, ■ moluscos, ■ artrópodos y otros invertebrados. Los *eigenvectors* (en violeta), indican los distintos porcentajes de ítems consumidos: Vertebrados (V), Peces (P), Moluscos (M), Artrópodos y otros invertebrados (A), Frutos (F) y Otros restos vegetales (V).

En lo que respecta al agrupamiento de k-medias, por el método del codo, se determinó como 7 el número de agrupamientos óptimo (WCSS = 155,26). El cálculo de la sumatoria de los cuadrados evidenció que dicho agrupamiento presentaba los grupos con menor dispersión (Tab. 3.3). Dado que el WCSS tiende a disminuir cuando aumenta la cantidad de grupos, se comparó con el k-medias de 6 grupos y este método sigue siendo el que posee menos valor (Tab. 3.3).

TABLA 3.3. Comparación entre la dispersión de los grupos de las distintas variables categóricas	
	WCSS
Dieta k-medias (6 grupos)	188,06
Dieta k-medias (7 grupos)	155,26
Dieta UPGMC (6 grupos)	495,94
Dieta Van Valkenburgh (6 grupos)	377,18
<i>WCSS, sumatoria de los cuadrados dentro de cada grupo</i>	

En el PCA se puede observar que el grupo 1 encontrado por k-medias consume principalmente frutas, aunque complementa su dieta con artrópodos y vertebrados, ubicándose hacia valores positivos del PC1 y negativos del PC2, PC3 y PC4 (Figs. 3.7, 3.8 y 3.9). El grupo 2 (formado exclusivamente por *Enhydra lutris*) basa su dieta en moluscos, erizos de mar y crustáceos, por lo que toma valores positivos para PC1, PC2 y PC4 y negativos para PC3 (Figs. 3.7 y 3.8). El grupo 3 consume en promedio mayoritariamente vertebrados, seguido por artrópodos y frutos, ubicándose en la zona central de los gráficos (Figs. 3.7, 3.8 y 3.9). El grupo 4 (formado por *Ailurus* y algunos osos) consume en promedio más de un 61% de restos vegetales y un 20% de frutas, tomando valores negativos de PC2 y positivos para el PC3 y PC4 (Figs. 3.7, 3.8 y 3.9). El grupo 5 consume principalmente artrópodos y otros invertebrados y como segundo ítem principal vertebrados, ubicándose en valores positivos del PC1 (Figs. 3.7 y 3.9). El grupo 6 (formado por la mayoría de las nutrias y *Prionailurus viverrinus*) que consume en promedio más de un 59% de peces y 22% de artrópodos, se ubican en valores positivos de PC2 y PC3 (Figs. 3.7, 3.8 y 3.9). Por último, el grupo 7 consume en promedio más de un 91% de vertebrados, ubicándose en valores negativos del PC1 (Figs. 3.7 y 3.9).

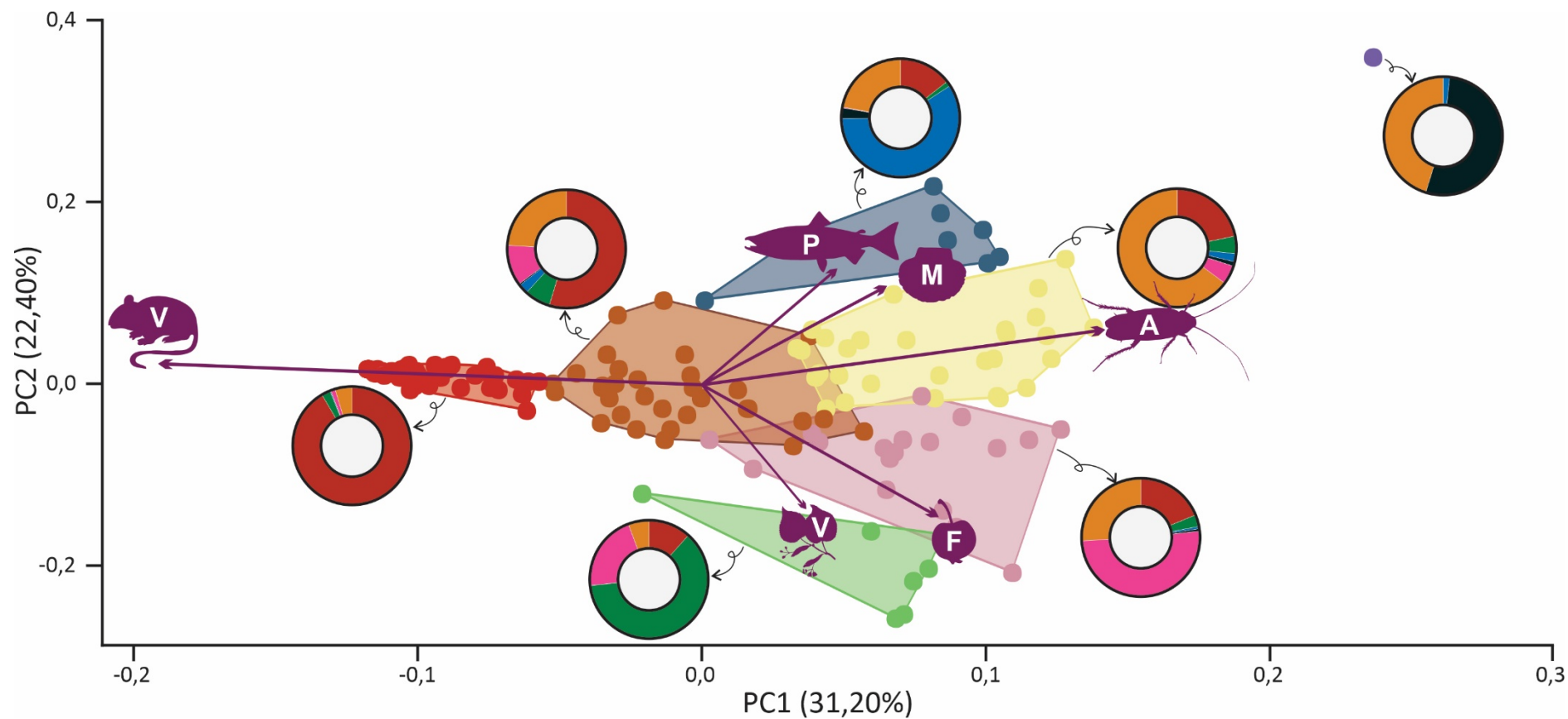


FIGURA 3.7. Gráfico de los dos primeros ejes (PC1 y PC2) del análisis de componentes principales (PCA) de la dieta, mostrando la distribución de las categorías de dieta generadas por el k-medias: ● grupo 1; ● grupo 2; ● grupo 3; ● grupo 4; ● grupo 5; ● grupo 6; ● grupo 7. Los gráficos circulares indican la dieta promedio de cada grupo del k-medias, utilizando el siguiente código de colores para los distintos ítems: ■ vertebrados, ■ peces, ■ frutos, ■ otros restos vegetales, ■ moluscos, ■ artrópodos y otros invertebrados. Los *eigenvectors* (en violeta), indican los distintos porcentajes de ítems consumidos: Vertebrados (V), Peces (P), Moluscos (M), Artrópodos y otros invertebrados (A), Frutos (F) y Otros restos vegetales (V).

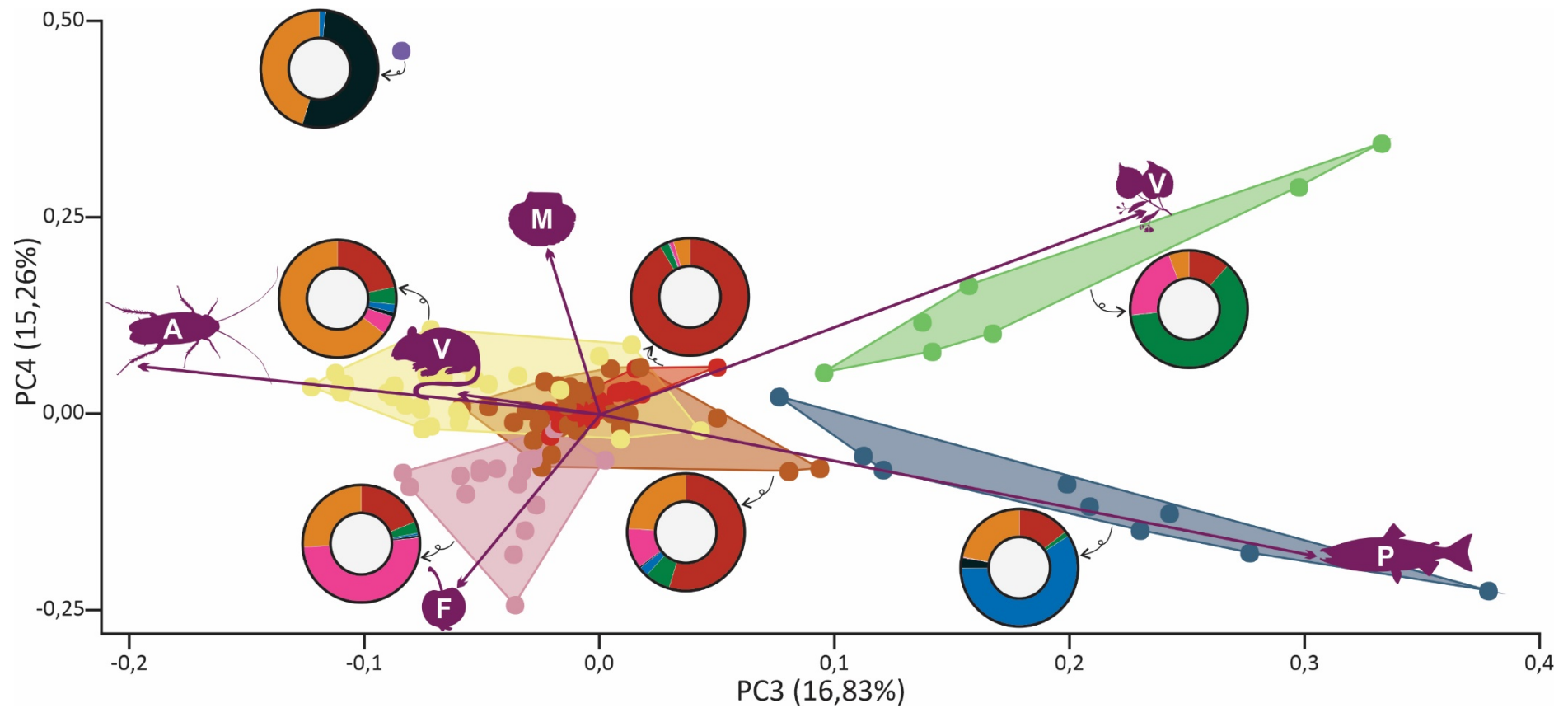


FIGURA 3.8. Gráfico del tercer y cuarto eje (PC3 y PC4) del análisis de componentes principales (PCA) de la dieta, mostrando la distribución de las categorías de dieta generadas por el k-medias: ● grupo 1; ● grupo 2; ● grupo 3; ● grupo 4; ● grupo 5; ● grupo 6; ● grupo 7. Los gráficos circulares indican la dieta promedio de cada grupo del k-medias, utilizando el siguiente código de colores para los distintos ítems: ■ vertebrados, ■ peces, ■ frutos, ■ otros restos vegetales, ■ moluscos, ■ artrópodos y otros invertebrados. Los *eigenvectors* (en violeta), indican los distintos porcentajes de ítems consumidos: Vertebrados (V), Peces (P), Moluscos (M), Artrópodos y otros invertebrados (A), Frutos (F) y Otros restos vegetales (V).

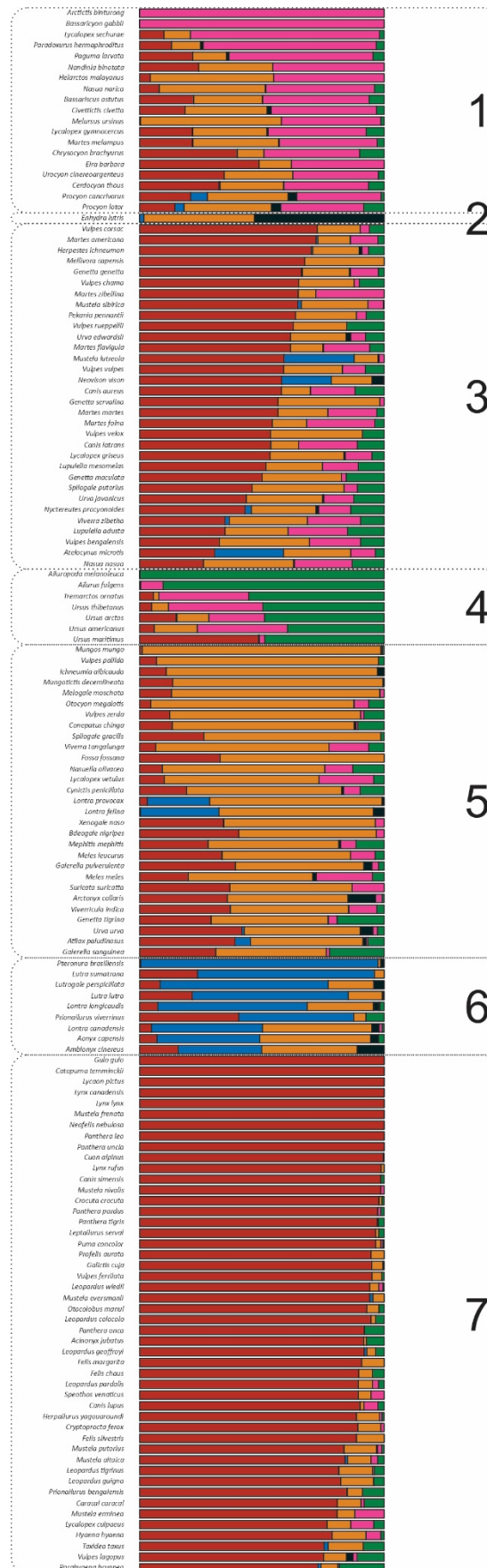


FIGURA 3.9. Agrupamiento en 7 categorías generado por el análisis de k-medias. Los gráficos de barra indican la dieta promedio de cada especie, utilizando el siguiente código de colores para los distintos ítems: ■ vertebrados, ■ peces, ■ artrópodos y otros invertebrados, ■ moluscos, ■ frutos, ■ otros restos vegetales.

Para el CPO, nos quedamos con el modelo resultante del análisis de regresión por pasos *Backward* (AIC= 9,35, con 58 nodos; Fig. 3.10), ya que el *Forward* tiene mayor valor de Akaike (AIC= 15,71, 51 nodos). El modelo total explica un 92,60% de la variación en la dieta (Tab. 3.4). La masa corporal explica un 3,98%, pero al extraerse lo explicado por filogenia solo explica un 0,47% (Tab. 3.4). Por último la filogenia explica un 92,13% y al extraerle lo explicado por la masa el porcentaje se reduce a 88,62% (Tab. 3.4).

TABLA 3.4. Porcentaje de varianza explicada por cada variable en el análisis de redundancia (RDA)

	%	P
Total	92,60	0,001***
Masa corporal	3,98	0,001***
Masa corporal (var. parcial)	0,47	0,005**
Filogenia	92,13	0,001***
Filogenia (var. parcial)	88,62	0,001***

%, porcentaje de la varianza explicada por cada variable; *P*, probabilidad de cada análisis (***, significativo con $p < 0,001$; **, significativo con $p < 0,05$); *var. parcial*, varianza parcial explicada por un factor (e.g., masa corporal) pero no por el otro (i.e., filogenia).

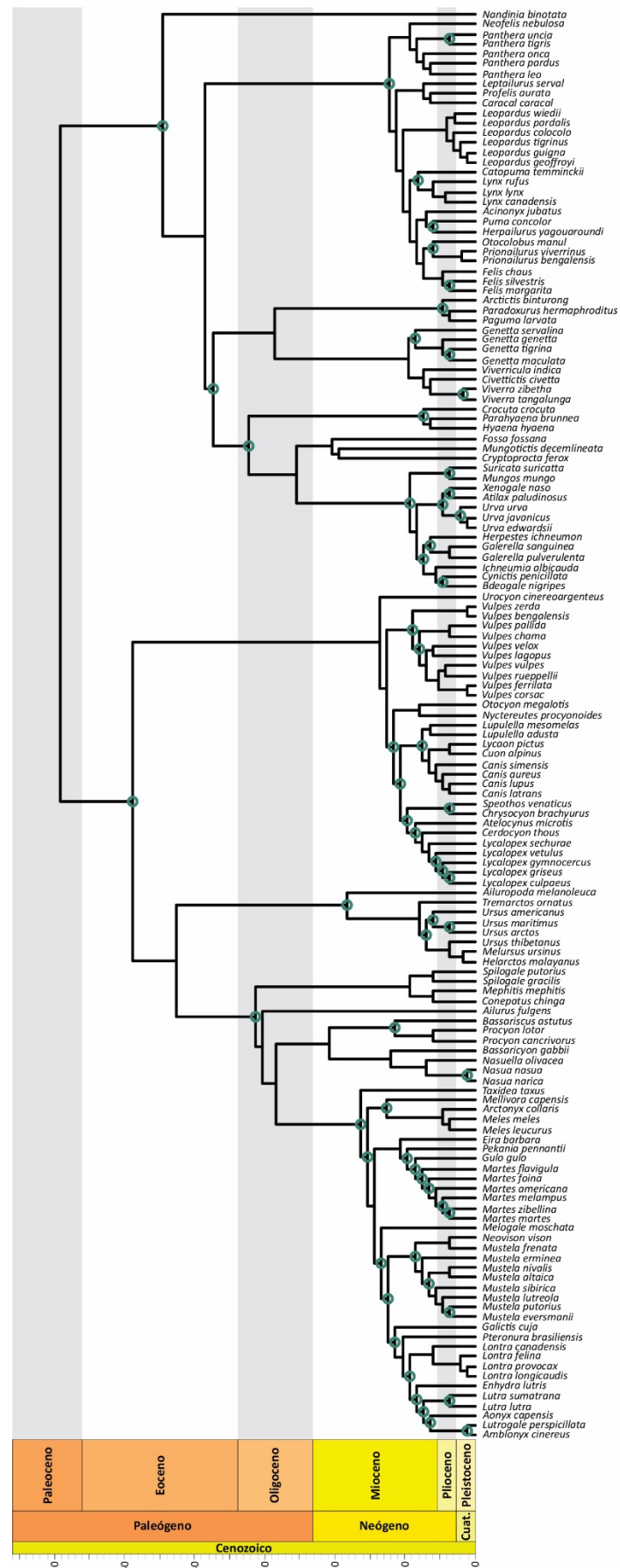


FIGURA 3.10. Árbol filogenético de las especies incluidas en el RDA. Los círculos verdes muestran los nodos que seleccionó el análisis de regresión por pasos backward.

Al observar cada ítem por separado, la correlación de Spearman evidenció que solo el porcentaje de artrópodos está significativamente correlacionado con la masa corporal (Tab. 3.5, Fig. 3.11). El resto de las correlaciones dieron resultados no significativos (Tab. 3.5).

TABLA 3.5. Correlaciones entre la masa corporal y los distintos ítems consumidos		
	ρ	P
Vertebrados (no peces)	0,07	0,37
Peces	0,03	0,76
Frutos	-0,10	0,25
Otros restos vegetales	0,05	0,58
Moluscos	-0,12	0,14
Artrópodos y otros invertebrados	-0,40	< 0,001***
<i>ρ, Coeficiente de correlación de Spearman; P, probabilidad de cada análisis (***, significativo con $p < 0,001$)</i>		

En cuanto a la señal filogenética, el K de Blomberg reveló que, a excepción del % de moluscos, el resto de los ítems presenta señal filogenética. Siendo esta más fuerte en el % de vegetales, vertebrados y frutos (Tab. 3.6).

TABLA 3.6. Señal filogenética de los distintos ítems		
	K	P
Otros restos vegetales	0,65	0,001***
Vertebrados (no peces)	0,49	0,001***
Frutos	0,42	0,001***
Peces	0,25	0,001***
Artrópodos y otros invertebrados	0,23	0,001***
Moluscos	0,21	0,132
<i>K, índice de señal filogenética de Blomberg; P, probabilidad de cada análisis (***, significativo con $p < 0,001$)</i>		

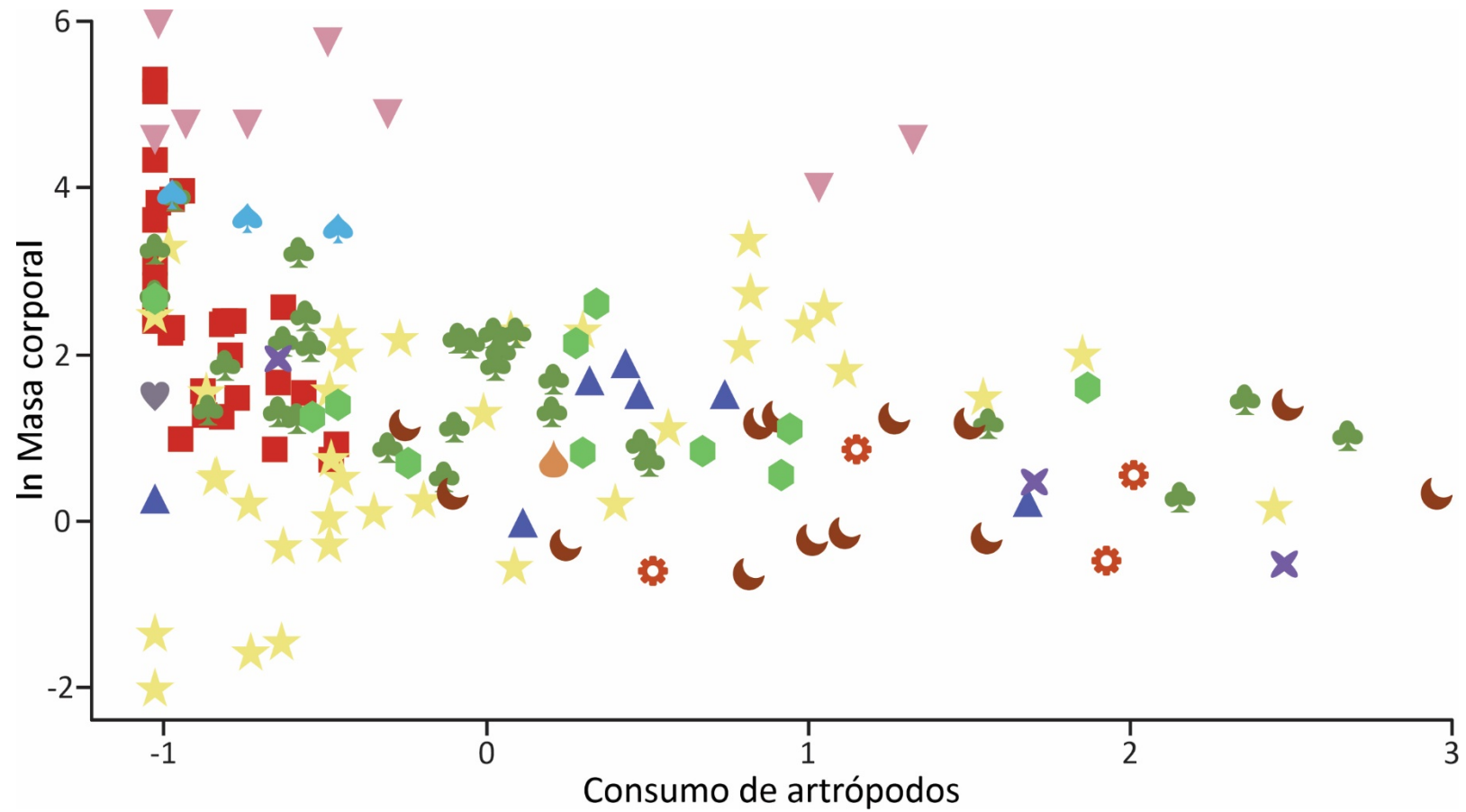


FIGURA 3.11. Correlación de Spearman entre el porcentaje de artrópodos consumido y la masa corporal, mostrando la distribución de los grupos taxonómicos: Ailuridae; Canidae; Eupleridae; Felidae; Herpestidae; Hyaenidae; Mephitidae; Mustelidae; Nandiniidae; Procyonidae; Ursidae; Viverridae.

3.4. DISCUSIÓN

La gran mayoría (76,55%) de las especies relevadas se pueden considerar que poseen una dieta especializada: 49,66% de las especies consumen más de un 50% de vertebrados (no peces); 17,24% poseen como ítem prioritario artrópodos y otros invertebrados; 3,45% son especialistas en peces; 3,45%, en frutos; 2,07% consumen mayoritariamente otros restos vegetales y 0,69%, moluscos. Esta gran diversidad alimentaria dentro del orden Carnivora, se ha relacionado con la gran disparidad dentaria que caracteriza al grupo lo que le otorga una remarcable versatilidad ecológica (Crusafont-Pairó y Truyols-Santonja, 1956; Van Valkenburgh, 1989). Sin embargo, se puede observar que en su mayoría son especies animalívoras, *i.e.*, especies que se alimentan de vertebrados y/o invertebrados (Fig. 3.9). Observando el contexto filogenético del Orden, a las especies fósiles más cercanas se les ha inferido dietas también mayoritariamente animalívoras, por lo que resulta esta condición el estado basal del ancestro del Orden (Flynn *et al.*, 2010). Como ya ha sido demostrado para Mammalia, las transiciones desde dietas animalívoras hacia dietas más herbívoras son escasas (Price *et al.*, 2012). De hecho, los animalívoros que consumen alto contenido de materia vegetal, si bien poseen ciertas adaptaciones a la herbivoría suelen tener aún caracteres que se asocian al consumo de proteína animal (Birdsey *et al.*, 2004; McGrosky *et al.*, 2016; Nie *et al.*, 2019). Se puede ver fácilmente como los osos que consumen con alta frecuencia materiales vegetales, poseen molares bastante generalizados (Tarquini *et al.*, 2020). Es decir que existe un fuerte componente filogenético en las distintas estructuras morfológicas (Tarquini *et al.*, 2020) y en consecuencia en las dietas (Figs. 3.1 y 3.2 y Tabs. 3.4 y 3.6).

Los Carnívora requieren cierto grado de complementación de la dieta ya que en sólo un 25,52% de las especies se observa que un ítem supera el 90% de la dieta. La importancia ecológica de la mezcla de alimentos ha sido discutida recientemente por Singer y Bernays (2003), quienes sostienen que esto se podría deber a diferentes razones: factores nutricionales, evitar intoxicación por consumir grandes proporciones de un solo alimento o minimizar la exposición a riesgos ambientales (*e.g.*, enemigos naturales, factores abióticos). Además, estas variaciones en la alimentación pueden actuar a escala temporal (*i.e.*, cambios estacionales o cambios durante la ontogenia) o escala espacial (*i.e.*, especies migratorias o especies con amplia distribución geográfica) (Singer y Bernays, 2003; Rosalino y Santos-Reis, 2009; Vulla *et al.*, 2009). Evidentemente en un estudio a gran escala como el presente, resulta complejo evaluar la situación de cada caso y escapa a los objetivos planteados.

Los Carnívora generalistas (*i.e.*, aquellos que no poseen en su dieta un ítem que supere el 50%) son minoritarios, representando sólo un 23,45% de las especies actuales estudiadas. Sin embargo, no es un número despreciable. Diferentes modelos matemáticos han demostrado que los generalistas son importantes en un contexto de comunidades y se encuentran a lo largo de todas las condiciones ambientales, aunque no sean la clase alimenticia dominante (Price *et al.*, 2012; Chubaty *et al.*, 2014). Los generalistas suelen tener fenotipos intermedios entre los

herbívoros y animalívoros más especializados y terminan actuando como un sumidero macroevolutivo (Price *et al.*, 2012; Burin *et al.*, 2016). Esto hace que sean una categoría a tener en cuenta (omnívoros generalistas) como se discutió previamente en otros trabajos (Pineda-Munoz y Alroy, 2014; Amador y Giannini, 2021). En nuestro caso, si bien el k-medias no recupera ningún grupo que se podría denominar omnívoro generalista (Figs. 3.7 y 3.8), se puede observar que la categoría generalista de Van Valkenburgh (Figs. 3.3 y 3.4) se distribuye en la zona central de los gráficos superponiéndose con las otras categorías.

Lo discutido previamente abre un nuevo interrogante ¿es conveniente generar categorías? La discretización entre especies generalistas y especialistas u otro tipo de clasificación pueden conllevar a la problemática de agrupar dentro de ciertas categorías a especies con dietas muy distintas (Pineda-Munoz y Alroy, 2014). Se puede resaltar fácilmente que los grupos de Van Valkenburgh se superponen en el PCA, presentando algunos una gran dispersión en los gráficos (Figs. 3.3 y 3.4). De la misma forma, viendo los resultados de k-medias no resulta intuitivo por ejemplo que el coatí de cola anillada *Nasua nasua* comparta grupo con el coyote *Canis latrans*, y no con el aguará popé *Procyon cancrivorus* (Fig. 3.9). Es evidente que las especies se distribuyen a lo largo del espacio generando un gradiente entre la dieta (Figs. 3.1 y 3.2). Solamente *Enhydra lutris* se separa del resto de los Carnivora dejando un espacio sin ocupar por las especies actuales estudiadas (Figs. 3.1 y 3.2). Esto se podría deber a que el consumo de moluscos, sobre todos de aquellos que poseen conchillas, requiere un alto grado de especialización, lo que genera que aquellas especies incapaces de abrir conchillas no incluyen directamente este ítem en su dieta. Además, hay ciertas combinaciones de ítems que no ocurren lo que evidencia también espacios vacíos en el grafico, por ejemplo, no hay animales que consuman en gran cantidad peces y frutas o peces y otros restos vegetales (Fig. 3.2). Si bien, como se mencionó arriba, poder digerir tanto proteínas animales como fibras vegetales suele ser complejo (Birdsey *et al.*, 2004; McGrosky *et al.*, 2016), resulta llamativo que existan especies que consumen principalmente vertebrados (no peces) o artrópodos y puedan completar sus dietas con materia vegetal, mientras que aquellos que consumen principalmente peces no (Fig. 3.9). Esto se podría relacionar directamente con la disponibilidad de recursos en los ambientes donde estos animales habitan. Las especies involucradas son buenos nadadores: tanto el gato pescador *Prionailurus viverrinus*, el zorro de oreja corta *Atelocynus microtis*, como las nutrias (Sillero-Zubiri *et al.*, 2004; Kruuk, 2006; Cutter, 2015), por lo que preferirían tomar los alimentos de los ambientes acuáticos o pantanosos donde habitan.

Nuestros resultados demostraron una correlación entre el porcentaje de artrópodos consumidos y la masa corporal de los Carnivora. Ya se había comprobado a nivel de Mammalia, que los mamíferos más pequeños tienden a ser insectívoros o generalistas, mientras que los mamíferos más grandes suelen ser herbívoros o carnívoros especializados (Pineda-Munoz *et al.*, 2016). En el contexto del Orden Carnivora se puede observar que, en realidad, en las especies más pequeñas el consumo de artrópodos es muy variado (Fig. 3.11). Siendo prácticamente nulo en las comadreas *Mustela nivalis* y *Mustela frenata*, mientras que es el ítem principal para la

mangosta rayada *Mungos mungo* (Fig. 3.9). Sin embargo, para las especies más grandes el consumo de artrópodos suele ser nulo o relativamente bajo (Fig. 3.11 y Tab. 3.5). Carbone *et al.* (1999) arribaron a la conclusión que, debido a limitaciones nutricionales, una alimentación basada en invertebrados se volvía insostenible para especies de Carnivora por encima de 21,5kg. Dentro de nuestro dataset existen tres excepciones a dicha regla. Por un lado, la nutria marina *Enhydra lutris* que como ya fue mencionado basa su dieta en distintos invertebrados (*i.e.*, moluscos, erizos de mar y crustáceos; Figs. 3.9 y 3.11) y posee un tamaño corporal que alcanza los 33kg en hembras y 45kg en machos (Larivière y Jennings, 2009). Sin embargo, esta excepción a la regla se puede deber ya que, al ser un mamífero marino, posee diferentes *constraints* termoregulatorios y menores costos de transporte debido a la flotabilidad (Carbone *et al.*, 1999). Por otro lado, los osos perezoso *Melursus ursinus* y malayo *Helarctos malayanus* cuyas dietas cuentan con altos porcentajes de invertebrados (Figs. 3.9 y 3.11) y sus tamaños máximos son 145kg y 80kg respectivamente (Garshelis, 2009). Sin embargo, estas especies consumen también altos porcentajes de frutas con los que compensarían la limitación nutricional (Carbone *et al.*, 1999). En lo que respecta a los carnívoros especializados, los datos demuestran que dentro del Orden Carnivora las especies no siguen la tendencia general encontrada en Mammalia (Pineda-Munoz *et al.*, 2016), existiendo tanto especies pequeñas que consumen altos porcentajes de carne (*e.g.*, las comadreas *Mustela nivalis* y *Mustela frenata*) hasta especies grandes (*e.g.*, el tigre *Panthera tigris*).

3.5. CONCLUSIONES

Las especies dentro de Carnivora presentan dietas muy variadas. El 49,66% de las especies consumen más de un 50% de vertebrados (no peces), el 17,24% poseen como ítem prioritario artrópodos y un 25,52% de las especies son generalistas. Si bien existen especies cuyo ítem prioritario son restos vegetales, son las minoritarias ya que al ser los Carnivora un grupo esencialmente animalívoro las transiciones hacia dietas más herbívoras son complejas (Price *et al.*, 2012), existiendo un fuerte componente filogenético no solo en las distintas estructuras morfológicas, sino también en las dietas.

La dieta se puede comprender como una variable continua a lo largo de la cual las especies se distribuyen. En el caso de ser posible se recomienda entonces trabajar con porcentajes de ítems consumidos, sin adoptar sistemas de clasificaciones discretos. En el caso de requerirse utilizar la dieta como una variable categórica para futuros estudios se utilizará la resultante del agrupamiento k-medias.

Existe una correlación entre la masa corporal de Carnivora y el porcentaje de artrópodos consumidos. Si bien se observa que las especies pequeñas consumen niveles variables de este ítem, existen pocas especies de gran tamaño que basen sus dietas en artrópodos. Esto podría estar relacionado a limitaciones nutricionales, siendo los invertebrados insuficientes para satisfacer la alta demanda nutricional requerida por los Carnivora de gran tamaño.

3.6. REFERENCIAS

- Alston, J.M., Maitland, B.M., Brito, B.T., Esmaeili, S., Ford, A.T., Hays, B., Jesmer, B.R., Molina, F.J. y Goheen, J.R. 2019. Reciprocity in restoration ecology: When might large carnivore reintroduction restore ecosystems? *Biological Conservation* 234: 82–89.
- Amador, L.I. y Giannini, N.P. 2021. Evolution of diet in extant marsupials: emergent patterns from a broad phylogenetic perspective. *Mammal Review* 51: 178–192.
- Bapst, D.W. 2012. paleotree : an R package for paleontological and phylogenetic analyses of evolution. *Methods in Ecology and Evolution* 3: 803–807.
- Birdsey, G.M., Lewin, J., Cunningham, A.A., Bruford, M.W. y Danpure, C.J. 2004. Differential enzyme targeting as an evolutionary adaptation to herbivory in Carnivora. *Molecular Biology and Evolution* 21: 632–646.
- Blomberg, S.P., Garland, T. y Ives, A.R. 2003. Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioral traits are more labile. *Evolution* 57: 717–745.
- Bojarska, K. y Selva, N. 2012. Spatial patterns in brown bear *Ursus arctos* diet: the role of geographical and environmental factors. *Mammal Review* 42: 120–143.
- Burin, G., Kissling, W.D., Guimarães, P.R., Şekercioğlu, Ç.H. y Quental, T.B. 2016. Omnivory in birds is a macroevolutionary sink. *Nature Communications* 7: 11250.
- Carbone, C., Mace, G.M., Roberts, S.C. y Macdonald, D.W. 1999. Energetic constraints on the diet of terrestrial carnivores. *Nature* 402: 286–288.
- Chame, M. 2003. Terrestrial mammal feces: a morphometric summary and description. *Memórias Do Instituto Oswaldo Cruz* 98: 71–94.
- Chubaty, A.M., Ma, B.O., Stein, R.W., Gillespie, D.R., Henry, L.M., Phelan, C., Palsson, E., Simon, F.W. y Roitberg, B.D. 2014. On the evolution of omnivory in a community context. *Ecology and Evolution* 4: 251–265.
- Ciucci, P., Boitani, L., Pelliccioni, E.R., Rocco, M. y Guy, I. 1996. A comparison of scat-analysis methods to assess the diet of the wolf *Canis lupus*. *Wildlife Biology* 2: 37–48.
- Clavero, M., Prenda, J. y Delibes, M. 2003. Trophic diversity of the otter (*Lutra lutra* L.) in temperate and Mediterranean freshwater habitats. *Journal of Biogeography* 30: 761–769.
- Crusafont-Pairó, M. y Truyols-Santonja, J. 1956. A biometric study of the evolution of fissiped carnivores. *Evolution* 10: 314–332.
- Cutter, P. 2015. [Fishing cat ecology: food habits, home ranges, habitat use and mortality in a human-dominated landscape around Khao Sam Roi Yot area, peninsular Thailand. Tesis de Maestría, University of Minnesota, 57 p. Sin publicar].
- Davis, M. y Pineda Munoz, S. 2016. The temporal scale of diet and dietary proxies. *Ecology and Evolution* 6: 1883–1897.
- Dragoo, J.W. 2009. Family Mephitidae (skunks). En: Wilson, D.E. y R.A. Mittermeier (Eds.), *Handbook of the Mammals of the World. Vol. 1. Carnivores*, Lynx Edicions, Barcelona, pp. 532–563.
- Eizirik, E., Murphy, W.J., Koepfli, K.P., Johnson, W.E., Dragoo, J.W., Wayne, R.K. y O'Brien, S.J. 2010. Pattern and timing of diversification of the mammalian order Carnivora inferred from multiple nuclear gene sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 56: 49–63.
- Estes, J.A., Riedman, M.L., Staedler, M.M., Tinker, M.T. y Lyon, B.E. 2003. Individual variation in prey selection by sea otters: patterns, causes and implications. *Journal of Animal Ecology* 72: 144–155.
- Flynn, J.J., Finarelli, J.A. y Spaulding, M. 2010. Phylogeny of the Carnivora and Carnivoramorphs,

- and the use of the fossil record to enhance understanding of evolutionary transformations. En: Goswami, A. y A. Friscia (Eds.), *Carnivoran Evolution*, Cambridge University Press, Cambridge, pp. 25–63.
- Fonseca Da Silva, V.C.F.D.S., Rheingantz, M.L.R. y Fernandez, F.A.D.S. 2008. A comparison of two different methods for estimating the diet of the neotropical otter, *Lontra longicaudis*, with the proposal of a new index for dietary studies. *IUCN Otter Specialist Group Bulletin* 25: 6–12.
- Fox, M.W. 1969. Ontogeny of prey-killing behavior in Canidae. *Behaviour* 35: 259–272.
- Garshelis, D.L. 2009. Family Ursidae (bears). En: Wilson, D.E. y R.A. Mittermeier (Eds.), *Handbook of the Mammals of the World. Vol. 1. Carnivores*, Lynx Edicions, Barcelona, pp. 448–497.
- Giannini, N.P. 2003. Canonical phylogenetic ordination. *Systematic Biology* 52: 684–695.
- Gilchrist, J.S., Jennings, A.P., Veron, G. y Cavallini, P. 2009. Family Herpestidae (mongooses). En: Wilson, D.E. y R.A. Mittermeier (Eds.), *Handbook of the Mammals of the World. Vol. 1. Carnivores*, Lynx Edicions, Barcelona, pp. 262–329.
- Godínez Domínguez, E. y Freire, J. 2003. Information theoretic approach for selection of spatial and temporal models of community organization. *Marine Ecology Progress Series* 253: 17–24.
- Goodman, S.M. 2009. Family Eupleridae (Madagascar carnivores). En: Wilson, D.E. y R.A. Mittermeier (Eds.), *Handbook of the Mammals of the World. Vol. 1. Carnivores*, Lynx Edicions, Barcelona, pp. 330–351.
- Hartigan, J.A. y Wong, M.A. 1979. Algorithm AS 136: A K-means clustering algorithm. *Journal of the Royal Statistical Society. Series C (Applied Statistics)* 28: 100–108.
- Hirsch, B.T. 2009. Seasonal variation in the diet of ring-tailed coatis (*Nasua nasua*) in Iguazu, Argentina. *Journal of Mammalogy* 90: 136–143.
- Holekamp, K.E. y Kolowski, J.M. 2009. Family Hyaenidae (hyenas). En: Wilson, D.E. y R.A. Mittermeier (Eds.), *Handbook of the Mammals of the World. Vol. 1. Carnivores*, Lynx Edicions, Barcelona, pp. 234–261.
- Iriarte, J.A., Franklin, W.L., Johnson, W.E. y Redford, K.H. 1990. Biogeographic variation of food habits and body size of the America puma. *Oecologia* 85: 185–190.
- Jennings, A.P. y Veron, G. 2009. Family Viverridae (civets, genets and oians). En: Wilson, D.E. y R.A. Mittermeier (Eds.), *Handbook of the Mammals of the World. Vol. 1. Carnivores*, Lynx Edicions, Barcelona, pp. 174–233.
- Kays, R. 2009. Family Procyonidae (raccoons). En: Wilson, D.E. y R.A. Mittermeier (Eds.), *Handbook of the Mammals of the World. Vol. 1. Carnivores*, Lynx Edicions, Barcelona, pp. 504–531.
- Kembel, S.W., Cowan, P.D., Helmus, M.R., Cornwell, W.K., Morlon, H., Ackerly, D.D., Blomberg, S.P. y Webb, C.O. 2010. Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. *Bioinformatics* 26: 1463–1464.
- Kim, S., Cho, Y.S., Kim, H.M., Chung, O., Kim, H., Jho, S., Seomun, H., Kim, J., Bang, W.Y., Kim, C., An, J., Bae, C.H., Bhak, Y., Jeon, S., Yoon, H., Kim, Y., Jun, J.H., Lee, H.J., Cho, S., Uphyrkina, O., Kostyria, A., Goodrich, J., Miquelle, D., Roelke, M., Lewis, J., Yurchenko, A., Bankevich, A., Cho, J., Lee, S., Edwards, J.S., Weber, J.A., Cook, J., Kim, S., Lee, H., Manica, A., Lee, I., O'Brien, S.J., Bhak, J. y Yeo, J.H. 2016. Comparison of carnivore, omnivore, and herbivore mammalian genomes with a new leopard assembly. *Genome Biology* 17: 211.
- Klare, U., Kamler, J.F. y Macdonald, D.W. 2011. A comparison and critique of different scat-analysis methods for determining carnivore diet. *Mammal Review* 41: 294–312.
- Koepfli, K.-P., Jenks, S.M., Eizirik, E., Zahirpour, T., Valkenburgh, B. Van y Wayne, R.K. 2006.

- Molecular systematics of the Hyaenidae: relationships of a relictual lineage resolved by a molecular supermatrix. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 38: 603–620.
- Koepfli, K.-P., Deere, K.A., Slater, G.J., Begg, C., Begg, K., Grassman, L., Lucherini, M., Veron, G. y Wayne, R.K. 2008. Multigene phylogeny of the Mustelidae: Resolving relationships, tempo and biogeographic history of a mammalian adaptive radiation. *BMC Biology* 6: 10.
- Koepfli, K.P., Gompper, M.E., Eizirik, E., Ho, C.C., Linden, L., Maldonado, J.E. y Wayne, R.K. 2007. Phylogeny of the Procyonidae (Mammalia: Carnivora): molecules, morphology and the great American interchange. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 43: 1076–1095.
- Kruuk, H. 2006. *Otters: Ecology Behaviour and Conservation*. Oxford University Press, New York, 265 p.
- Kutschera, V.E., Bidon, T., Hailer, F., Rodi, J.L., Fain, S.R. y Janke, A. 2014. Bears in a forest of gene trees: Phylogenetic inference is complicated by incomplete lineage sorting and gene flow. *Molecular Biology and Evolution* 31: 2004–2017.
- Larivière, S. y Jennings, A.P. 2009. Family Mustelidae (weasels and relatives). En: Wilson, D.E. y R.A. Mittermeier (Eds.), *Handbook of the Mammals of the World. Vol. 1. Carnivores*, Lynx Edicions, Barcelona, pp. 564–656.
- Legendre, P. y Legendre, L. 1998. *Numerical Ecology*, 2nd ed. Elsevier, Amsterdam, 870 p.
- Li, F., Luo, Z., Li, C., Li, C. y Jiang, Z. 2013. Biogeographical patterns of the diet of Palearctic badger: Is badger an earthworm specialist predator? *Chinese Science Bulletin* 58: 2255–2261.
- Li, G., Davis, B.W., Eizirik, E. y Murphy, W.J. 2016. Phylogenomic evidence for ancient hybridization in the genomes of living cats (Felidae). *Genome Research* 26: 1–11.
- Lindblad-Toh, K., Wade, C.M., Mikkelsen, T.S., Karlsson, E.K., Jaffe, D.B., Kamal, M., Clamp, M., Chang, J.L., Kulbokas, E.J., Zody, M.C., Mauceli, E., Xie, X., Breen, M., Wayne, R.K., Ostrander, E.A., Ponting, C.P., Galibert, F., Smith, D.R., DeJong, P.J., Kirkness, E., Alvarez, P., Biagi, T., Brockman, W., Butler, J., Chin, C.-W., Cook, A., Cuff, J., Daly, M.J., DeCaprio, D., Gnerre, S., Grabherr, M., Kellis, M., Kleber, M., Bardleben, C., Goodstadt, L., Heger, A., Hitte, C., Kim, L., Koepfli, K.-P., Parker, H.G., Pollinger, J.P., Searle, S.M.J., Sutter, N.B., Thomas, R., Webber, C. y Lander, E.S. 2005. Genome sequence, comparative analysis and haplotype structure of the domestic dog. *Nature* 438: 803–819.
- Lozano, J., Moleón, M. y Virgós, E. 2006. Biogeographical patterns in the diet of the wildcat, *Felis silvestris* Schreber, in Eurasia: factors affecting the trophic diversity. *Journal of Biogeography* 33: 1076–1085.
- McGrosky, A., Navarrete, A., Isler, K., Langer, P. y Clauss, M. 2016. Gross intestinal morphometry and allometry in Carnivora. *European Journal of Wildlife Research* 62: 395–405.
- Mech, L.D. 1974. *Canis lupus*. *Mammalian Species* 37: 1–6.
- Nadeem, M.S., Naz, R., Shah, S.I., Beg, M.A., Kayani, A.R., Mushtaq, M. y Mahmood, T. 2012. Season- and locality-related changes in the diet of Asiatic jackal (*Canis aureus*) in Potohar, Pakistan. *Turkish Journal of Zoology* 36: 798–805.
- Nie, Y., Wei, F., Zhou, W., Hu, Y., Senior, A.M., Wu, Q., Yan, L. y Raubenheimer, D. 2019. Giant pandas are macronutritional carnivores. *Current Biology* 29: 1677–1682.
- Nielsen, J.M., Clare, E.L., Hayden, B., Brett, M.T. y Kratina, P. 2018. Diet tracing in ecology: Method comparison and selection. *Methods in Ecology and Evolution* 9: 278–291.
- Oksanen, J., Blanchet, F.G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlinn, D., Minchin, P.R., O'Hara, R.B., Simpson, G.L., Solymos, P., Stevens, M.H.H., Szoecs, E. y Wagner, H. 2020. *vegan: community ecology package*. R package version 2.5-7. <http://cran.r-project.org/package=vegan>

- Patou, M.-L., Mclenachan, P.A., Morley, C.G., Couloux, A., Jennings, A.P. y Veron, G. 2009. Molecular phylogeny of the Herpestidae (Mammalia, Carnivora) with a special emphasis on the Asian *Herpestes*. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 53: 69–80.
- Pineda-Munoz, S. y Alroy, J. 2014. Dietary characterization of terrestrial mammals. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 281: 20141173–20141173.
- Pineda-Munoz, S., Evans, A.R. y Alroy, J. 2016. The relationship between diet and body mass in terrestrial mammals. *Paleobiology* 42: 659–669.
- Prevosti, F.J. 2010. Phylogeny of the large extinct South American Canids (Mammalia, Carnivora, Canidae) using a 'total evidence' approach. *Cladistics* 26: 456–481.
- Price, S.A. y Hopkins, S.S.B. 2015. The macroevolutionary relationship between diet and body mass across mammals. *Biological Journal of the Linnean Society* 115: 173–184.
- Price, S.A., Hopkins, S.S.B., Smith, K.K. y Roth, V.L. 2012. Tempo of trophic evolution and its impact on mammalian diversification. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 109: 7008–7012.
- Putman, R.J. 1984. Facts from faeces. *Mammal Review* 14: 79–97.
- R Core Team. 2021. *R: a language y environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. World Wide Web: <http://www.R-project.org>
- Rather, T.A., Tajdar, S., Kumar, S. y Khan, J.A. 2020. Seasonal variation in the diet of sloth bears in Bandhavgarh Tiger Reserve, Madhya Pradesh, India. *Ursus* 31e12: 1–8.
- Roper, T.J. y Mickevicius, E. 1995. Badger *Meles meles* diet: a review of literature from the former Soviet Union. *Mammal Review* 25: 117–129.
- Rosalino, L.M. y Santos-Reis, M. 2009. Fruit consumption by carnivores in Mediterranean Europe. *Mammal Review* 39: 67–78.
- Sato, J.J., Wolsan, M., Prevosti, F.J., D'Elía, G., Begg, C., Begg, K., Hosoda, T., Campbell, K.L. y Suzuki, H. 2012. Evolutionary and biogeographic history of weasel-like carnivorans (Musteloidea). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 63: 745–757.
- Schiaffini, M.I. y Prevosti, F.J. 2019. Taxonomy and systematic of fossil hog-nosed skunks, genus *Conepatus* (Carnivora: Mephitidae) from Argentina. *Journal of South American Earth Sciences* 89: 140–157.
- Scott, T.G. 1941. Methods and computation in fecal analysis with reference to the red fox. *Iowa State College Journal of Science* 15: 279–285.
- Sillero-Zubiri, C. 2009. Family Canidae (dogs). En: Wilson, D.E. y R.A. Mittermeier (Eds.), *Handbook of the Mammals of the World. Vol. 1. Carnivores*, Lynx Edicions, Barcelona, pp. 352–447.
- Sillero-Zubiri, C., Hoffmann, M. y Macdonald, D.W. 2004. *Canids: Foxes, Wolves, Jackals and Dogs. Status Survey and Conservation Action Plan*. IUCN/SSC Canid Specialist Group, Gland, Switzerland and Cambridge, 443 p.
- Singer, M.S. y Bernays, E.A. 2003. Understanding omnivory needs a behavioral perspective. *Ecology* 84: 2532–2537.
- Sunquist, M.E. y Sunquist, F.C. 2009. Family Felidae (cats). En: Wilson, D.E. y R.A. Mittermeier (Eds.), *Handbook of the Mammals of the World. Vol. 1. Carnivores*, Lynx Edicions, Barcelona, pp. 54–169.
- Tarquini, S.D., Chemisquy, M.A. y Prevosti, F.J. 2020. Evolution of the Carnassial in Living Mammalian Carnivores (Carnivora, Didelphimorphia, Dasyuromorphia): Diet, Phylogeny, and Allometry. *Journal of Mammalian Evolution* 27: 95–109.
- Van Valkenburgh, B. 1989. Carnivore dental adaptations and diet: a study of trophic diversity

- within guilds. En: Gittleman, J.L. (Ed.), *Carnivore Behavior, Ecology, and Evolution*. Vol. 1, Springer US, New York, pp. 410–436.
- Veron, G., Dupré, D., Jennings, A.P., Gardner, C.J., Hassanin, A. y Goodman, S.M. 2017. New insights into the systematics of Malagasy mongoose-like carnivorans (Carnivora, Eupleridae, Galidiinae) based on mitochondrial and nuclear DNA sequences. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 55: 250–264.
- Vulla, E., Hobson, K.A., Korsten, M., Leht, M., Martin, A.-J., Lind, A., Männil, P., Valdmann, H. y Saarma, U. 2009. Carnivory is positively correlated with latitude among omnivorous mammals: evidence from brown bears, badgers and pine martens. *Annales Zoologici Fennici* 46: 395–415.
- Wang, X. y Carranza-Castañeda, Ó. 2008. Earliest hog-nosed skunk, *Conepatus* (Mephitidae, Carnivora), from the early Pliocene of Guanajuato, Mexico and origin of South American skunks. *Zoological Journal of the Linnean Society* 154: 386–407.
- Wickham, H. 2011. The split-apply-combine strategy for data analysis. *Journal of Statistical Software* 40: 1–29.
- Wickham, H., François, R., Henry, L. y Müller, K. 2021. *dplyr: A Grammar of Data Manipulation*. R package version 1.0.5. <https://cran.r-project.org/package=dplyr>
- Zabala, J. y Zuberogoitia, I. 2003. Badger, *Meles meles* (Mustelidae, Carnivora), diet assessed through scat-analysis: A comparison and critique of different methods. *Folia Zoologica* 52: 23–30.
- Zhou, Y., Wang, S.-R. y Ma, J.-Z. 2017. Comprehensive species set revealing the phylogeny and biogeography of Feliformia (Mammalia, Carnivora) based on mitochondrial DNA. *PLOS ONE* 12: e0174902.
- Zrzavý, J., Duda, P., Robovský, J., Okřínová, I. y Pavelková Řičánková, V. 2018. Phylogeny of the Caninae (Carnivora): combining morphology, behaviour, genes and fossils. *Zoologica Scripta* 47: 373–389.

Evolución de la forma del molar carnicero y la dieta en un contexto filogenético

Capítulo 4



CAPÍTULO 4

EVOLUCIÓN DE LA FORMA DEL MOLAR CARNICERO Y LA DIETA EN UN
CONTEXTO FILOGENÉTICO

4.0. RESUMEN

Las adaptaciones ecomorfológicas a la carnivoría se encuentran en muchos clados de mamíferos, especialmente en el orden Carnivora (Placentalia). Los carnívoros están equipados con un par premolar/molar distintivo P4/m1, el molar carnicero, que muestra un gradiente desde las especies más carnívoras con carníceros en forma de cuchillas (*e.g.*, félidos) hasta las especies menos carnívoras con molares generalizados (*e.g.*, mapaches). Esta versatilidad evolutiva contribuyó a su éxito ecológico. El objetivo de este capítulo es describir las trayectorias evolutivas del molar inferior carnicero, así como de la dieta, dentro del clado Carnivora. Para ello, se utilizó morfometría geométrica 3D para explorar la forma y el tamaño de los carníceros inferiores de 979 especímenes correspondientes a 187 especies actuales y 57 especies fósiles de Carnivora. Con el software TNT, optimizamos la forma, el tamaño y la dieta para definir los nodos ancestrales, y luego se calculó la longitud de la rama (*i.e.*, proporcional al cambio acumulado en cada rama). Además, se realizaron correlaciones entre las longitudes de rama. Los resultados indicaron que el morfotipo ancestral de Feliformia presentaba carníceros sin entocónidos y con trigónidos más largos que el talónido (caracteres tradicionalmente asociados a la carnivoría) y dietas animalívoras. Por el contrario, el morfotipo ancestral de Caniformia tenía molares generalizados (con talónidos tan altos como los trigónidos y con todas las cúspides) y dietas igualmente animalívoras. Razón por la cual los entocónidos de las especies de Caniformia y Feliformia no pueden considerarse homólogos. Felidae fue el nodo con el mayor cambio morfológico, dando lugar a sus típicos molares carníceros en forma de cuchilla. Las correlaciones mostraron que tanto la morfología como el tamaño del molar carnicero inferior está relacionada con la dieta de las especies (*i.e.*, porcentajes de vertebrados, peces y artrópodos). Finalmente, existe una fuerte direccionalidad de cambio desde fenotipos generalistas (*i.e.*, molares con todas las estructuras) hacia fenotipos especializados en la carnivoría (*i.e.*, molares con ausencia de estructuras), lo que permite discutir acerca de la ley de Dollo.

4.1. INTRODUCCIÓN

Dentro de los mamíferos carnívoros se reconocen diversas características morfológicas asociadas a la cacería: visión estereoscópica, olfato y audición desarrollados, dientes y garras afiladas (Savage, 1977; Biknevicius y Van Valkenburgh, 1996; Van Valkenburgh, 2007). Pero una vez que la presa muere, los carnívoros tienen que consumir los cadáveres, teniendo que cortar, arrancar y procesar materiales con diferentes texturas y propiedades mecánicas (Biknevicius y Van Valkenburgh, 1996). El procesamiento del alimento lo llevan a cabo los dientes post-caninos, pudiéndose observar diferentes morfologías óptimas para los distintos materiales: mientras que

el músculo y la piel se cortan mejor con las crestas afiladas de los dientes en forma de cuchillas, el agrietamiento del hueso se realiza mejor con los dientes robustos, en la superficie de molienda formada por el contacto entre el protocónido y el talónido (Ungar, 2010). Dadas estas necesidades diferentes, es clara la ventaja de la heterodoncia en los mamíferos carnívoros, aunque está ausente en algunos grupos como Cetacea o Pinnipedia (Ungar, 2010). Los mamíferos portan hasta cuatro tipos distintos de dientes: incisivos, caninos, premolares y molares (Ungar, 2010). Dentro de los carnívoros, cada tipo de diente cumple una función distinta y particularmente los molares funcionan como herramientas para cortar y machacar (Van Valkenburgh, 1989). La mitad anterior de un molar inferior equipado con una cuchilla filosa (la paracrístida que conecta el paracónido con el protocónido) mientras que la mitad posterior, el talónido, actúa como una plataforma para machacar (Biknevicius y Van Valkenburgh, 1996; Evans y Sanson, 2006). Sin embargo, en los distintos taxones se puede observar una gran variación en la morfología de los molares (de Muizon y Lange-Badré, 1997; Ungar, 2010).

La mayoría de los carnívoros placentarios actuales están agrupados dentro del Orden Carnivora, llegándose a registrar 281 especies actuales (Wilson, 2009). Los Carnivora están equipados con una cuchilla carnícera formada por el 4to premolar superior y 1er molar inferior (P4/m1) siendo esta una de las características más distintivas de este clado de mamíferos (Van Valkenburgh, 1989; Ungar, 2010). No obstante, en un marco sistemático filogenético, esta es una característica plesiomórfica para Carnivora (si bien se mantiene en los representantes actuales del grupo) caracterizando al clado Carnivoramopha (*i.e.*, Viverravidae, "Miacidae" y Carnivora; Flynn y Wesley-Hunt, 2005). De todas formas, dentro del Orden se ha registrado cierta variación morfológica en la dentición (Ungar, 2010) y estudios embriológicos recientes han demostrado que la red génica regulatoria les otorga la versatilidad dentaria, asociándoseles una mayor plasticidad dentaria en comparación a otros grupos como Creodonta y Dasyuromorphia (Asahara *et al.*, 2016).

Esa plasticidad fenotípica hace que ante similares presiones de selección aparezcan morfos similares en tiempo o lugares diferentes, a estos se los denomina ecomorfos (Martin, 1989; Werdelin, 1996; Van Valkenburgh, 2007). Dentro del orden Carnivora existen morfos hipocarnívoros, por ejemplo, el del mapache *Procyon lotor* y el del binturong *Arctictis binturong*, que poseen molares cuadrangulares o subcuadrangulares, molar carnícero con las cúspides del talónido y trigónido de igual altura y buen desarrollo de los molares post-carnívoros (Ewer, 1973; Van Valkenburgh, 2007). Luego están los morfos mesocarnívoros, que se puede ver por ejemplo en zorros, martes y civetas, que poseen un rostro largo, el molar carnícero si bien posee una cuchilla carnícera (formada por el protocónido, el paracónido y la paracrístida que los conecta) con buen desarrollo para cortar la carne, también presentan un talónido desarrollado con cúspides para machacar otros ítems y además se retienen los molares post-carnívoros también con una función machacadora (Ewer, 1973; Van Valkenburgh, 2007). Finalmente están los morfos hipercarnívoros que son aquellos que presentan adaptaciones para un alto consumo de carne, reconociéndose tres tipos: *cat-like*, *hyena-like* y *wolf-like* (Van Valkenburgh, 2007). El

ecomorfo *cat-like* se caracteriza por poseer rostro corto, dentición reducida y una cuchilla carnífera de gran tamaño, estando el m1 formado básicamente por el protocónido, el paracónido y la paracristida que los conecta (con la muesca carnífera interrumpiéndola); permitiéndole aumentar la eficiencia de la musculatura mandibular y dar fuertes mordidas para cortar carne (Ewer, 1973; Biknevicius y Van Valkenburgh, 1996; Van Valkenburgh, 2007; Sunquist y Sunquist, 2009; Ungar, 2010). El ecomorfo *hyena-like* posee también hocicos acortados, pero además el cráneo muestra una cresta sagital prominente que se eleva detrás de las órbitas y le da al cráneo un perfil en forma de domo, características que aumentan la ventaja mecánica de los músculos que cierran la mandíbula (Ewer, 1973; Van Valkenburgh, 2007). Los molares carníferos son similares al de los *cat-like*, y los post-carníferos se reducen en tamaño y número, pero a diferencia de los *cat-like*, los premolares son relativamente macizos y de forma cónica con los cuales rompen huesos (Ewer, 1973; Werdelin, 1996; Van Valkenburgh, 2007). Por último, los *wolf-like* poseen un rostro más largo que los otros ecomorfos y conservan algunos molares post-carníferos (Ewer, 1973; Biknevicius y Van Valkenburgh, 1996; Van Valkenburgh, 2007; Sillero-Zubiri, 2009; Ungar, 2010). En lo que respecta al molar carnífero, si bien posee una cuchilla carnífera con buen desarrollo para cortar la carne, también presentan un talónido, aunque muchas veces éste está formado por una sola cúspide lo que genera un alargamiento de la cuchilla carnífera, conociéndose como talónido cortante (Ewer, 1973; Biknevicius y Van Valkenburgh, 1996; Van Valkenburgh, 2007; Sillero-Zubiri, 2009; Ungar, 2010).

El objetivo de este capítulo es describir las trayectorias evolutivas de la morfología y el tamaño del molar inferior carnífero dentro del clado Carnívora, así como también de la dieta expresada por los distintos porcentajes de ítems consumidos.

4.2. MATERIALES Y MÉTODOS

4.2.1. Muestreo taxonómico

Se estudió la morfología del primer molar inferior (m1) de 979 especímenes correspondientes a 187 especies actuales y 57 especies fósiles de Carnívora. Además, se incorporaron 12 especímenes fósiles filogenéticamente cercanos a Carnívora para considerarlos como *outgroup*, correspondientes a tres especies de Carnívoraformes y cuatro especies de Hyaenodonta. Los ejemplares analizados se encuentran depositados en distintas colecciones mastozoológicas y paleontológicas del país y del exterior (véase el listado completo de las abreviaturas institucionales en el Apéndice 2.1 y de los especímenes analizados en el Apéndice 2.2).

4.2.2. Materiales analizados

Se seleccionaron los materiales teniendo los mismos criterios que en un capítulo anterior. Para mayor detalle leer la sección 2.2.2 del capítulo 2.

4.2.3. Información de la dieta

Se utilizó la base de datos del capítulo anterior con los porcentajes de ítems consumidos (“vertebrados (no peces)”, “peces”, “frutos”, “otros restos vegetales”, y “artrópodos y otros invertebrados”) promediado por especie y estandarizados. Para mayor detalle leer las secciones 3.2.1 y 3.2.2 del capítulo 3.

4.2.4. Morfometría geométrica

Se llevó a cabo la misma selección de landmarks y procesamiento que en un capítulo anterior. Para mayor detalle leer la sección 2.2.4 del capítulo 2.

4.2.5. Armado de la filogenia

La matriz filogenética se construyó a partir de un árbol filogenético combinado, siguiendo los mismos procedimientos que en Tarquini *et al.* (2020). Dicha filogenia fue construida manualmente en base a las filogenias publicadas recientemente de los distintos grupos, teniendo como base la filogenia utilizada en el capítulo 3, se incorporaron taxones extintos. Para la relación entre las familias de Carnivora se siguió a Eizirik *et al.* (2010). Hyaenodonta se colocó como grupo hermano de Carnivoramorphia *sensu* Flynn *et al.* (2010) y las relaciones internas se determinaron siguiendo a Borths *et al.* (2016). Para la posición de Nimravidae, *Xynyuictis*, *Quercygale* y *Proailurus* se siguió a Solé *et al.* (2016) y Spaulding y Flynn (2012). Para la relación entre Felidae, Machairodontidae y Prionodontidae se utilizó Widga *et al.* (2012), mientras que la resolución interna de Machairodontidae es *sensu* Werdelin y Flink (2018). Las relaciones internas de Felidae se basaron en Li *et al.* (2016), mientras que el soporte de *Panthera leo spalaea* como nodo separado de las subespecies actuales de *Panthera leo* es *sensu* Burger *et al.* (2004) y el soporte de *Panthera onca mesembrina* como nodo separado de las subespecies actuales de *Panthera onca* se basa en Mercalf *et al.* (2016). Para Hyaenidae se siguió a Turner *et al.* (2008), para Viverridae a Zhou *et al.* (2017), para Eupleridae a Veron *et al.* (2017) y para Herpestidae a Patou *et al.* (2009). Para las especies asignadas a Amphicyonidae se utilizó Le Verger (2017). Para las relaciones filogenéticas dentro de Canidae se siguió a Austin *et al.* (2013), Lindblad-Toh *et al.* (2005), Prevosti (2010), Tedford *et al.* (2009), Wang *et al.* (1999) y Zrzavý *et al.* (2018). La posición de *Lycalopex cultridens* y *L. ensenadensis* se basaron en datos preliminares de la tesis de M.A. Ramírez (comunicación personal). Las relaciones dentro de Ursidae se basaron en Kutschera *et al.* (2014), Mitchell *et al.* (2016) y Soibelzon (2002). La posición de *Indarctos* es *sensu* Abella *et al.* (2012), las posiciones de *Cephalogale* y *Hemicyon sensu* Ginsburg y Morales (1998) y la posición de *Filholictis* dentro de Cephalogalini *sensu* Bonis (2013). La posición de *Potamotherium sensu* Paterson *et al.* (2020). Para Mephitidae se siguió a Schiaffini y Prevosti (2019) y Wang y Carranza-Castañeda (2008), para Ailuridae a Salesa *et al.* (2006) y para Mustelidae a Koepfli *et al.* (2008) y a Sato *et al.* (2012). La posición de *Lontra provocax sensu* van Zyll de Jong (1987) ya que no se encuentra analizada en ninguna de las filogenias más recientes.

El caso de Procyonidae es más complejo. Las filogenias basadas en caracteres morfológicos exclusivamente reconstruyen dos grupos Potosini (que incluye los géneros

actuales *Potos* y *Bassaricyon*) y Procyonini (que incluye los géneros actuales *Bassariscus*, *Nasua*, *Nasuella* y *Procyon*) (Decker y Wozencraft, 1991; Baskin, 2004). Si bien la filogenia de Baskin (2004) posee buenos valores de soporte, la mayoría de los caracteres utilizados, son caracteres dentarios que se sabe que pueden ser homoplásicos (Koepfli *et al.*, 2007). Por su parte las filogenias moleculares muestran tres grupos: clado *Bassaricyon* - *Nasua*, clado *Bassariscus* - *Procyon* y clado *Potos*, obteniendo excelentes valores de soporte y basándose tanto en genes nucleares como mitocondriales y utilizando diferentes métodos de reconstrucción (máxima parsimonia, *maximum likelihood* e inferencia bayesiana) (Koepfli *et al.*, 2007). Por esta razón se decidió tomar la matriz de caracteres de Forasiepi *et al.* (2014), que cuenta con 78 caracteres morfológicos (dentarios, pero también craneanos), y realizar una búsqueda, pero forzando las relaciones filogenéticas de las especies actuales *sensu* Koepfli *et al.* (2007). Las búsquedas se hicieron mediante un análisis de máxima parsimonia con pesos iguales y con pesos implicados, en este último caso con los siguientes valores de concavidad (k): 1000, 500, 250, 125, 62, 31, 15, 7, 3 y 1 (Goloboff, 2014). Los resultados ubican a *Protoprocyon savagei* como grupo hermano de *Procyon* spp., a *Probassariscus matthewi* como grupo hermano de *Bassariscus* sp. y a *Chapalmalania* spp. y *Cyonasua* spp. como grupo hermano del complejo *Nasua* – *Nasuella*. La búsqueda y el árbol consenso se realizó con el software TNT versión 1.5 (Goloboff y Catalano, 2016).

4.2.6. Optimización sobre la filogenia

Para explorar la evolución de la forma del m1 (*i.e.*, configuración de landmarks), el tamaño del m1 (*i.e.*, tamaño del centroide del molar) y la dieta (*i.e.*, los porcentajes de ítems consumidos rescaldados), se utilizaron métodos de optimización que reconstruyen los estados ancestrales y permiten explorar el cambio de estos caracteres a lo largo de la filogenia. Se utilizaron algoritmos de máxima parsimonia para optimizar las configuraciones de landmarks y las variables continuas en árboles filogenéticos (véase Catalano *et al.*, 2010; Goloboff y Catalano, 2011). Además, se calculó la longitud de las ramas para cada una de las optimizaciones (*i.e.*, largo de rama representa el cambio entre los dos nodos conectados por dicha rama). Dado que las optimizaciones de variables continuas pueden dar un rango de valores, se calculó el mínimo cambio posible para cada rama (siguiendo a Giannini *et al.*, 2012; Amador y Giannini, 2016). Utilizar el cambio mínimo (en vez del promedio o el cambio máximo) es la opción más conservadora y de esta forma minimizamos tanto los decrementos como los incrementos (Giannini *et al.*, 2012). Este análisis nodo a nodo, permite además estimar la frecuencia de estasis, incremento y decremento dentro de cada clado. Finalmente se realizaron correlaciones entre las longitudes de rama para ver la covariación de las mismas, en el caso de las longitudes de rama de las variables continuas (*i.e.*, tamaño del centroide y porcentajes de diferentes ítems alimentarios) se analizaron tanto los valores absolutos de cambio (*i.e.*, para observar si un gran cambio de una variable está correlacionado con un mayor cambio en otra variable) como los valores con los signos respectivos si era un incremento o un decremento (*i.e.*, para observar si un gran cambio de una variable está correlacionado con un mayor incremento o decremento en

otra variable). Se realizaron correlaciones de Spearman ya que la prueba de Shapiro-Wilk demostró que los largos de rama no están distribuidos normalmente. Dado que existe una gran cantidad de nodos sin cambios y esto sesga las correlaciones se procedió a hacer los análisis solo con los nodos que poseían cambios. Las optimizaciones y los largos de rama se calcularon con el software TNT versión 1.5 (Goloboff y Catalano, 2016). La prueba de Shapiro-Wilk, los análisis de correlación se realizaron con los paquetes *base* y *stats* del programa R 4.0.5 (R Core Team, 2021).

4.3. RESULTADOS

La distribución del logaritmo natural del tamaño del molar se muestra en la Fig. 4.1, con una media calculada en 1,3, mediana de 1,28 y un rango intercuartil de 1,12 – 1,47. La optimización del tamaño del molar en la filogenia requirió 17,64 pasos y se puede ver en el Apéndice 4.1. Dado que para ciertos nodos internos la optimización indica un rango de valores, se procedió a calcular la media para cada nodo y con este se construyó las Figs. 4.2-4.6. Los mayores tamaños de molar se localizaron en Machairodontidae, Pantherinae, Hyaenidae, Amphicyonidae, Borophaginae, Caninae y Ursidae (Figs. 4.2-4.5). Mientras que los menores tamaños de molar se ubicaron en Prionodontidae, Genettinae y algunos Eupleridae, Herpestidae y Mustelidae (Figs. 4.2-4.4 y 4.6). El mayor aumento absoluto en cualquier rama de Carnivora se localizó en *Epicyon saevus* (+ 0,39), mientras que la mayor disminución en términos absolutos se dio en *Eupleres goudotii* (- 0,25) Figs. 4.4-4.5.

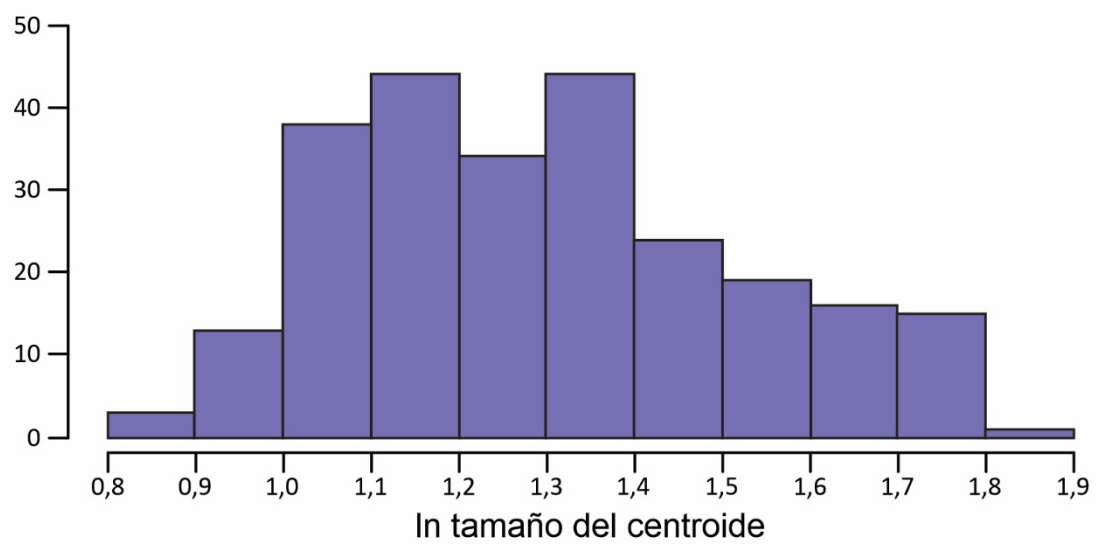


FIGURA 4.1. Distribución del tamaño del centroide del molar carnicero inferior en Carnivora.

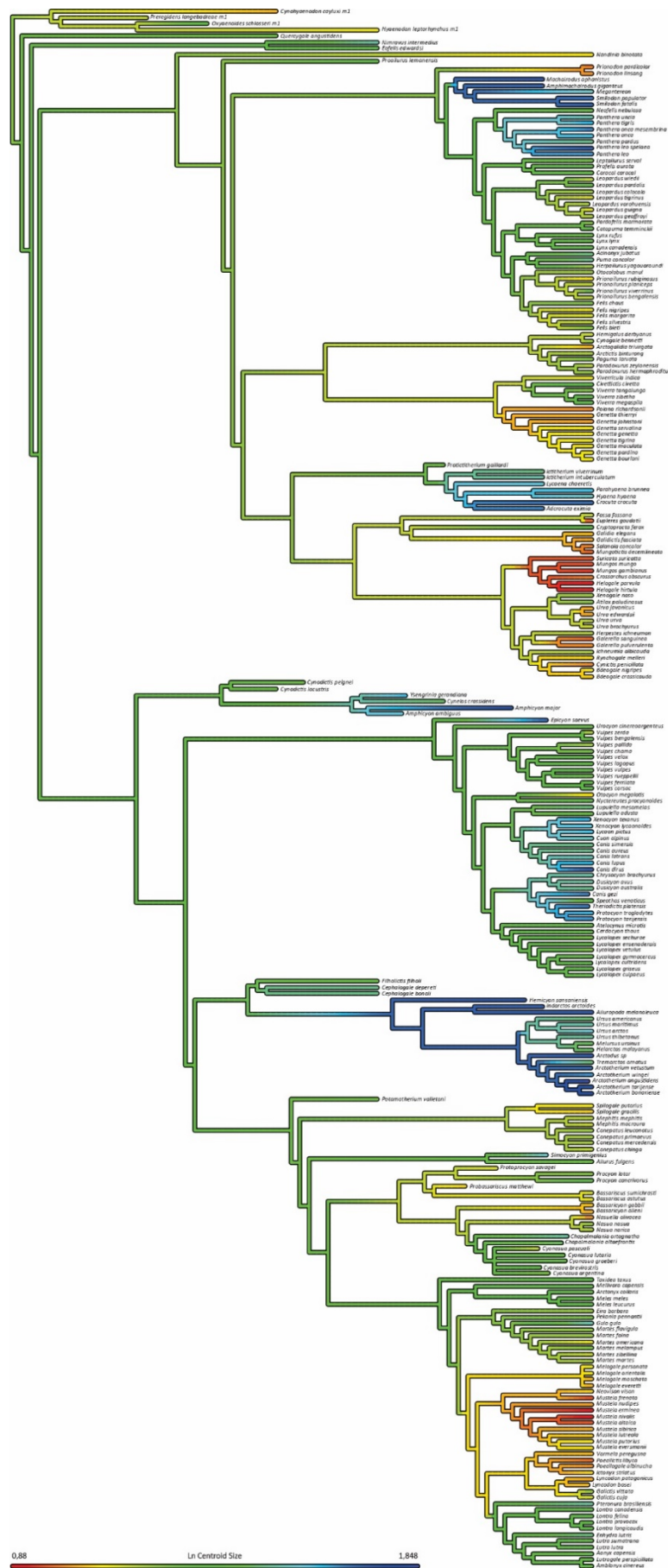


FIGURA 4.2. Optimización del tamaño del centroide del molar carnicero inferior en Carnivora. En las figuras 4.3-4.6 se muestran con mayor detalle los clados.

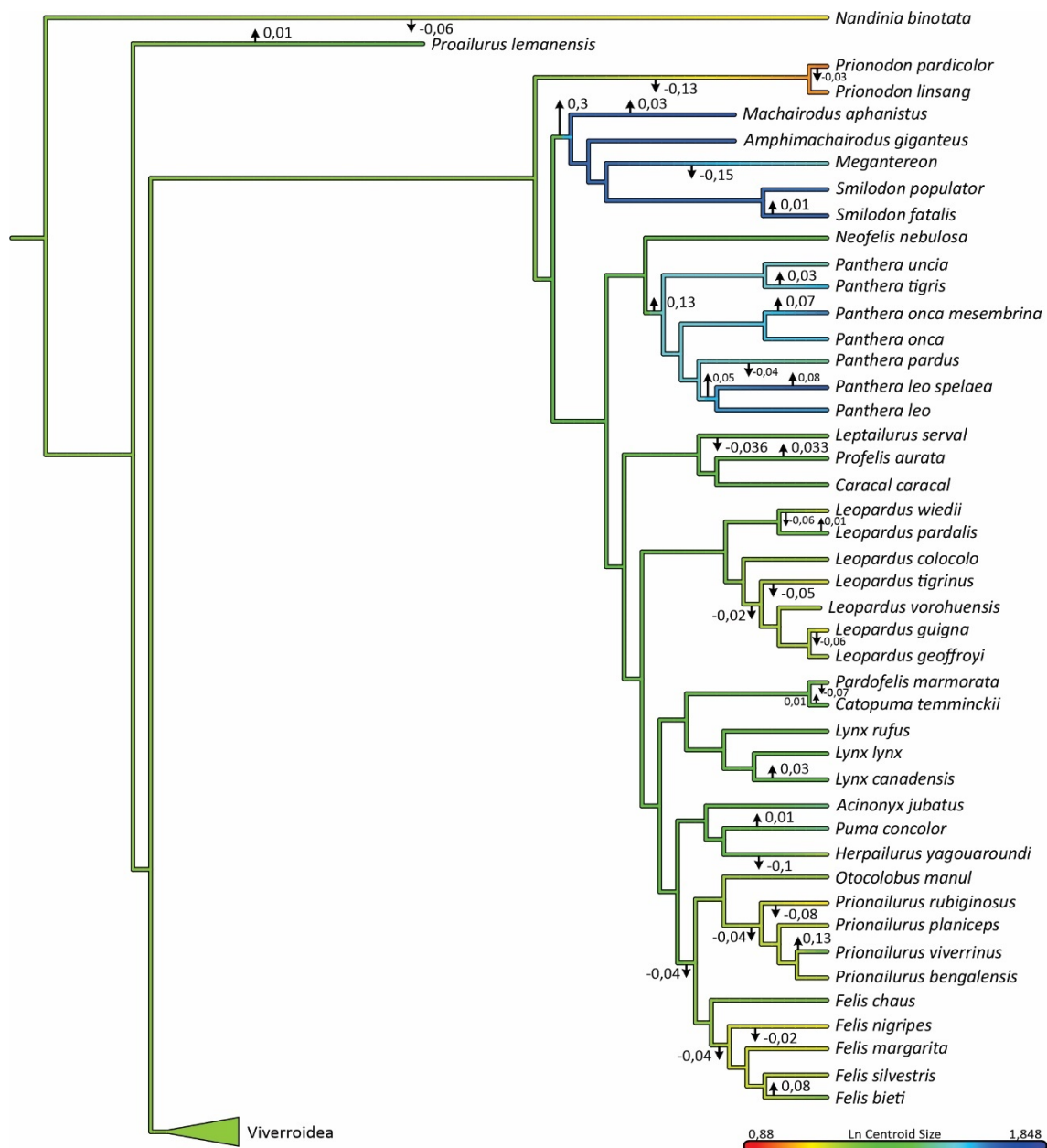


FIGURA 4.3. Detalle de la figura 4.2 con la optimización del tamaño del centroide del molar carnicero inferior en una parte de Feliformia. Las flechas indican las ramas con aumentos y decrementos, junto a su magnitud.

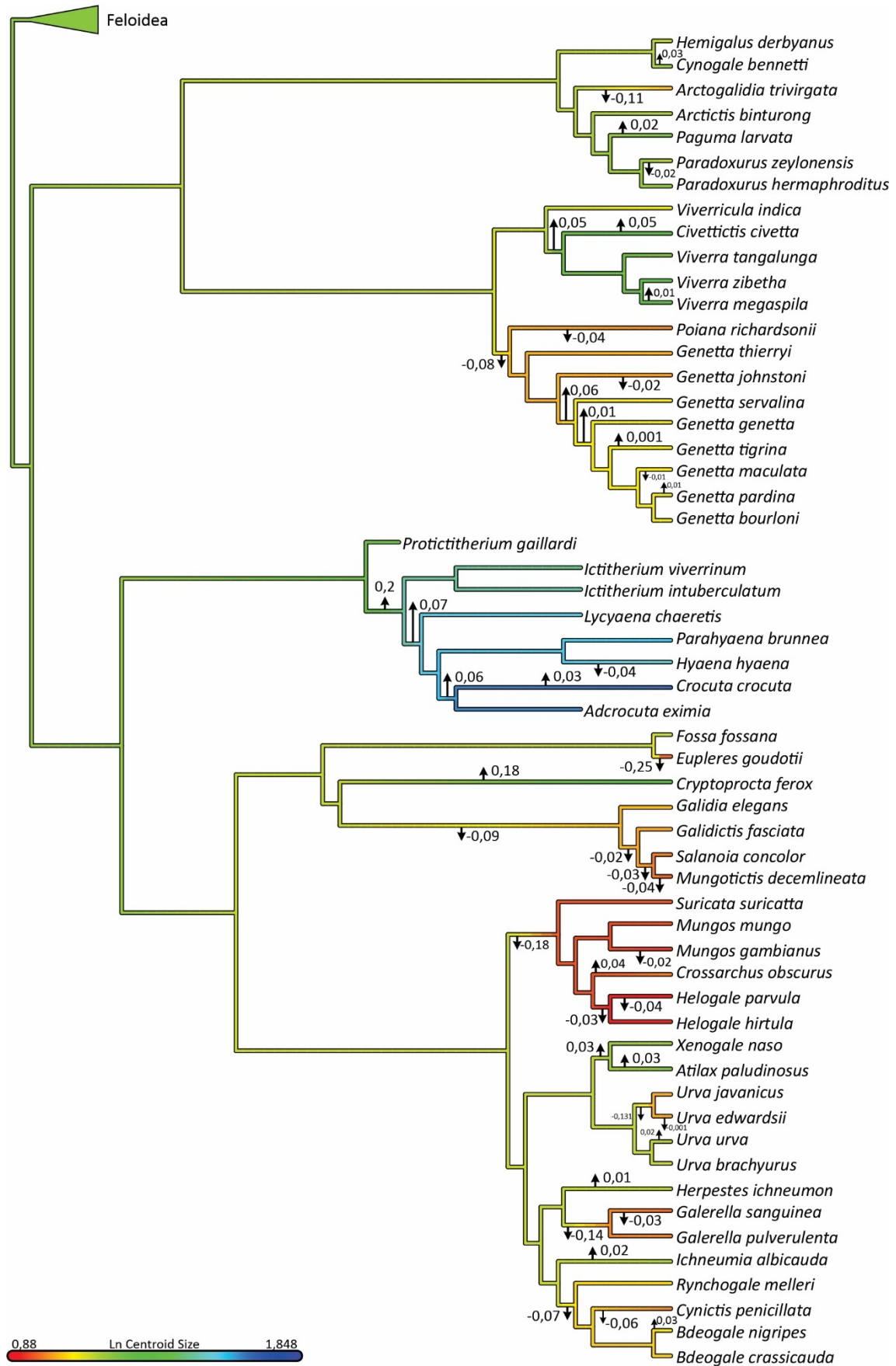


FIGURA 4.4. Detalle de la figura 4.2 con la optimización del tamaño del centroide del molar carnívor inferior en una parte de Feliformia. Las flechas indican las ramas con aumentos y decrementos, junto a su magnitud.

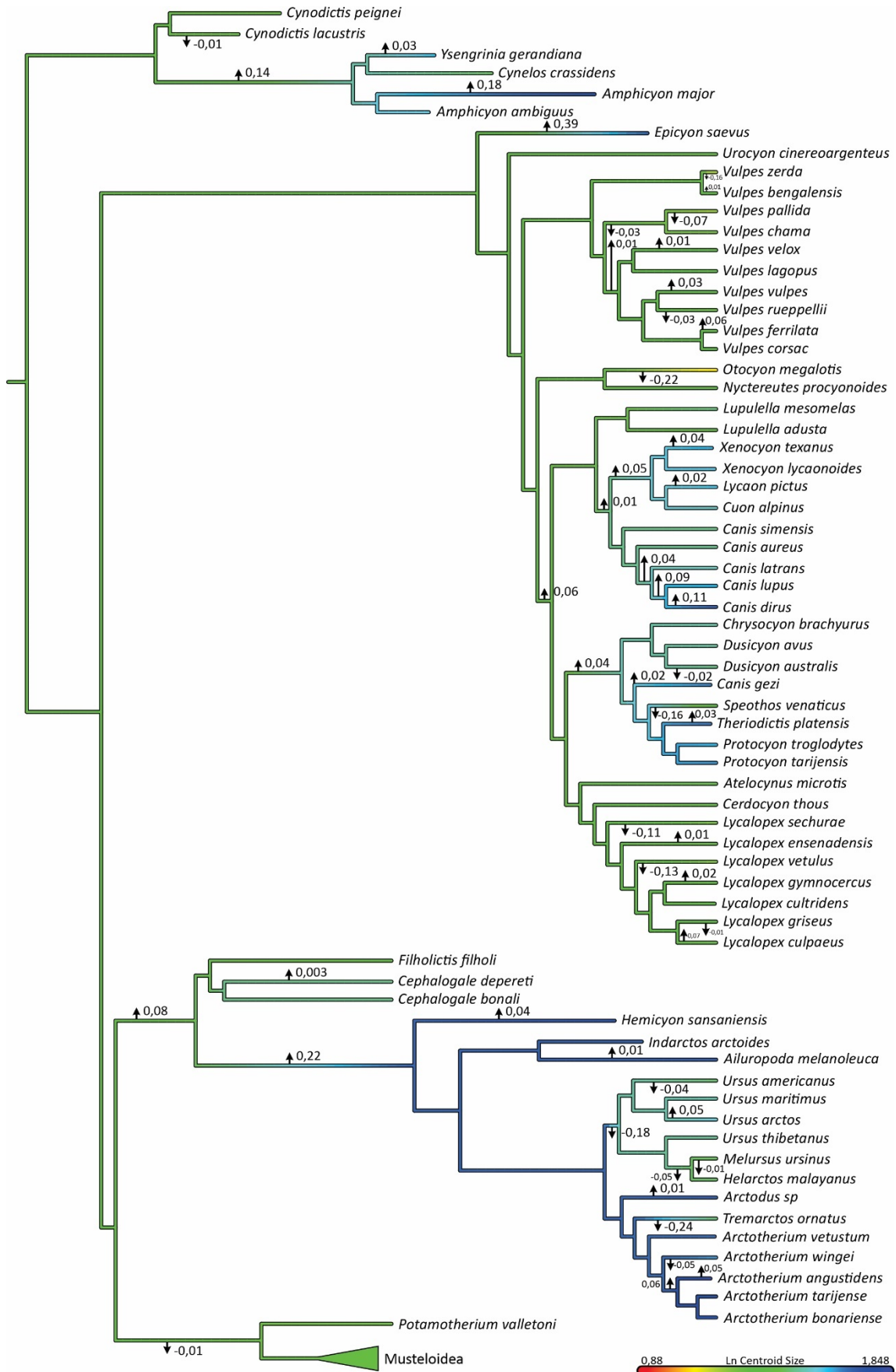


FIGURA 4.5. Detalle de la figura 4.2 con la optimización del tamaño del centroide del molar carnívoro inferior en una parte de Caniformia. Las flechas indican las ramas con aumentos y decrementos, junto a su magnitud.

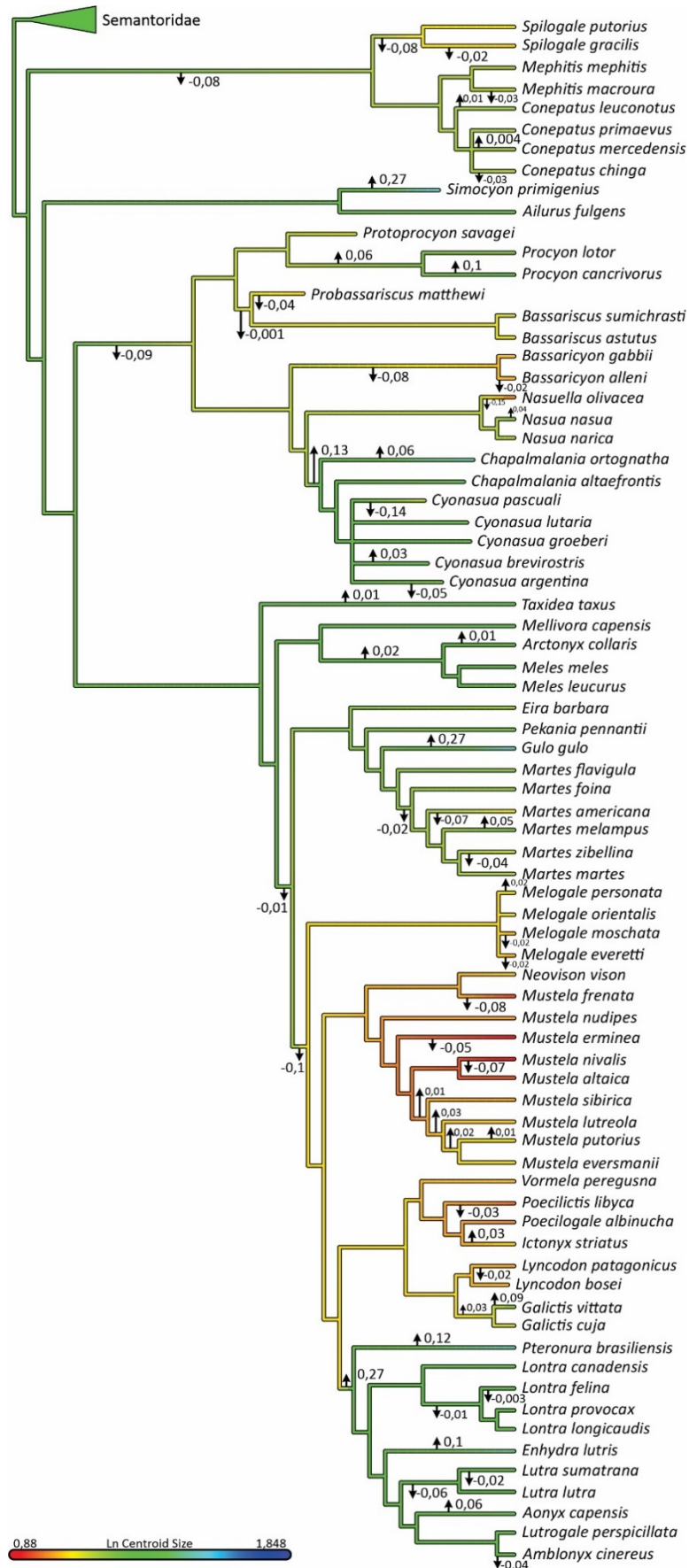


FIGURA 4.6. Detalle de la figura 4.2 con la optimización del tamaño del centroide del molar carnívor inferior en una parte de Caniformia. Las flechas indican las ramas con aumentos y decrementos, junto a su magnitud.

Un resumen con porcentajes de frecuencia de estasis, incrementos y decrementos para los principales clados de Carnivora con más de tres nodos internos se muestra en la Tab. 4.1. Si se consideran todos los nodos dentro de Carnivora, se observan altos porcentajes de estasis (62,16%) seguido por porcentajes similares de incrementos y decrementos (19,75% y 18,09% respectivamente) (Tab. 4.1). En la mayoría de los clados se repite ese patrón. Los valores relativos indicarían en cambio que hay más incrementos que decrementos para Caniformia, Amphicyonidae, Canidae, Hyaenidae y Machairodontidae (Tab. 4.1). Mientras que los decrementos ganan importancia por sobre los incrementos para Mephitidae y Eupleridae (Tab. 4.1).

TABLA 4.1. Las frecuencias de estasis, incrementos y decrementos en la optimización del tamaño del centroide del molar para cada clado principal de Carnivora con más de tres nodos internos

	Estasis		Incrementos		Decrementos		Nodos totales
	FA	%	FA	%	FA	%	
Carnivora	299	62,16	95	19,75	87	18,09	481
Caniformia	173	62,01	58	20,79	48	17,20	279
Amphicyonidae	7	63,64	3	27,27	1	9,09	11
Canidae	53	63,86	20	24,10	10	12,05	83
Mephitidae	7	50,00	2	14,29	5	35,71	14
Mustelidae	57	62,64	17	18,68	17	18,68	91
Procyonidae	18	56,25	6	18,75	8	25,00	32
Ursidae	18	62,07	5	17,24	6	20,69	29
Feliformia	125	62,19	37	18,41	39	19,40	201
Eupleridae	7	53,85	1	7,69	5	38,46	13
Felidae	46	64,79	12	16,90	13	18,31	71
Herpestidae	22	56,41	7	17,95	10	25,64	39
Hyaenidae	10	66,67	4	26,67	1	6,67	15
Machairodontidae	5	55,56	3	33,33	1	11,11	9
Viverridae	6	63,41	9	21,95	6	14,63	41

FA, frecuencia absoluta de nodos; %, porcentaje de nodos total

La optimización del porcentaje de vertebrados en la filogenia requirió 55,27 pasos y se puede ver en el Apéndice 4.2, mientras que en las Figs. 4.7-4.11 se observan los valores promedio para cada nodo. Altos porcentajes de vertebrados se optimizan para Felidae, Hyaenidae y algunos Canidae y Mustelidae (Figs. 4.7-4.11). Mientras que se observaron valores bajos para Ursidae, Ailuridae, Procyonidae, Lutrinae y algunos Viverridae, Herpestidae y Canidae (Figs. 4.7 y 4.9-4.11). El mayor aumento absoluto en cualquier rama de Carnivora se localizó en *Cryptoprocta ferox* (+ 52,35%), mientras que las mayores disminuciones en términos absolutos se dieron en *Prionailurus viverrinus* (-44,18%) y en el nodo basal de Lutrinae (- 44,04%) (Figs. 4.8-4.9 y 4.11). Los nodos donde ocurren cambios (incrementos o decrementos) son minoritarios, existiendo en la mayoría de los nodos estasis.

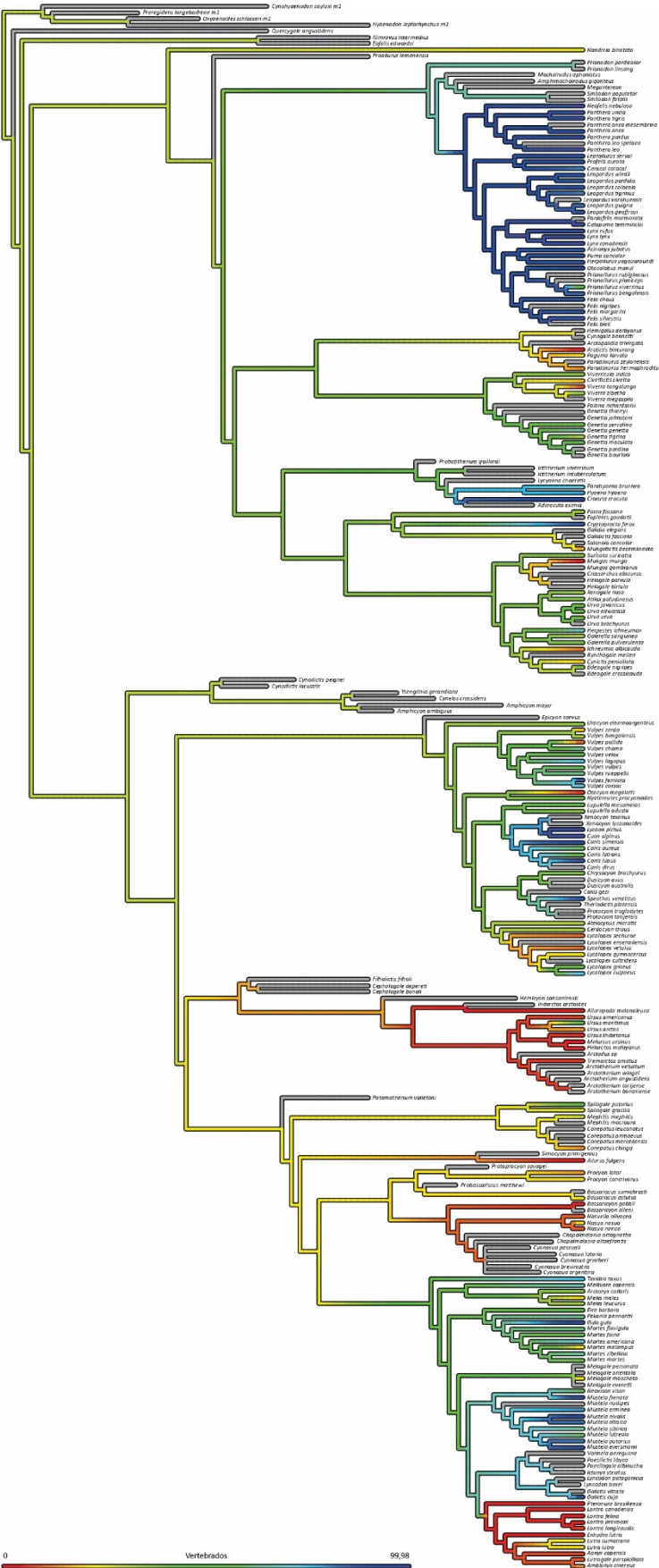


FIGURA 4.7. Optimización del porcentaje consumido de vertebrados en Carnivora. En las figuras 4.8-4.11 se muestran con mayor detalle los clados.

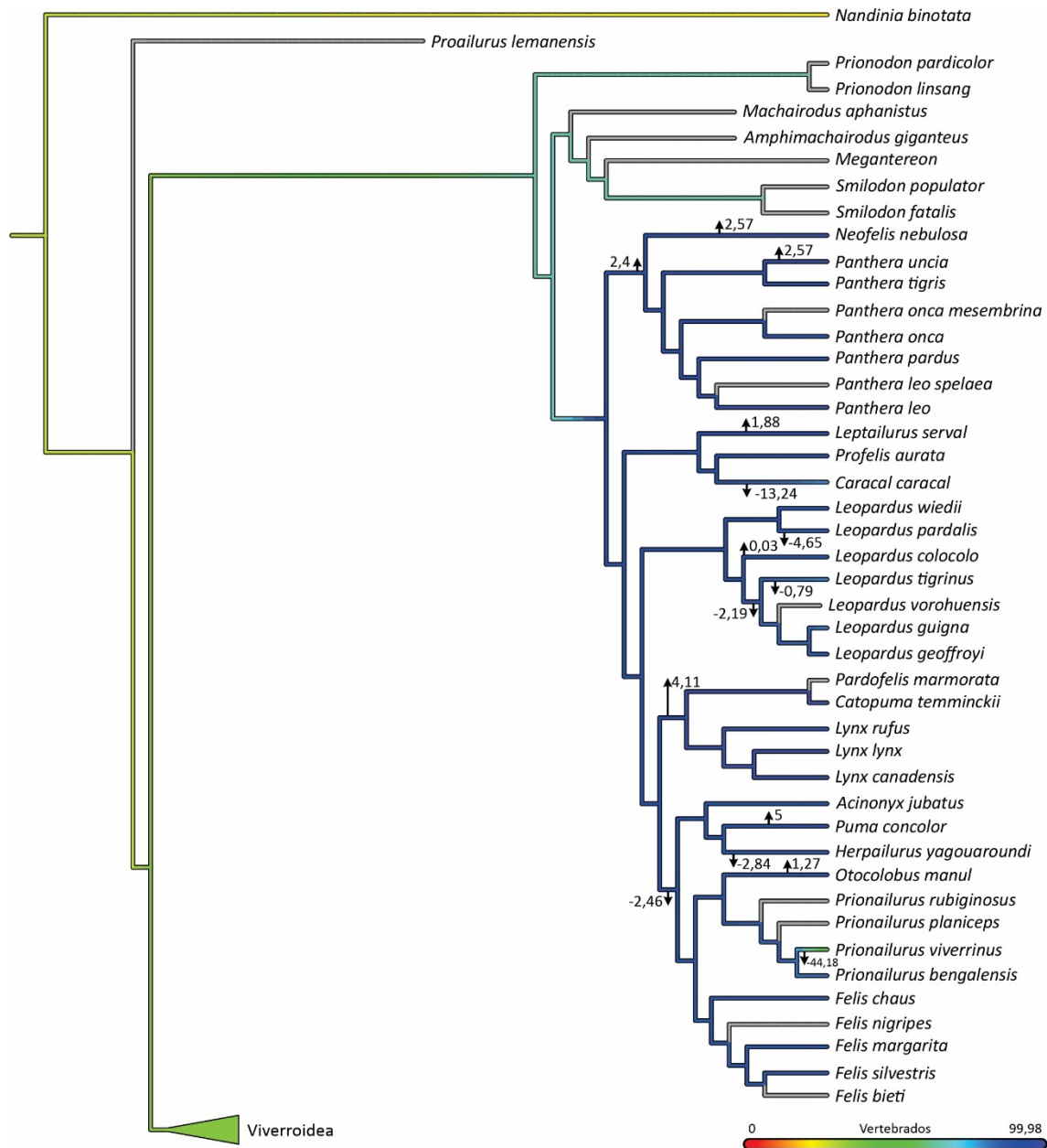


FIGURA 4.8. Detalle de la figura 4.7 con la optimización del porcentaje consumido de vertebrados en una parte de Feliformia. Las flechas indican las ramas con aumentos y decrementos, junto a su magnitud.

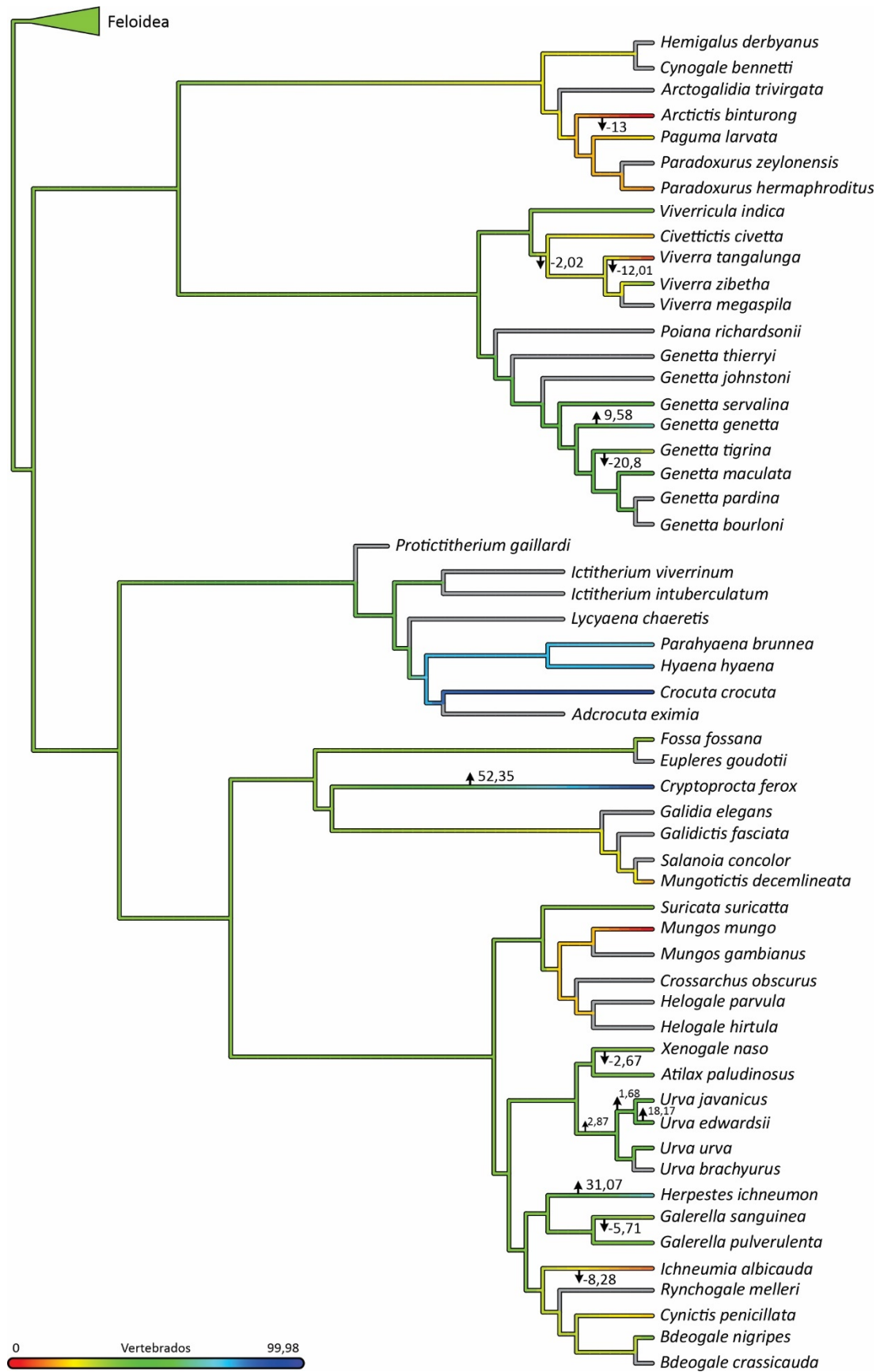


FIGURA 4.9. Detalle de la figura 4.7 con la optimización del porcentaje consumido de vertebrados en una parte de Feliformia. Las flechas indican las ramas con aumentos y decrementos, junto a su magnitud.

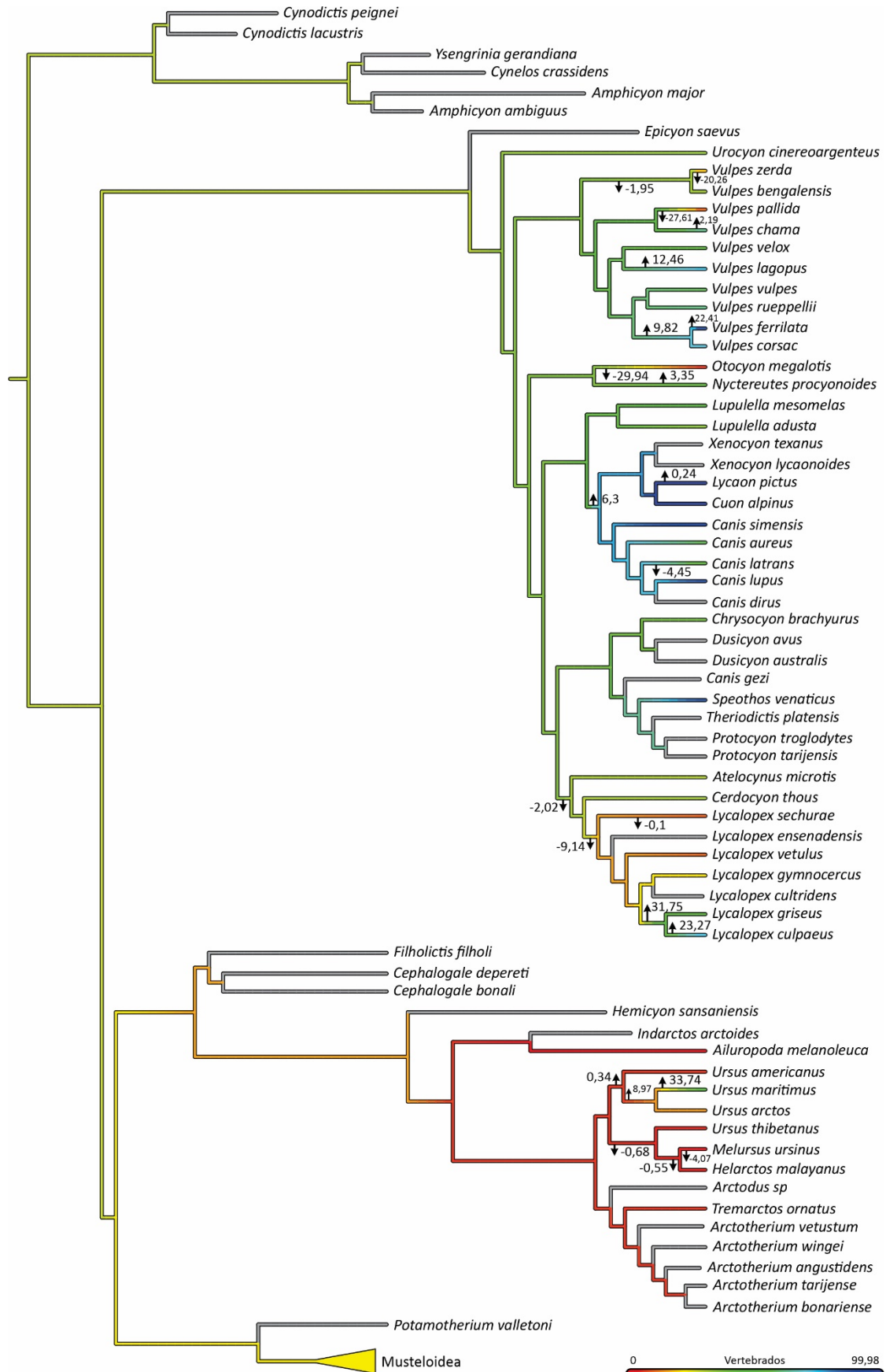


FIGURA 4.10. Detalle de la figura 4.7 con la optimización del porcentaje consumido de vertebrados en una parte de Caniformia. Las flechas indican las ramas con aumentos y decrementos, junto a su magnitud.

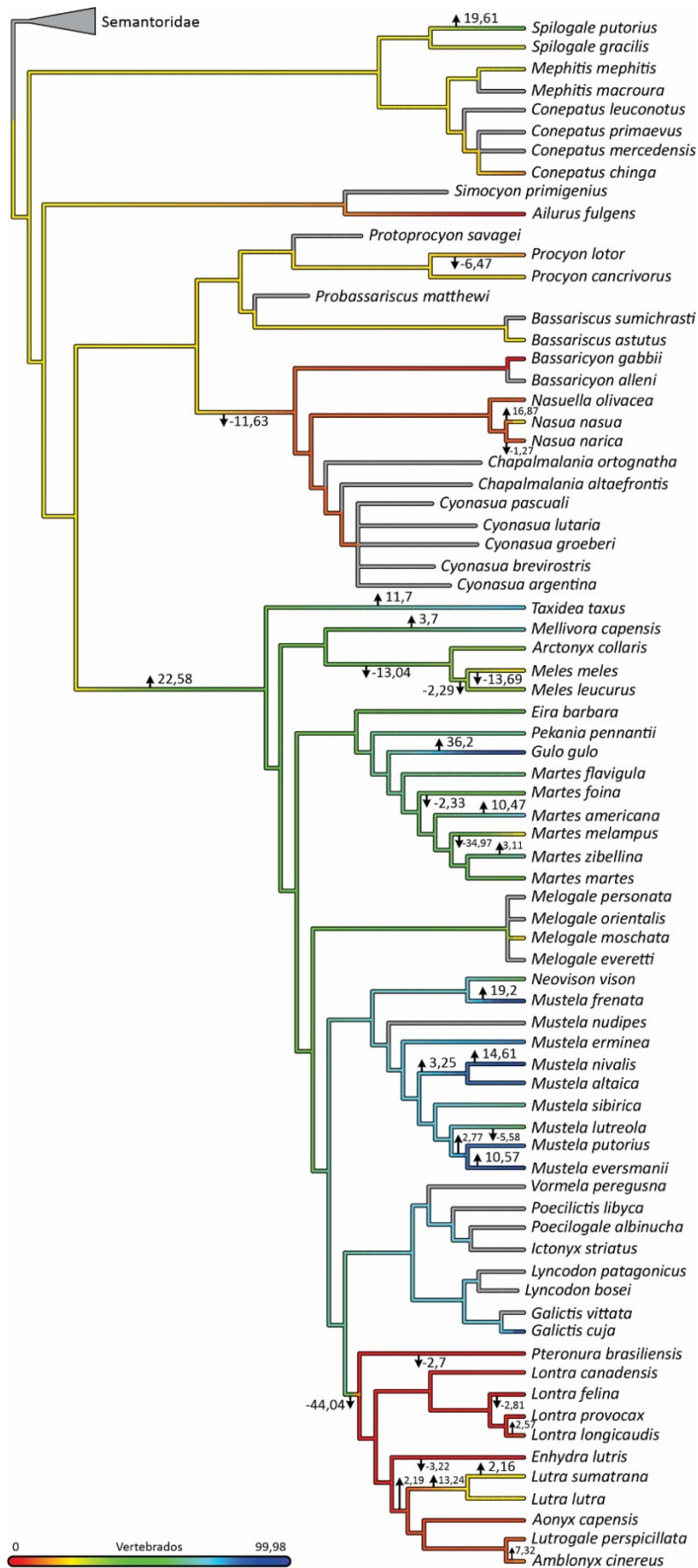


FIGURA 4.11. Detalle de la figura 4.7 con la optimización del porcentaje consumido de vertebrados en una parte de Caniformia. Las flechas indican las ramas con aumentos y decrementos, junto a su magnitud.

La optimización del porcentaje de peces en la filogenia requirió 25,91 pasos y se puede ver en el Apéndice 4.3, mientras que en la Fig. 4.12 se observan los valores promedio para cada nodo. La gran mayoría de los nodos poseen nulo porcentaje de peces en su dieta, a excepción de Lutrinae, *Prionailurus viverrinus*, *Atelocynus microtis*, *Mustela lutreola* y *Neovison vison* (Fig. 4.12). El mayor aumento se localizó en *Pteronura brasiliensis* (+ 54,97%), mientras que la mayor disminución se dio en *Enhydra lutris* (- 30,38%) (Fig. 4.12). Los nodos donde ocurren cambios (incrementos o decrementos) son minoritarios, existiendo en la mayoría de los nodos estasis.

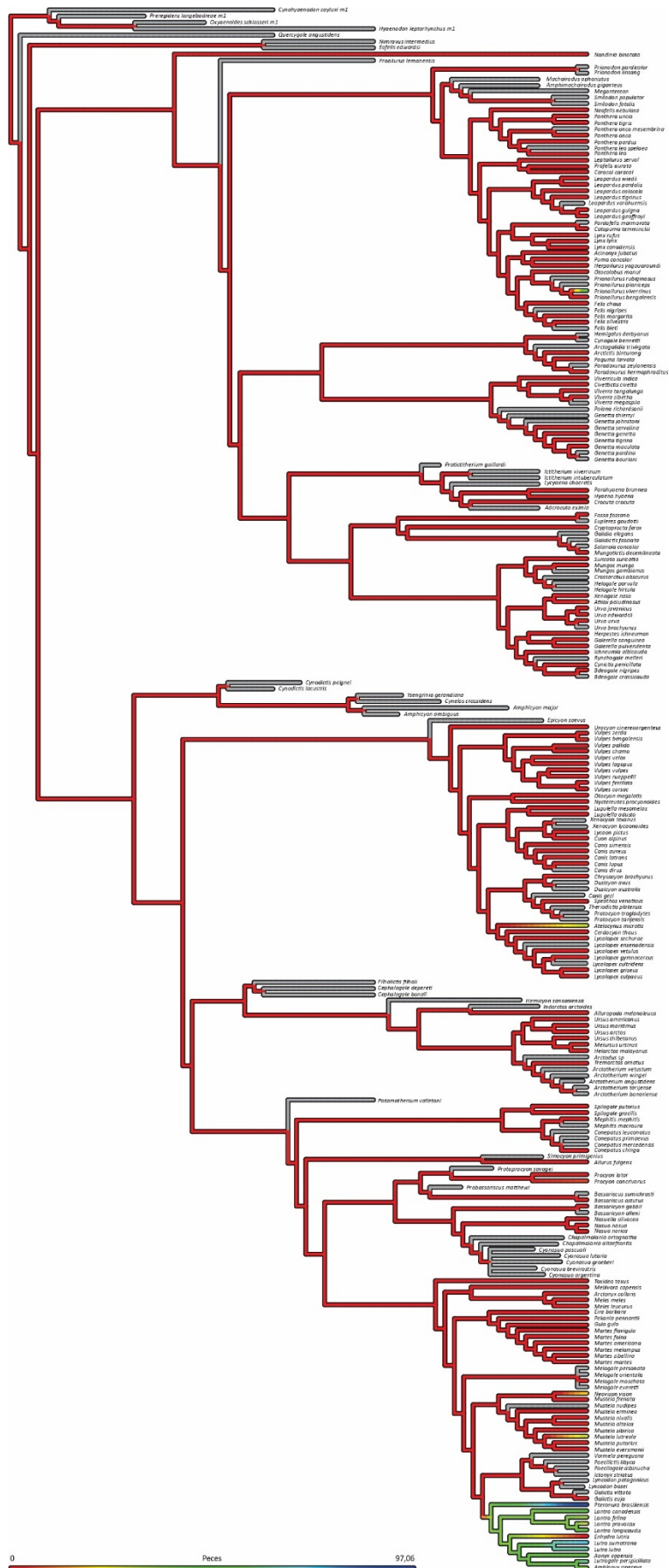


FIGURA 4.12. Optimización del porcentaje consumido de peces en Carnivora.

La optimización del porcentaje de artrópodos en la filogenia requirió 66,48 pasos y se puede ver en el Apéndice 4.4, mientras que en las Figs. 4.13-4.17 se observan los valores promedio para cada nodo. La gran mayoría de los nodos poseen bajos porcentaje de artrópodos en su dieta, a excepción de algunos terminales que consumen gran cantidad de este ítem (Figs. 4.13-4.17). El mayor aumento se localizó en *Vulpes pallida* (+ 64,44%), mientras que la mayor disminución se dio en *Cryptoprocta ferox* (- 38,03%) (Figs. 4.15 y 4.16). Los nodos donde ocurren cambios (incrementos o decrementos) son minoritarios, existiendo en la mayoría de los nodos estasis.

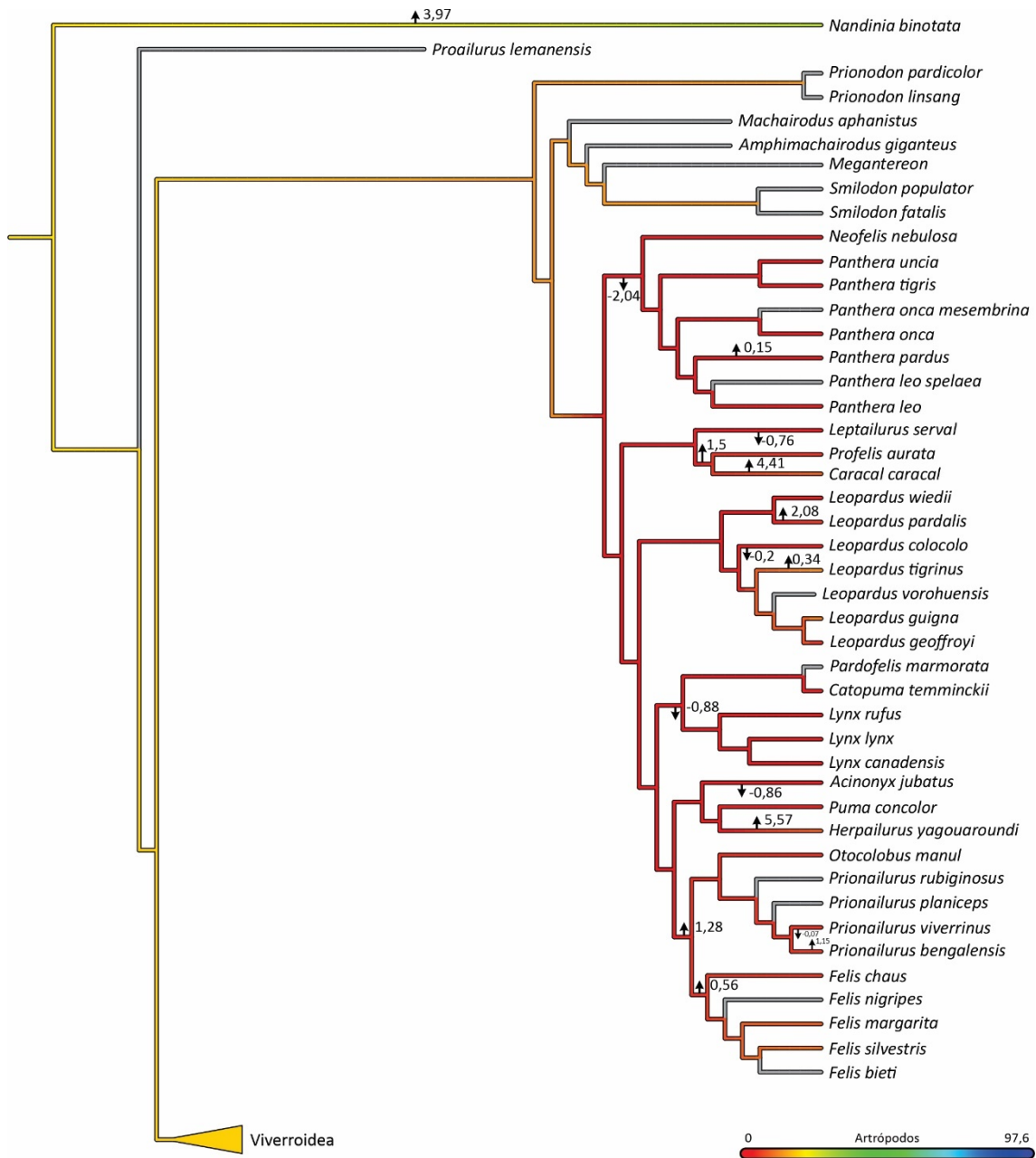


FIGURA 4.14. Detalle de la figura 4.13 con la optimización del porcentaje consumido de artrópodos y otros invertebrados en una parte de Feliformia. Las flechas indican las ramas con aumentos y decrementos, junto a su magnitud.

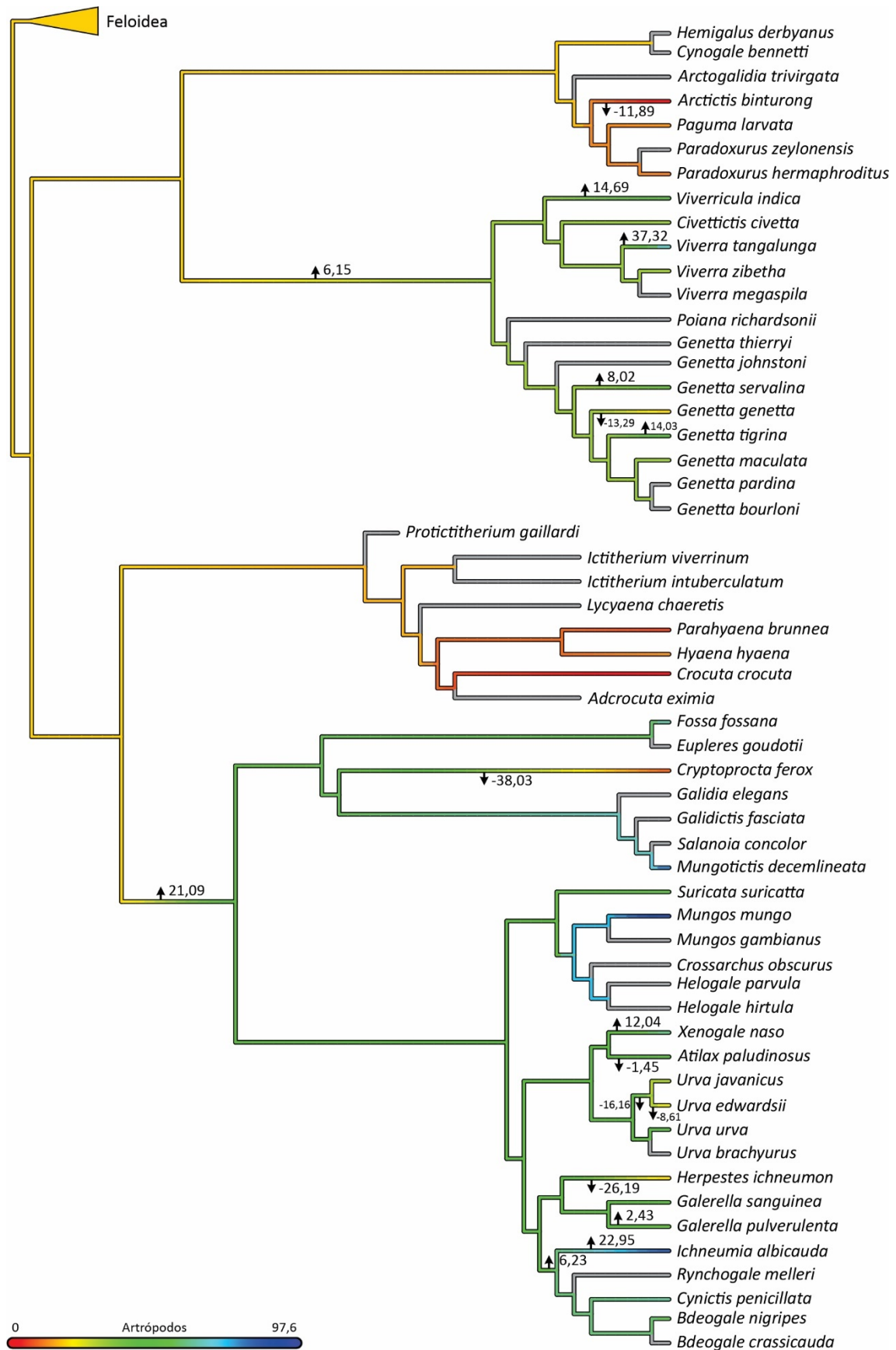


FIGURA 4.15. Detalle de la figura 4.13 con la optimización del porcentaje consumido de artrópodos y otros invertebrados en una parte de Feliformia. Las flechas indican las ramas con aumentos y decrementos, junto a su magnitud.

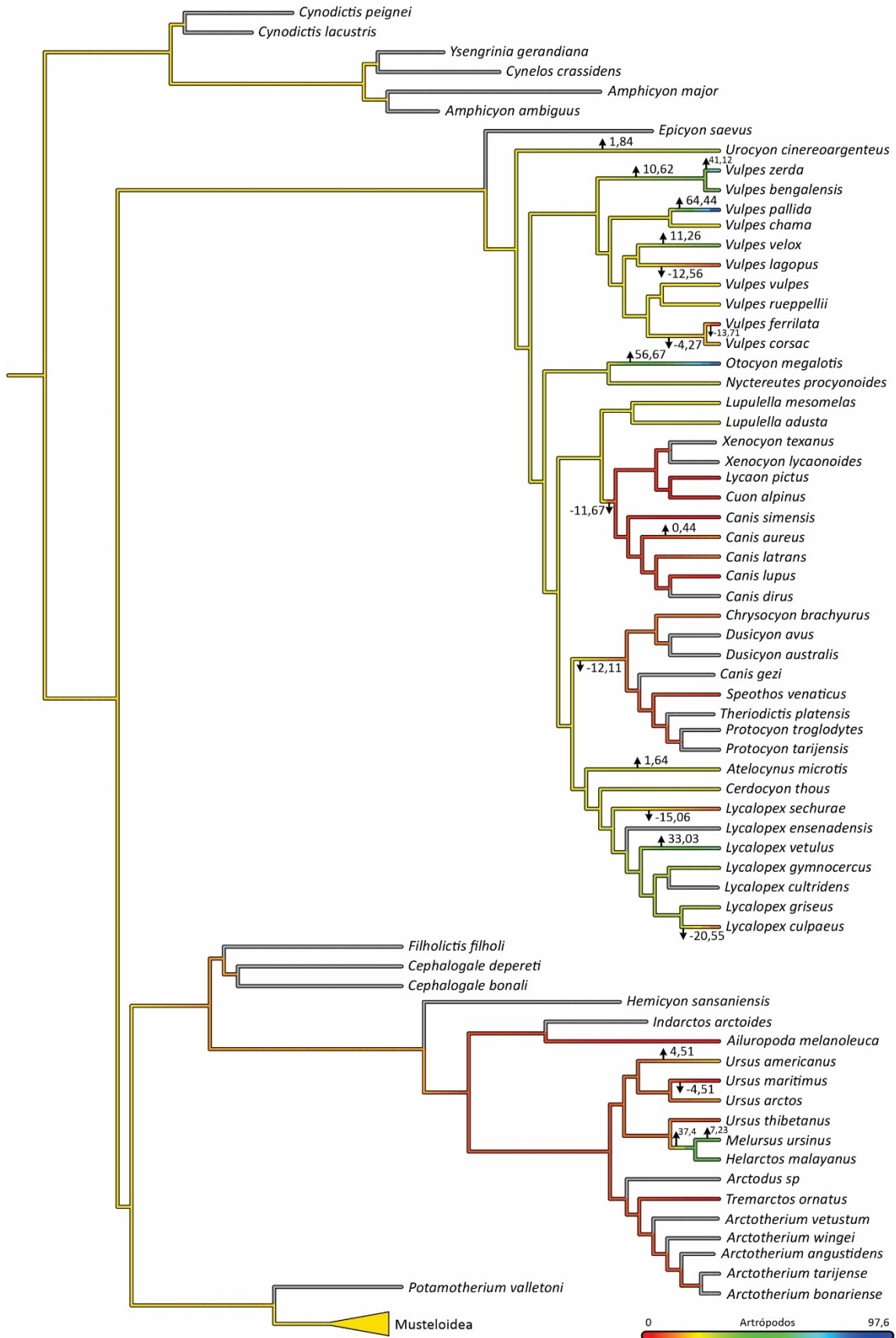


FIGURA 4.16. Detalle de la figura 4.13 con la optimización del porcentaje consumido de artrópodos y otros invertebrados en una parte de Caniformia. Las flechas indican las ramas con aumentos y decrementos, junto a su magnitud.

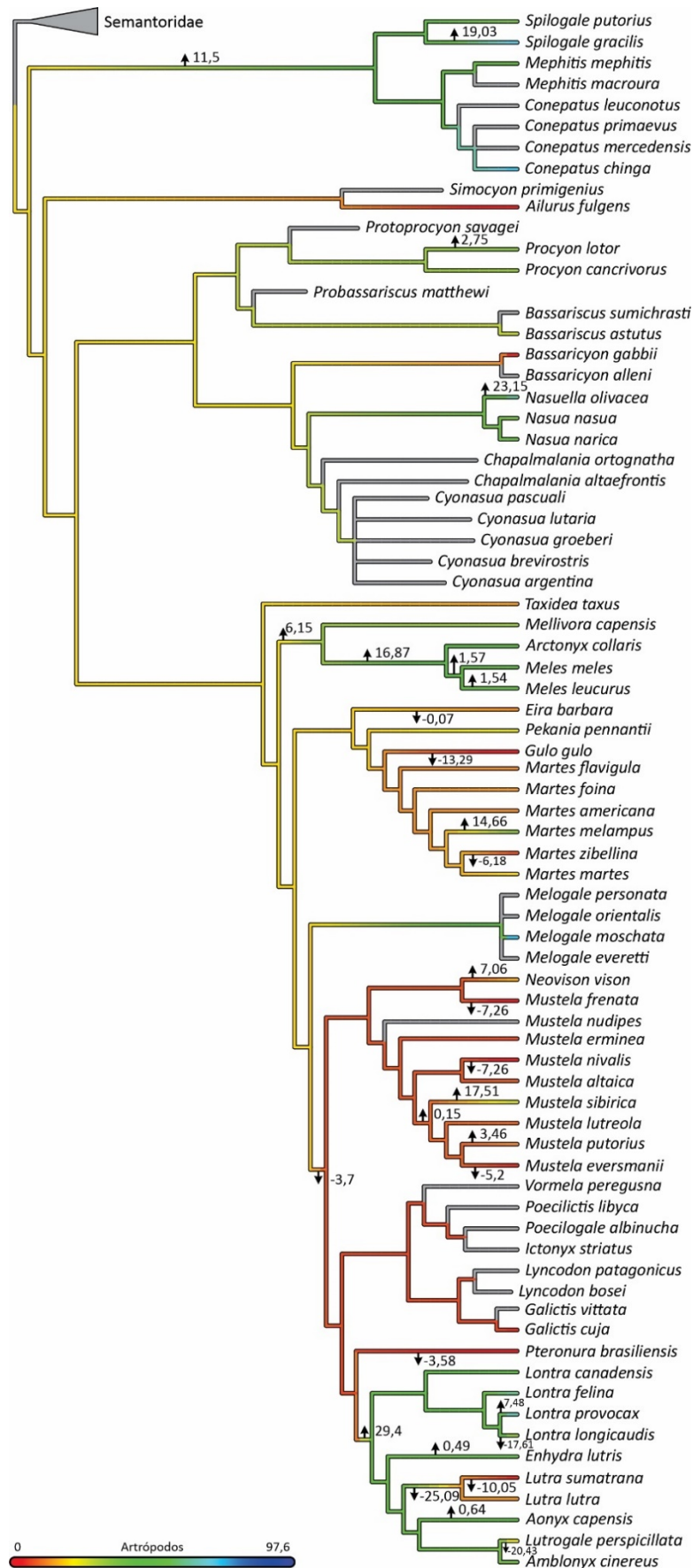


FIGURA 4.17. Detalle de la figura 4.13 con la optimización del porcentaje consumido de artrópodos y otros invertebrados en una parte de Caniformia. Las flechas indican las ramas con aumentos y decrementos, junto a su magnitud.

La optimización del porcentaje de frutas en la filogenia requirió 49,89 pasos y se puede ver en el Apéndice 4.5, mientras que en las Figs. 4.18-4.22 se observan los valores promedio para cada nodo. La gran mayoría de los nodos poseen bajos porcentaje de frutas en su dieta, a excepción de Nandiniidae, Paradoxurinae, Ursidae, Procyonidae y algunos Canidae y Guloninae (Figs. 4.18-4.22). El mayor aumento se localizó en *Lycalopex sechurae* (+ 42,71%), mientras que la mayor disminución se dio en *Ursus maritimus* (- 20,68%) (Fig. 4.21). Los nodos donde ocurren cambios (incrementos o decrementos) son minoritarios, existiendo en la mayoría de los nodos estasis.

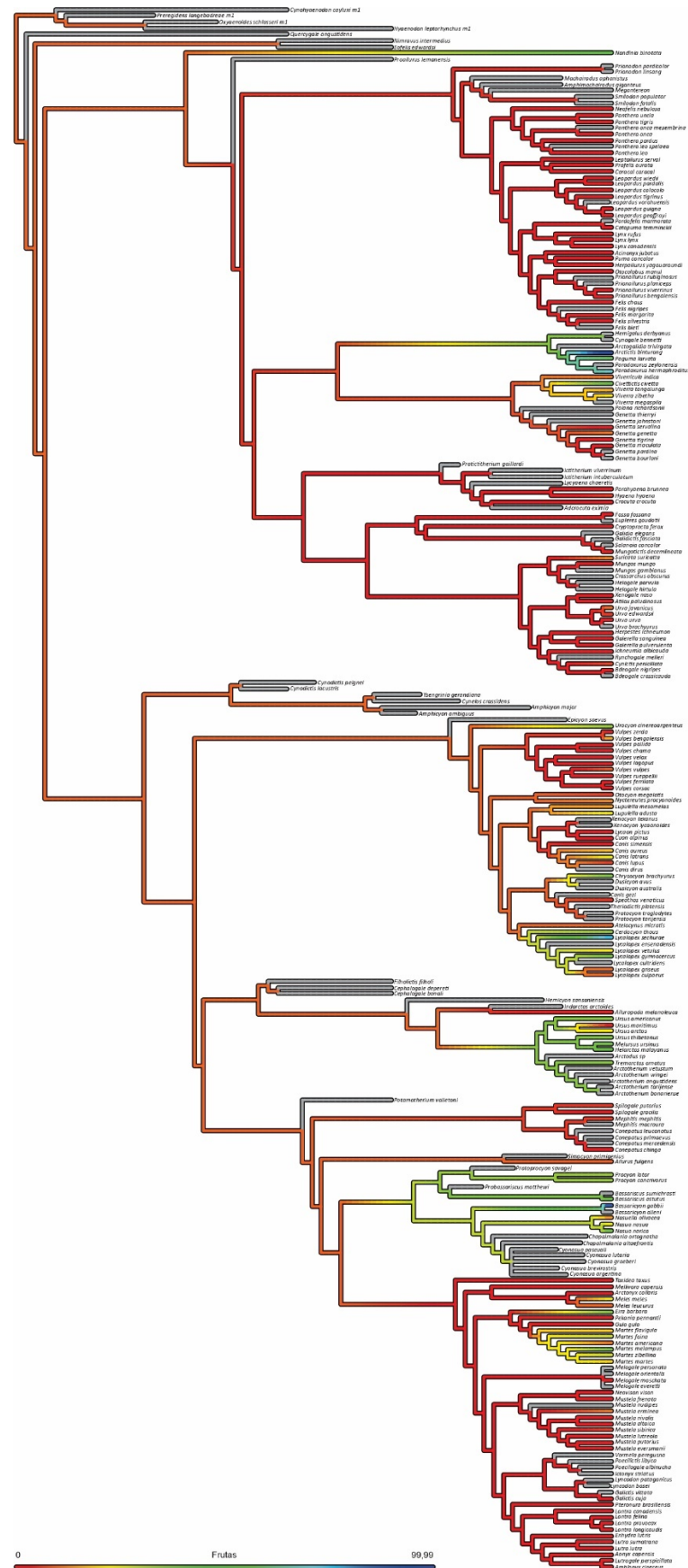


FIGURA 4.18. Optimización del porcentaje consumido de frutas en Carnivora. En las figuras 4.19-4.22 se muestran con mayor detalle los clados.

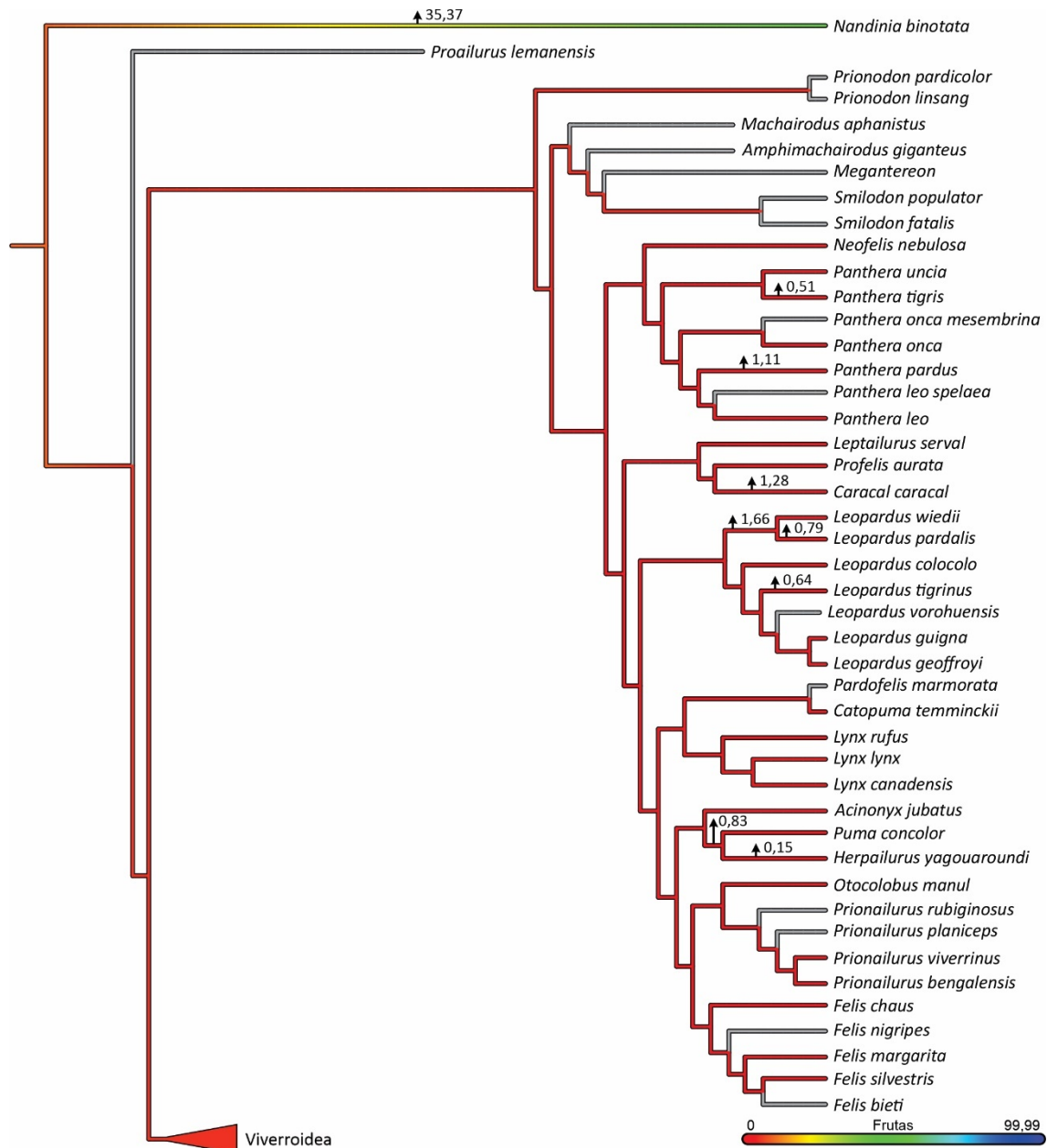


FIGURA 4.19. Detalle de la figura 4.18 con la optimización del porcentaje consumido de frutas en una parte de Feliformia. Las flechas indican las ramas con aumentos y decrementos, junto a su magnitud.

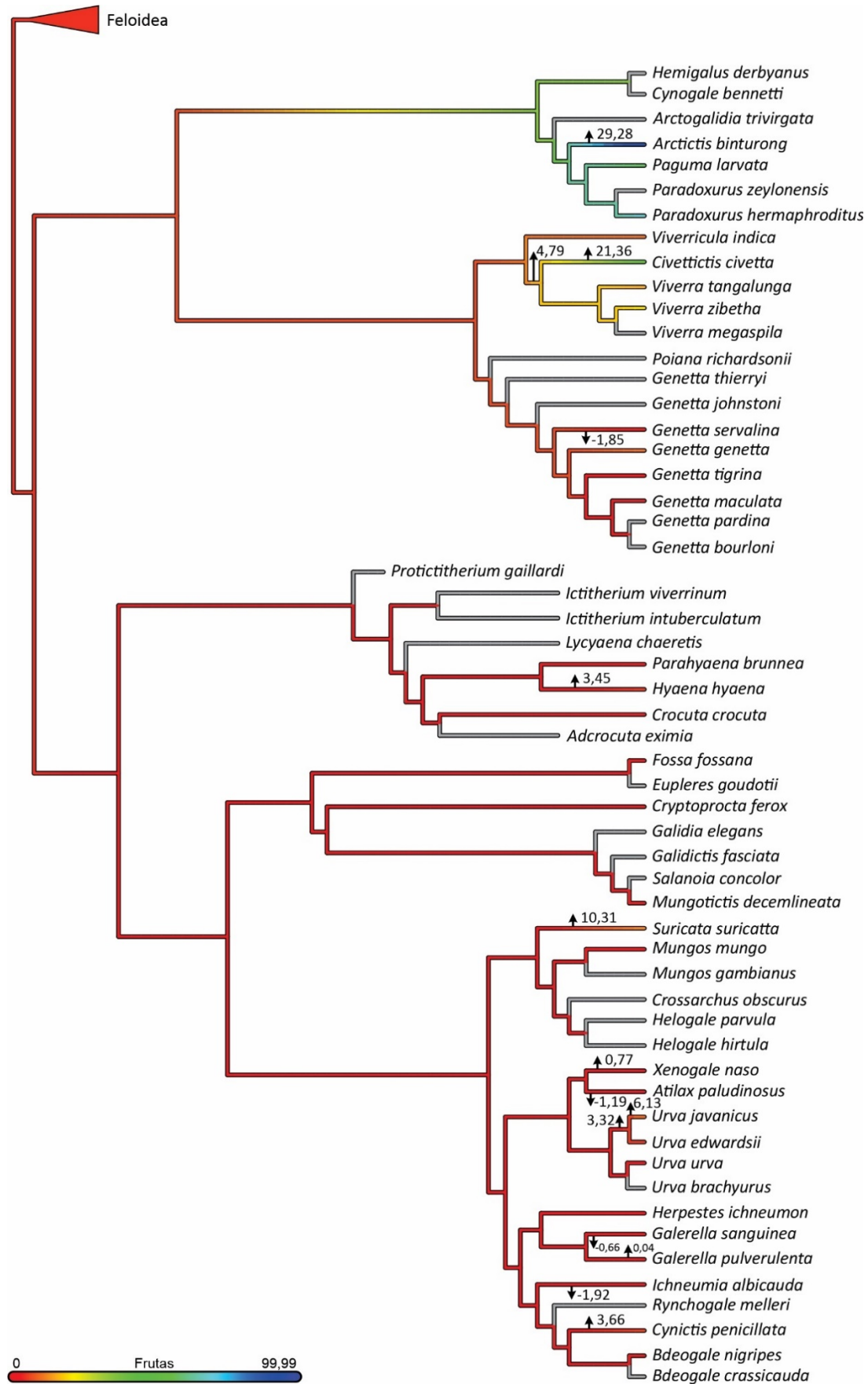


FIGURA 4.20. Detalle de la figura 4.18 con la optimización del porcentaje consumido de frutas en una parte de Feliformia. Las flechas indican las ramas con aumentos y decrementos, junto a su magnitud.

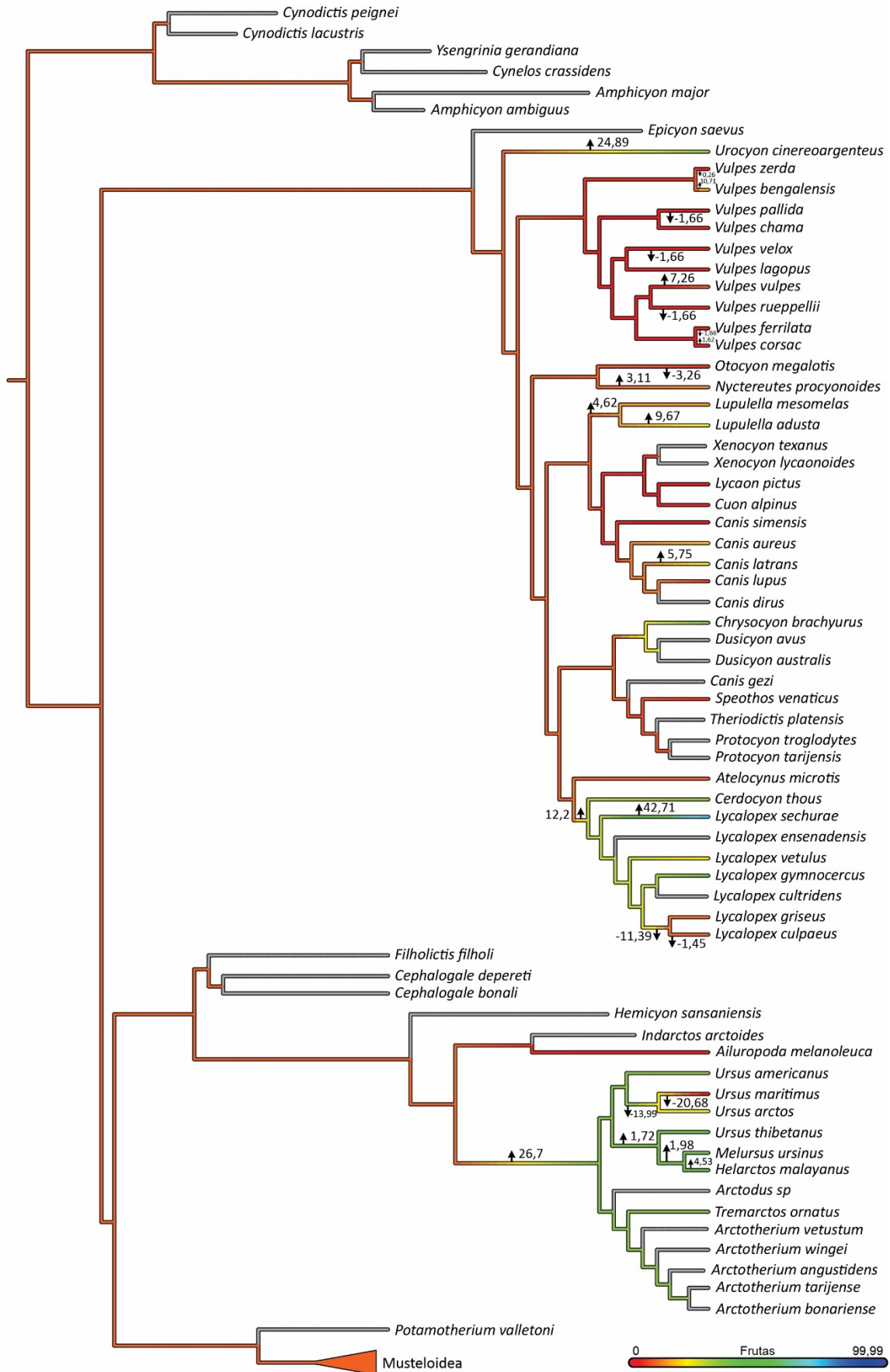


FIGURA 4.21. Detalle de la figura 4.18 con la optimización del porcentaje consumido de frutas en una parte de Caniformia. Las flechas indican las ramas con aumentos y decrementos, junto a su magnitud.

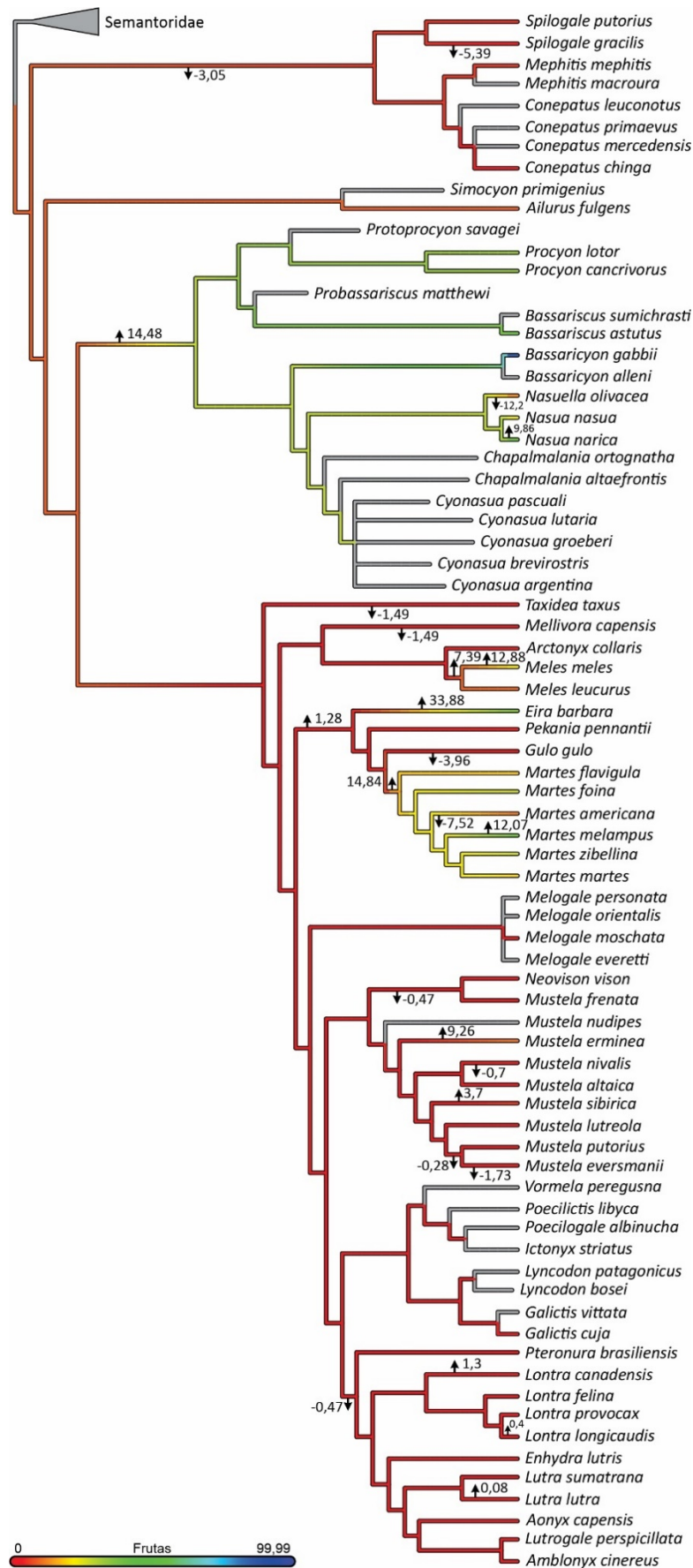


FIGURA 4.22. Detalle de la figura 4.18 con la optimización del porcentaje consumido de frutas en una parte de Caniformia. Las flechas indican las ramas con aumentos y decrementos, junto a su magnitud.

La optimización del porcentaje de restos vegetales en la filogenia requirió 40,69 pasos y se puede ver en el Apéndice 4.6, mientras que en las Figs. 4.23-4.27 se observan los valores promedio para cada nodo. La gran mayoría de los nodos poseen nulo porcentaje de vegetales en su dieta, a excepción de Ursidae y Ailuridae (Figs. 4.23 y 4.26-4.27). El mayor aumento se localizó en *Parahyaena brunnea* (+ 17,04%), mientras que la mayor disminución se dio en un nodo interno de Ursinae (- 47,46%) (Figs. 4.25-4.26). Los nodos donde ocurren cambios (incrementos o decrementos) son minoritarios, existiendo en la mayoría de los nodos estasis.

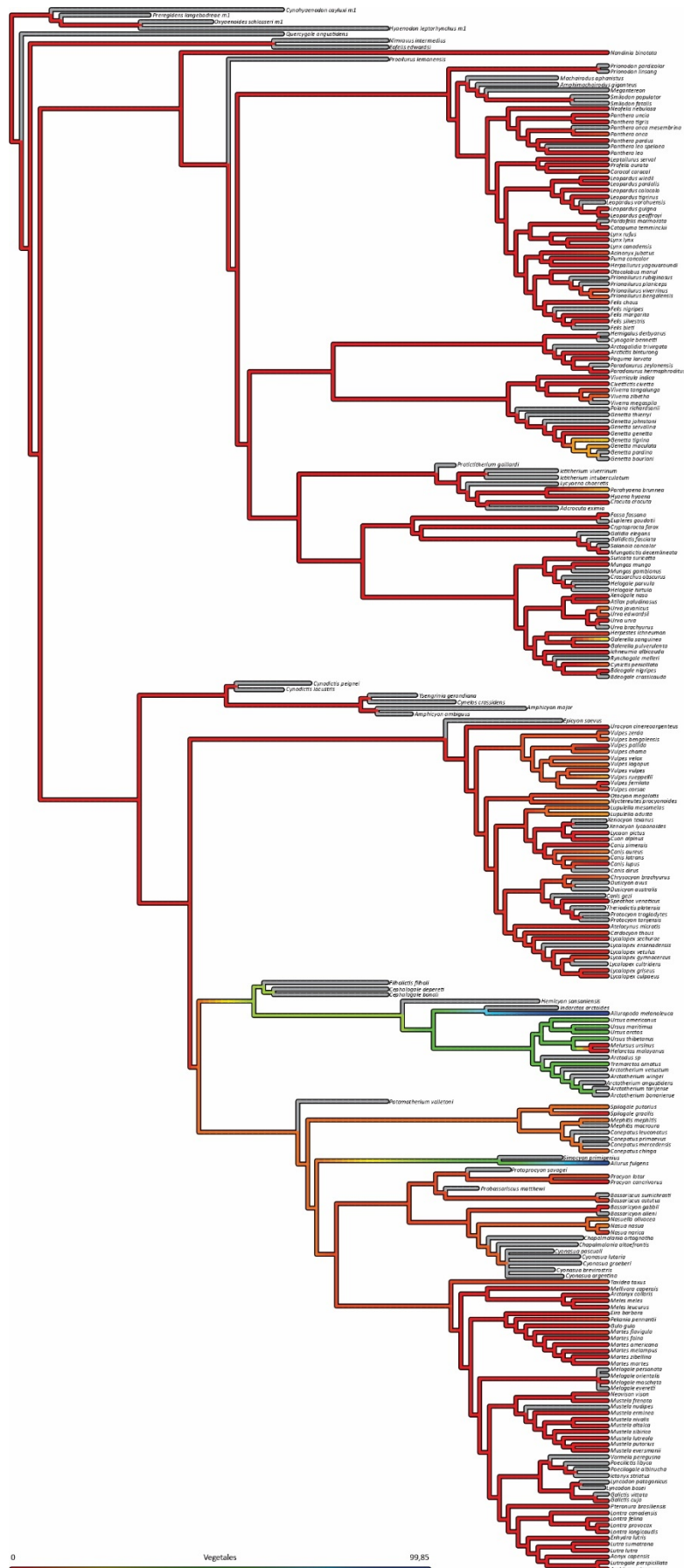


FIGURA 4.23. Optimización del porcentaje consumido de otros restos vegetales en Carnivora. En las figuras 4.24-4.27 se muestran con mayor detalle los clados.



FIGURA 4.24. Detalle de la figura 4.23 con la optimización del porcentaje consumido de otros restos vegetales en una parte de Feliformia. Las flechas indican las ramas con aumentos y decrementos, junto a su magnitud.



FIGURA 4.25. Detalle de la figura 4.23 con la optimización del porcentaje consumido de otros restos vegetales en una parte de Feliformia. Las flechas indican las ramas con aumentos y decrementos, junto a su magnitud.

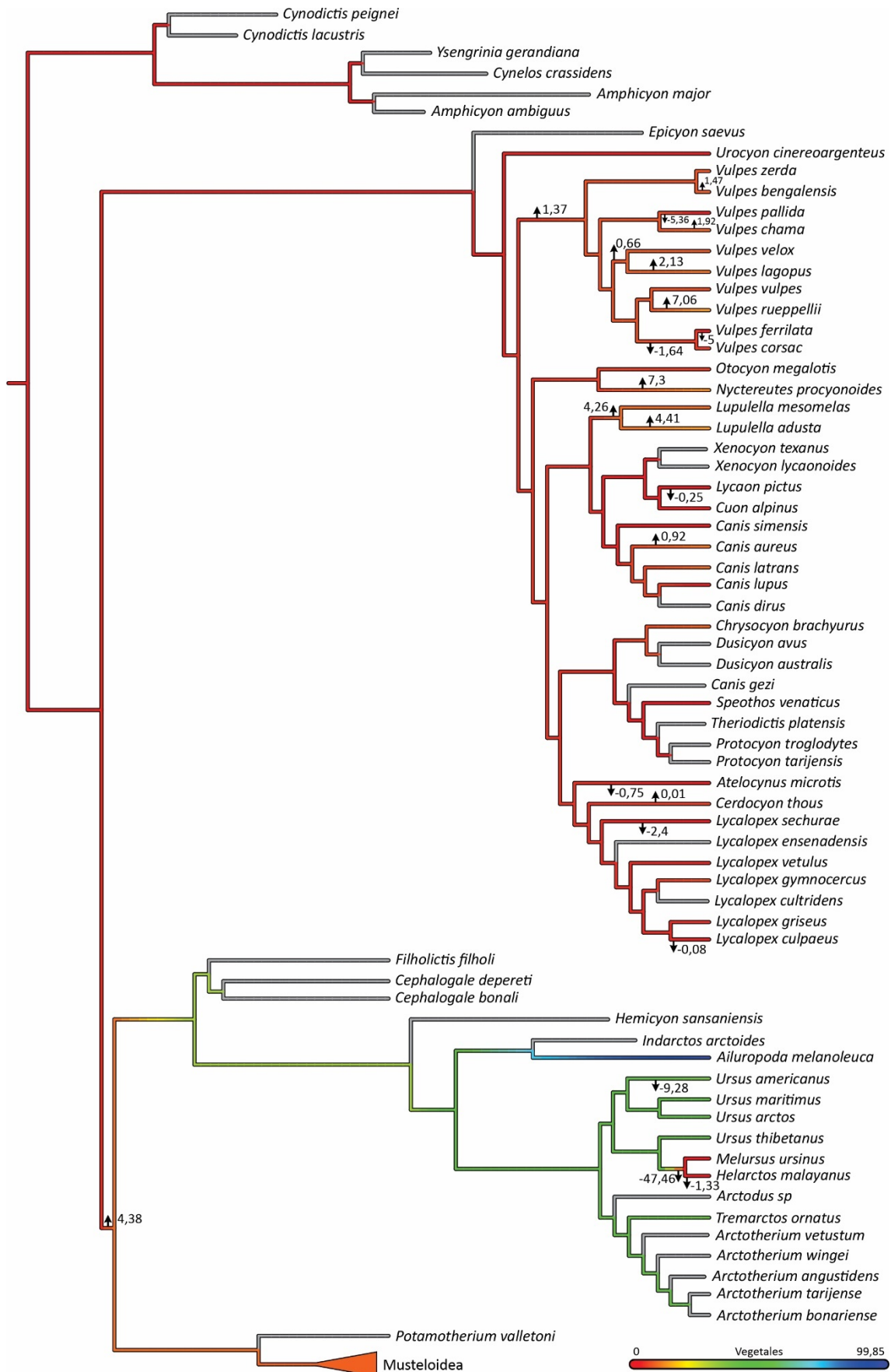


FIGURA 4.26. Detalle de la figura 4.23 con la optimización del porcentaje consumido de otros restos vegetales en una parte de Caniformia. Las flechas indican las ramas con aumentos y decrementos, junto a su magnitud.

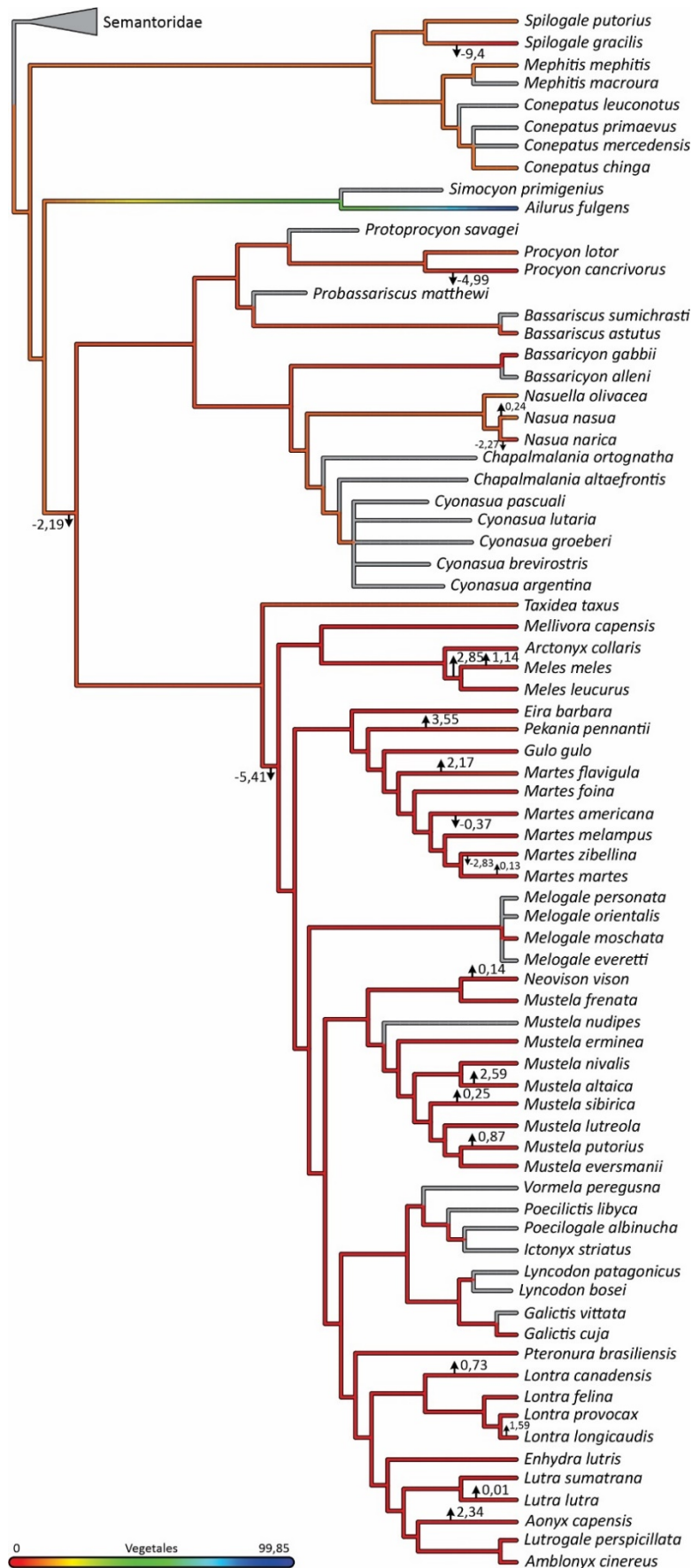


FIGURA 4.27. Detalle de la figura 4.23 con la optimización del porcentaje consumido de otros restos vegetales en una parte de Caniformia. Las flechas indican las ramas con aumentos y decrementos, junto a su magnitud.

La optimización de la forma del molar carnicero inferior en la filogenia requirió 26,51 pasos para explicar la forma observada en los taxones terminales. Debido al tamaño del árbol, es imposible mostrar la optimización de la forma en una única página, pero la optimización obtenida se puede ver en el Apéndice 4.7. Mientras que se presentan los principales cambios para los ancestros de las distintas familias en la Fig. 4.28. La mayoría de los cambios extremos tuvieron lugar en las ramas terminales, que corresponden a especies con morfologías extremas (por ejemplo, *Cryptoprocta ferox*, *Enhydra lutris*, *Otocyon megalotis* y *Epicyon saevus*). En cuanto a los nodos internos, los mayores cambios se dieron en el nodo basal de Melinae y Felidae + Machairodontidae. Para el nodo basal de Carnivora se optimizó un molar de tamaño igual al promedio de todas las especies y de morfología levemente reducida ya que si bien posee metacónido, el talónido es relativamente corto y carece de entocónido (Fig. 4.28). Con lo que respecta a la dieta, se optimizó una dieta animalívora (basada en restos de vertebrados no peces y artrópodos y otros invertebrados) (Fig. 4.28). Al comparar el nodo ancestral de Feliformia contra aquel de Caniformia, si bien los porcentajes de dieta se optimizan de manera similar al ancestro de Carnivora, los molares carnívoros son diferentes. El ancestro de Feliformia posee molares ligeramente más pequeños y sin entocónidos, mientras que el ancestro de Caniformia posee molares de tamaño promedio y con todas las cúspides presentes (Fig. 4.28). A nivel de familias se observa que el entocónido se pierde y se recupera en diferentes nodos, mientras que el metacónido solo se pierde en el nodo basal de Felidae (Fig. 4.28). En lo que respecta al tamaño del molar, dientes de pequeño tamaño se optimiza para el ancestro de Nandiniidae y Prionodontidae, mientras que tamaños grandes de molares se optimizan para Ursidae (Fig. 4.28). Finalmente se observa una dieta cuyo ítem principal es la carne de vertebrados para los ancestros de Prionodontidae, Felidae, Hyaenidae y Mustelidae, son las frutas tanto para el ancestro de Nandiniidae como para aquel de Procyonidae, los artrópodos son prioritarios para Mephitidae, Eupleridae y Herpestidae, los restos vegetales para Ursidae y Ailuridae (Fig. 4.28). En los nodos basales de Viverridae y Canidae se observan que la carne de vertebrados y los artrópodos son ítems importantes para sus dietas (Fig. 4.28).

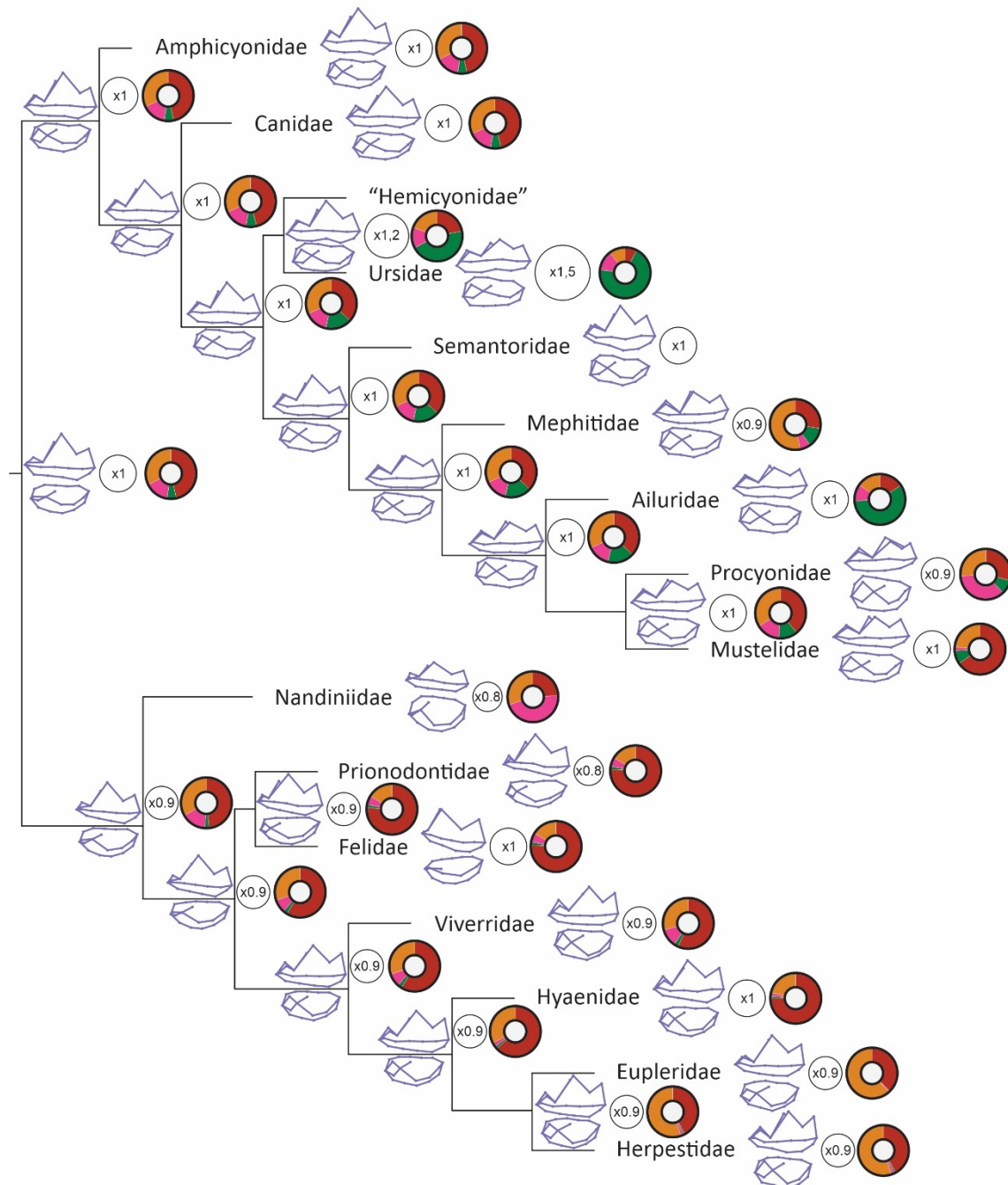


FIGURA 4.28. Filogenia simplificada mostrando la optimización de la forma y tamaño del molar junto a la dieta para los clados principales de Carnivora.

Las correlaciones utilizando los valores absolutos de cambio mostraron correlaciones significativas entre el cambio morfológico y el cambio en la proporción de vertebrados ($\rho = 0,4$, p-valor $<0,001$), peces ($\rho = 0,37$, p-valor $<0,05$) y artrópodos ($\rho = 0,23$, p-valor $<0,05$) (Tab. 4.2; Figs. 4.29 A-C). Además, también se vieron correlaciones significativas entre el cambio en el tamaño del molar y el cambio en la proporción de vertebrados ($\rho = 0,26$, p-valor $<0,1$), peces ($\rho = 0,57$, p-valor $<0,05$) y artrópodos ($\rho = 0,26$, p-valor $<0,1$) (Tab. 4.2; Figs. 4.29 D-F).

TABLA 4.2. Correlaciones entre valores absolutos de largo de rama		
	Morfológico	Tamaño
Morfológico	-	0,12
Tamaño	0,12	-
Vertebrados	0,40***	0,26.
Peces	0,37*	0,57*
Artrópodos	0,23*	0,26.
Frutas	0,17	0,12
Vegetales	0,01	0,16
<i>Códigos de significancia: $<0,001$ '***', $<0,01$ '**', $<0,05$ '*', $<0,1$ '.'</i>		

Al utilizar los valores de largo de rama con sus signos respectivos, los análisis arrojaron correlaciones no significativas a excepción de cambio en el tamaño del molar y la proporción de artrópodos ($\rho = -0,37$, p-valor $<0,05$) (Tab. 4.3; Fig. 4.29 G).

TABLA 4.3. Correlaciones entre valores con signos de largo de rama		
	Morfológico	Tamaño
Morfológico	-	0,01
Tamaño	0,01	-
Vertebrados	-0,03	0,08
Peces	0,26	0,31
Artrópodos	0,00	-0,37*
Frutas	-0,03	0,01
Vegetales	-0,07	0,07
<i>Códigos de significancia: $<0,001$ '***', $<0,01$ '**', $<0,05$ '*', $<0,1$ '.'</i>		

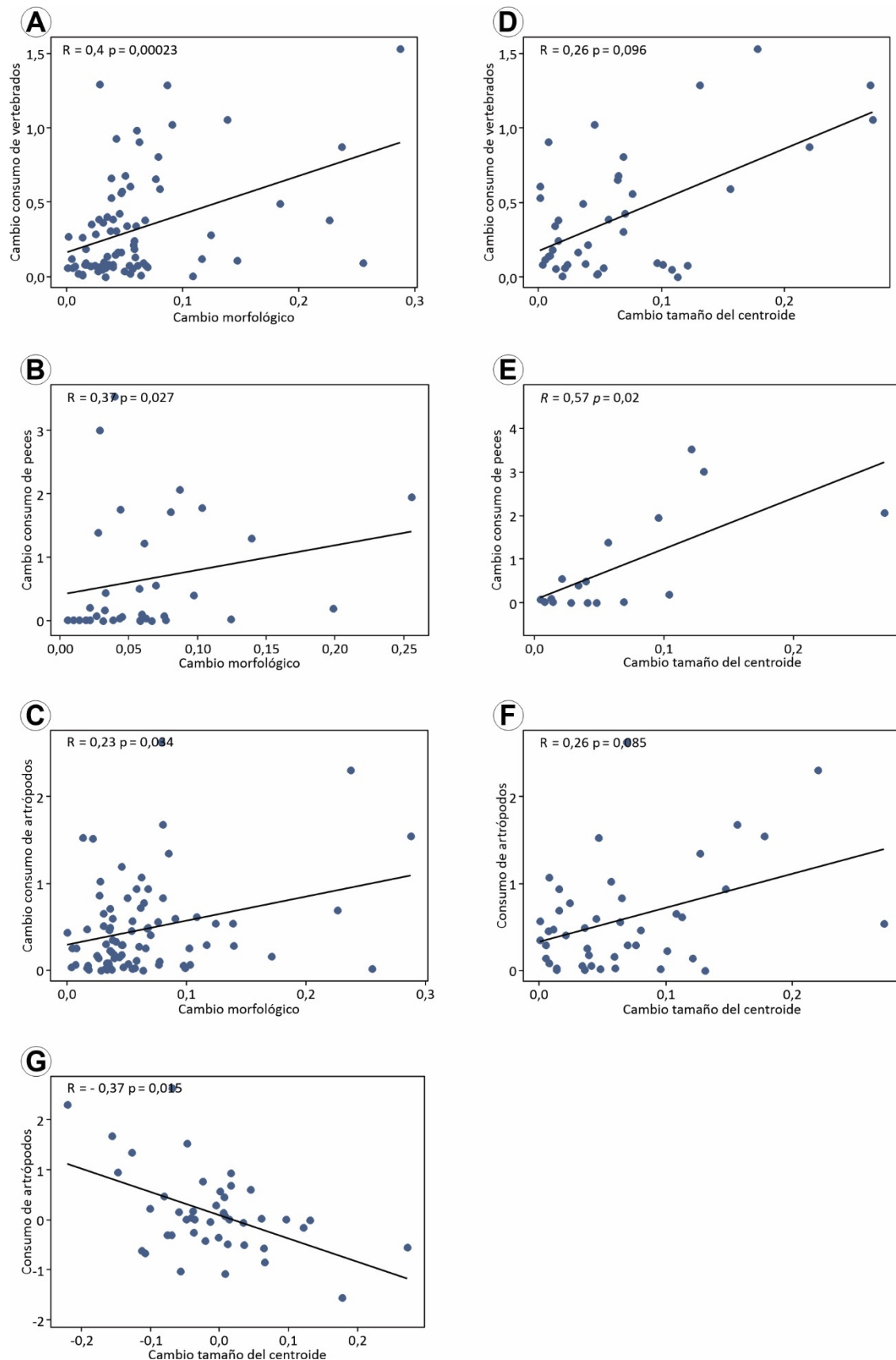


FIGURA 4.29. Correlaciones entre largo de rama obtenidos a partir de las distintas optimizaciones. Largo de rama morfológico *versus* largos de rama absolutos del consumo de: A, vertebrados; B, peces; C, artrópodos. Largo de rama del tamaño del molar *versus* largos de rama absolutos del consumo de: D, vertebrados; E, peces; F, artrópodos. G, Largo de rama del tamaño del molar *versus* largos de rama con signos respectivos del consumo de artrópodos.

4.4. DISCUSIÓN

La historia evolutiva de Carnivora está en constante discusión y existen ciertos taxones extintos que siguen generando debates sobre su posición filogenética. El Orden Carnivora (*Crown-group*) está formada por dos subórdenes monofiléticos: Caniformia y Feliformia (Flynn y Wesley-Hunt, 2005). Como grupos hermanos sucesivos existen una serie de taxones extintos y al *Total-group* se lo conoce como Carnivoramorpha. Los Viverravidae por ejemplo se han propuesto como grupo hermano de todo Feliformia, es decir por dentro del *Crown-group* (Flynn y Galiano, 1982; Hunt y Tedford, 1993), aunque las últimas hipótesis apoyarían la idea que se encuentran en la base de Carnivoramorpha (Flynn y Wesley-Hunt, 2005; Wesley-Hunt y Flynn, 2005; Flynn *et al.*, 2010; Spaulding y Flynn, 2012; Solé *et al.*, 2016). Los representantes del grupo “Miacidae”, antes considerado un grupo monofilético ubicado en la base de Carnivoramorpha (Wyss y Flynn, 1993), ahora se sabe que son un grupo polifilético con algunos taxa dentro de los Carnivoramorpha no Carnivora y otros (*Gustafsonia cognita* y *Angelarctocyon australis*) dentro de Amphicyonidae (Wesley-Hunt y Flynn, 2005; Spaulding y Flynn, 2012; Solé *et al.*, 2016; Tomiya y Tseng, 2016; Tomiya *et al.*, 2021). Si bien además algunas reconstrucciones ubican ciertas especies (*Harpalodon sylvestris*, ‘*Miacis*’ *gracilis*) en la base de Caniformia (Tomiya y Tseng, 2016), análisis más recientes del mismo grupo de trabajo han demostrado que dichas especies son Carnivoramorpha no Carnivora, es decir están por fuera del *Crown-group* Carnivora (Tomiya *et al.*, 2021). Teniendo en cuenta los taxones incluidos en el presente capítulo, los taxones que podrían generar debate son los Nimravidae y *Quercygale angustidens*. Estos taxones se los ubicó como Carnivoramorpha no Carnivora (sensu Flynn *et al.*, 2010; Spaulding y Flynn, 2012; Solé *et al.*, 2016). Sin embargo, en filogenias recientes se posiciona a estos taxones como anidados dentro de Feliformia (Barrett *et al.*, 2021; Tomiya *et al.*, 2021). Por lo que sería interesante para trabajos futuros, explorar qué ocurre con las optimizaciones y el resto de los análisis si se modifica la posición de estos taxones. Vale aclarar sin embargo que siempre que aparezca un nuevo taxón fósil o se reanalice una filogenia, las relaciones filogenéticas se pueden ver alteradas y por consiguiente las optimizaciones de los nodos internos. De hecho, diversos análisis moleculares datan al nodo ancestral de Carnivora, es decir la divergencia entre Caniformia y Feliformia, en el Paleoceno (59,2 Ma Eizirik *et al.*, 2010; 64,9 Ma Nyakatura y Bininda-Emonds, 2012), en el Eoceno temprano (46,7 - 52,7 Ma Hassanin *et al.*, 2021) o en el Eoceno medio (43,3 Ma O’Leary *et al.*, 2013; 40,2 Ma Upham *et al.*, 2019). Sin embargo, el Carnivora más antiguo conocido sería el caniforme *Lycophocyon hutchisoni* del Eoceno medio de EUA (~ 42 Ma Tomiya, 2011; Tomiya *et al.*, 2021), por lo que dependiendo de la edad estimada del nodo ancestral que se considere podría haber un primer lapso en el que no se conocerían representantes del *Crown-group* (Solé *et al.*, 2016; Hassanin *et al.*, 2021) y se espera en el futuro poder encontrar fósiles que representen el *Crown-group* durante ese período. Por lo cual esto es una *NeverEnding Story*, y por eso siempre se debe aclarar que los resultados aquí presentados están condicionados por la hipótesis filogenética utilizada. Entonces basado en la filogenia utilizada, la optimización ha mostrado que los nodos ancestrales de Carnivora,

Caniformia y Feliformia poseerían una dieta animalívora (basada en restos de vertebrados no peces y artrópodos y otros invertebrados) (Fig. 4.28). Sin embargo, al analizar la optimización de los molares, se observó una morfología generalizada para Caniformia y una levemente reducida sin entocónido para Feliformia (Fig. 4.28). Esta diferencia ya se había observado como una tendencia en los representantes actuales de dichos subordenes (Crusafont-Pairó y Truyols-Santonja, 1956; Meloro y Raia, 2010; Tarquini *et al.*, 2020).

Analizando ángulos morfométricos en los molares, se planteó que canidos y vivérridos ocupaban el mismo morfoespacio que *Cynodictis* (Crusafont-Pairó y Truyols-Santonja, 1956). En ese entonces se entendía a los *Cynodictis* como un grupo basal de Carnivora y a los cánidos y vivérridos como los grupos basales de Caniformia y Feliformia respectivamente (Crusafont-Pairó y Truyols-Santonja, 1956), por lo que se propuso que dichos molares generalizados sería el carácter plesiomórfico de Carnivora. Luego revaluando los mismos índices morfométricos se planteó que la superposición era en realidad entre los vivérridos y los Caniformia más pequeños (Meloro y Raia, 2010). Esto fue explicado como un resultado de convergencia alegando que ambos grupos ocupaban los mismos nichos, pero en distintas zonas geográficas: vivérridos y herpéstidos en el viejo mundo mientras que los Caniformia más pequeños en el nuevo mundo (Meloro y Raia, 2010). Estudiando los molares con morfometría geométrica se había visto que los vivérridos y herpestidos se separaban del resto de los Feliformia y se agrupaban con los Caniformia (Tarquini *et al.*, 2020). Sin embargo, ningún trabajo evaluó el patrón real sobre la filogenia para ver cuál carácter es plesiomórfico y cual es derivado (Tarquini *et al.*, 2020). Vale recalcar además que todos estos trabajos previos contaban con un *dataset* reducido para estas familias. De las 68 especies de vivérridos y herpéstidos que se conocen en la actualidad (Petter, 1969; Wilson, 2009) sólo se incluyeron 11 especies en Crusafont-Pairó y Truyols-Santoja (1956), cinco en Meloro y Raia (2010) y tres en Tarquini *et al.* (2020). En el presente trabajo se incluyen 41 especies de estas familias por lo que se cuenta con un panorama más completo (Apéndice 2.2). Como se destacó, el entocónido estaría ausente en el ancestro basal de Feliformia, pero si estaría presente en el nodo basal de Caniformia (Fig. 4.28). Es decir que no pueden considerarse homólogos los entocónidos de Caniformia pequeños con aquellos de los vivérridos o herpéstidos Sin embargo, estudios en laboratorio han demostrado que el desarrollo dental está regulado por una cadena de expresión génica (BMP, Shh, Fgf, EDA) que al cambiar puede modificar la cantidad de dientes y cúspides (Jernvall y Jung, 2000; Asahara *et al.*, 2016; Han *et al.*, 2018; Kim *et al.*, 2019; Meguro *et al.*, 2019). Por lo tanto, las estructuras (el entocónido en este caso) no es que se pierden, sino que estaban bloqueadas genéticamente y bastaría solo cambios en la dosis de genes para reaparecer (Werdelin, 1987; Solé y Ladevèze, 2017). Por lo que si bien la estructura no sería homóloga, la arquitectura génica si lo sería.

Las correlaciones mostraron una vez más que la morfología del molar carnívor inferior está relacionada con la dieta de las especies (Crusafont-Pairó y Truyols-Santonja, 1953, 1956; Van Valkenburgh, 1989; Goin *et al.*, 1992; Van Valkenburgh y Koepfli, 1993; Hogue y Zia-shakeri, 2010; Meloro y Raia, 2010; Prevosti *et al.*, 2013; Tarquini *et al.*, 2020). En este caso, un cambio

en la morfología del molar está relacionado con un cambio en los porcentajes de vertebrados, peces y artrópodos (Tab. 4.2). De esta forma, en aquellos nodos donde se optimiza una dieta basada en vertebrados, por ejemplo, también se observan molares con estructuras reducidas (ver abajo). Algo semejante ocurre con la optimización del porcentaje de artrópodos, de hecho, uno de los nodos con mayor largo de rama de cambio morfológico es el de Melinae, los tejones del viejo mundo, donde se optimiza un molar de corona baja y relativamente angosto asociado a una dieta principalmente basada en artrópodos y otros invertebrados. Por otro lado, en los nodos donde existe una disminución en el tamaño del molar hay un aumento en el porcentaje de artrópodos consumidos (Tab. 4.3). El mismo patrón se había observado al estudiar las especies actuales en el capítulo 3, donde la masa corporal se correlacionaba de manera negativa con el consumo de artrópodos. Se sabe que las especies más chicas suelen capturar presas de menor tamaño (Gittleman, 1985; Carbone *et al.*, 1999, 2007; Christensen, 2014). Por lo que, si aceptamos que las especies más chicas tendrán molares más pequeños (Hopkins, 2018), nuestros resultados apoyan las conclusiones de trabajos previos.

Existirían dos tendencias principales de la evolución de los molares carnívoros inferiores especializados en la carnivoría: (i) reducción y pérdida de varias estructuras (*e.g.*, metacónido, talónido) versus aumento de las estructuras restantes (*e.g.*, paracónido); y (ii) modificación de la topografía de los molares carnívoros con un estrechamiento transversal y una elongación mesiodistal (Butler, 1946; Ewer, 1973; Holliday y Steppan, 2004; Van Valkenburgh, 2007; Solé y Ladevèze, 2017). Los resultados del presente capítulo demuestran que existe una fuerte direccionalidad de cambio desde fenotipos generalistas (*i.e.*, molares con todas las estructuras) hacia fenotipos especializados en la carnivoría (*i.e.*, molares con ausencia de estructuras), cómo había sido inferido en trabajos previos (Holliday y Steppan, 2004). Esto sería un ejemplo de la ley de Dollo que sentencia que la evolución no es sustancialmente reversible por lo cual no se ven reversiones de dientes especializados a dientes generalizados (Marshall *et al.*, 1994; Van Valkenburgh, 2007; Solé y Ladevèze, 2017). Sin embargo, como se discutió más arriba puede haber reaparición de estructuras como sería el caso del entocónido. Aunque esto no invalidaría la ley de Dollo que se ve a mayor escala (Werdelin, 1987). Además, existiría un desacoplamiento entre el desarrollo del metacónido y las cúspides del talónido, por lo que la pérdida de una estructura no siempre implica la pérdida de la otra estructura (Solé y Ladevèze, 2017).

Una de las mayores magnitudes de cambio morfológico se da en el nodo que agrupa Felidae y Machairodontidae, ya que allí se optimiza el molar hiper simplificado (*i.e.*, sin metacónido ni talónido) característico de los félidos. Sin embargo, este molar se optimiza de manera convergente para Nimravidae, *Crocota crocata* y *Cryptoprocta ferox* (Apéndice 4.7). Estos molares son característicos de los ecomorfos *cat-like* e *hyena-like* (Martin, 1989; Van Valkenburgh, 2007). Dentro de Caniformia, los molares más simplificados son aquellos que carecen de metacónido y de entocónido, manteniendo el hipocónido en el talónido. Esto genera que el talónido en vez de funcionar como una cuenca, también sea una cuchilla, por lo que se lo conoce como talónido cortante (Wortman y Matthew, 1899; Van Valkenburgh, 2007; Solé y

Ladevèze, 2017). Este molar está presente en el nodo que une *Speothos*, *Theriodictis* y *Procyon*, en *Mellivora capensis*, en *Gulo gulo*, en el nodo basal de Mustelinae, en el nodo basal de *Lyncodon*, en *Galictis cuja* y en *Poecilogale albinucha* (Apéndice 4.7). Estos molares son característicos del ecomorfo *wolf-like* (Martin, 1989; Van Valkenburgh, 2007) aunque también pueden aparecer en otros ecomorfos. Estos dos tipos de molares simplificados no deben de ser entendidos como estadios evolutivos intermedias sino como características de ecomorfos diferentes (Solé y Ladevèze, 2017).

Mención aparte merecen los Ursidae, ya que este grupo a pesar de poseer sólo 8 especies vivientes, éstas ocupan nichos ecológicos muy dispares incluyendo por ejemplo a *Ursus maritimus* (oso polar) que se alimenta de focas, *Ailuropoda melanoleuca* (panda gigante) cuya dieta se basa en bambú y *Ursus melursus* (oso perezoso) que consume básicamente termitas (Servheen *et al.*, 1999; Garshelis, 2009). No obstante, algunos autores consideran a la mayoría de los osos como omnívoros oportunistas, ya que son capaces de comer cualquier cosa: desde hojas, raíces y bayas hasta insectos, carroña, carne fresca y pescado (Servheen *et al.*, 1999). Pero a pesar de la diversidad ecológica, la variación en la morfología del molar es insignificante con respecto a la variación que se ve en los otros clados (Crusafont-Pairó y Truyols-Santonja, 1953; Van Valkenburgh, 1989, 2007; Van Valkenburgh y Koepfli, 1993; Tarquini *et al.*, 2020). La falta de especialización en los osos más carnívoros se ha explicado por consumir presas de menor tamaño relativo que su propio tamaño corporal, además del consumo de invertebrados y materia vegetal (Sacco y Van Valkenburgh, 2004). Para los osos se optimiza un molar voluminoso y robusto de gran tamaño (Figs. 4.5 y 4.28). Esta característica se mantendría en *Ailuropoda*, *Arctotherium* y *Arctodus*, apareciendo molares de tamaño pequeño de manera convergente para Ursinae y *Tremarctos* (Figs. 4.5 y 4.28). En el caso de *Tremarctos* la disminución en el tamaño del molar acompaña a la disminución en el tamaño corporal, sin embargo, dentro de Ursinae se incluyen especies con grandes masas corporales a pesar de tener molares pequeños. Los molares voluminosos en cambio, si bien serían el carácter plesiomórfico para Ursidae, les otorgaría ventajas biomecánicas para procesar alimentos duros: *Ailuropoda* se alimenta casi exclusivamente de bambú y las especies de *Arctotherium* y *Arctodus* serían omnívoras carroñeras capaces de romper huesos (Figueirido *et al.*, 2013; Prevosti y Martin, 2013; Soibelzon *et al.*, 2014).

De la optimización del tamaño del molar como de los distintos porcentajes de ítems consumidos se puede observar que hay mayor cantidad de nodos con estasis que con cambios (Tab. 4.1). Estudios previos habían demostrado que los modelos de estasis se ajustan mejor en el registro fósil (Hunt, 2007; Hunt *et al.*, 2015; Landis y Schraiber, 2017). Estos resultados evidenciarían un modelo de evolución puntuada, en donde largos períodos de estasis son interrumpidos por pulsos de cambio rápido (Gould y Eldredge, 1977).

En eupléridos existen más disminuciones de tamaño que aumentos (Tab. 4.1), además que la mayor disminución en términos absolutos ocurre dentro de este grupo. Este grupo, también conocidos como los carnívoros malgaches, son una familia nativa de Madagascar

formada por siete géneros vivientes (Goodman, 2009; Veron *et al.*, 2017). Madagascar es una de las islas más grandes del planeta que ya era una isla desde finales del Cretácico, por lo que se desarrolló en ella una fauna de vertebrados endémica (Samonds *et al.*, 2013). Las islas son interesantes centros de estudios ya que, debido a su pequeño tamaño, límites definidos, biotas simplificadas y la abundancia de los habitantes vuelven más fácil observar e interpretar a los patrones de evolución (Losos y Ricklefs, 2009). Justamente uno de los patrones descritos es la denominada “regla de la isla”, la tendencia de que los mamíferos pequeños se vuelvan más grandes mientras que los mamíferos grandes se vuelvan más pequeños (Van Valen, 1973; Lomolino, 2005). De esta forma existiría una tendencia hacia el enanismo en carnívoros, lagomorfos y artiodáctilos, y contrariamente una tendencia hacia el gigantismo en roedores y marsupiales (Van Valen, 1973; Lomolino, 2005). Nuestros resultados avalarían esta regla en Carnivora, donde la mayor tendencia al enanismo se daría dentro de una familia exclusivamente insular.

En el nodo basal de Lutrinae (las nutrias) ocurre una de las mayores magnitudes de aumento del tamaño del molar (Fig. 4.6). Esto se da ya que en las nutrias el talónido se ensancha, a pesar de poseer solo una cúspide. A diferencia de lo que ocurre con los talónidos cortantes de los *wolf-like*, en las nutrias el hipocónido sigue ocupando una posición labial por lo que se genera una cuenca amplia hacia la región lingual. Ese molar no se encuentra en ningún otro taxon, ni en la civeta nutria *Cynogale bennettii* ni en el gato pescador *Prionailurus viverrinus*, ambos animales con hábitos alimenticios similares a las nutrias. En el caso especial de la nutria marina *Enhydra lutris*, el molar no solamente es de gran tamaño, sino que posee cúspides bunodontes. Esto le otorgaría una ventaja para romper las conchillas de los moluscos y equinodermos de los cuales se alimenta.

4.5. CONCLUSIONES

Basado en la filogenia utilizada, la optimización ha mostrado que los nodos ancestrales de Carnivora, Caniformia y Feliformia poseerían una dieta animalívora, donde más del 78% de ítem consumidos serían restos de vertebrados no peces y artrópodos y otros invertebrados (Fig. 4.28). Sin embargo, al analizar la optimización de los molares, se observaron diferencias en las morfologías optimizadas siendo molares generalizados para Caniformia y molares levemente reducidos sin entocónido para Carnivora y Feliformia (Fig. 4.28). Razón por la cual los entocónidos de las especies de caniformia y feliformia no pueden considerarse homólogos.

Las correlaciones mostraron una vez más que la morfología del molar carnicero inferior está relacionada con la dieta de las especies. Especialmente, cambios en la morfología del molar se relacionan con cambios en los porcentajes de vertebrados, peces y artrópodos (Tabs. 4.2 y 4.3 y Fig. 4.29). A la vez, el tamaño del molar tendría una fuerte relación con la dieta. Por lo tanto, en el futuro por ejemplo cuando se intenten inferir dietas en los taxones fósiles sería interesante considerar no solo la morfología dentaria sino también el tamaño.

Existe una fuerte direccionalidad de cambio desde fenotipos generalistas (*i.e.*, molares con todas las estructuras) hacia fenotipos especializados en la carnivoría (*i.e.*, molares con ausencia de estructuras), lo que sería un ejemplo de la ley de Dollo. Sin embargo, hay que considerar que es posible que haya reaparición de estructuras, como sería el caso del entocónido, por lo que habría que tener recaudos al utilizar la ley de Dollo como explicación de tendencias evolutivas.

4.6. REFERENCIAS

- Abella, J., Alba, D.M., Robles, J.M., Valenciano, A., Rotgers, C., Carmona, R., Montoya, P. y Morales, J. 2012. *Kretzoiarctos* gen. nov., the oldest member of the giant panda clade. *PLoS ONE* 7: e48985.
- Amador, L.I. y Giannini, N.P. 2016. Phylogeny and evolution of body mass in didelphid marsupials (Marsupialia: Didelphimorphia: Didelphidae). *Organisms Diversity & Evolution* 16: 641–657.
- Asahara, M., Saito, K., Kishida, T., Takahashi, K. y Bessho, K. 2016. Unique pattern of dietary adaptation in the dentition of Carnivora: its advantage and developmental origin. *Proceedings Of The Royal Society B* 283: 20160375.
- Austin, J.J., Soubrier, J., Prevosti, F.J., Prates, L., Trejo, V., Mena, F. y Cooper, A. 2013. The origins of the enigmatic Falkland Islands wolf. *Nature Communications* 4: 1552.
- Barrett, P.Z., Hopkins, S.S.B. y Price, S.A. 2021. How many sabertooths? Reevaluating the number of carnivoran sabertooth lineages with total-evidence Bayesian techniques and a novel origin of the Miocene Nimravidae. *Journal of Vertebrate Paleontology* 41: 1–15.
- Baskin, J.A. 2004. *Bassariscus* and *Probassariscus* (Mammalia, Carnivora, Procyonidae) from the early Barstovian (middle Miocene). *Journal of Vertebrate Paleontology* 24: 709–720.
- Biknevicius, A.R. y Van Valkenburgh, B. 1996. Design for killing: craniodental adaptations of predators. En: Gittleman, J.L. (Ed.), *Carnivore Behavior, Ecology, and Evolution*. Vol. 2, Cornell University Press, New York, pp. 393–428.
- Bonis, L. De 2013. Ursidae (Mammalia, Carnivora) from the Late Oligocene of the “Phosphorites du Quercy” (France) and a reappraisal of the genus *Cephalogale* Geoffroy, 1862. *Geodiversitas* 35: 787–814.
- Borths, M.R., Holroyd, P.A. y Seiffert, E.R. 2016. Hyainailourine and teratodontine cranial material from the late Eocene of Egypt and the application of parsimony and Bayesian methods to the phylogeny and biogeography of Hyaenodonta (Placentalia, Mammalia). *PeerJ* 4: e2639.
- Burger, J., Rosendahl, W., Loreille, O., Hemmer, H., Eriksson, T., Götherström, A., Hiller, J., Collins, M.J., Wess, T. y Alt, K.W. 2004. Molecular phylogeny of the extinct cave lion *Panthera leo spelaea*. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 30: 841–849.
- Butler, P.M. 1946. The evolution of carnassial dentitions in the mammalia. *Proceedings of the Zoological Society of London* 116: 198–220.
- Carbone, C., Teacher, A. y Rowcliffe, J.M. 2007. The costs of carnivory. *PLoS Biology* 5: e22.
- Carbone, C., Mace, G.M., Roberts, S.C. y Macdonald, D.W. 1999. Energetic constraints on the diet of terrestrial carnivores. *Nature* 402: 286–288.
- Catalano, S.A., Goloboff, P.A. y Giannini, N.P. 2010. Phylogenetic morphometrics (I): The use of landmark data in a phylogenetic framework. *Cladistics* 26: 539–549.
- Christensen, H.B. 2014. Similar associations of tooth microwear and morphology indicate similar

- diet across marsupial and placental mammals. *PLoS ONE* 9: e102789.
- Crusafont-Pairó, M. y Truyols-Santonja, J. 1953. Un ensayo goniométrico sobre la carnífera inferior de los Fisípedos. *Estudios Geológicos* 18: 225–256.
- Crusafont-Pairó, M. y Truyols-Santonja, J. 1956. A biometric study of the evolution of fissiped carnivores. *Evolution* 10: 314–332.
- Decker, D.M. y Wozencraft, W.C. 1991. Phylogenetic analysis of recent procyonid genera. *Journal of Mammalogy* 72: 42–55.
- Eizirik, E., Murphy, W.J., Koepfli, K.P., Johnson, W.E., Dragoo, J.W., Wayne, R.K. y O'Brien, S.J. 2010. Pattern and timing of diversification of the mammalian order Carnivora inferred from multiple nuclear gene sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 56: 49–63.
- Evans, A.R. y Sanson, G.D. 2006. Spatial and functional modeling of Carnivore and Insectivore molariform teeth. *Journal of Morphology* 267: 649–662.
- Ewer, R.F. 1973. *The Carnivores*. Cornell University Press, New York, 494 p.
- Figueirido, B., Tseng, Z.J. y Martín-Serra, A. 2013. Skull shape evolution in durophagous carnivorans. *Evolution* 67: 1975–1993.
- Flynn, J.J. y Galiano, H. 1982. Phylogeny of Early Tertiary Carnivora, with a description of a new species of *Protictis* from the Middle Eocene of Northwestern Wyoming. *American Museum Novitates* 2725: 1–64.
- Flynn, J.J. y Wesley-Hunt, G.D. 2005. Carnivora. En: Rose, K.D. y J.D. Archibald (Eds.), *The Rise of Placental Mammals: Origins and Relationships of the Major Extant Clades*, The Johns Hopkins University Press, Baltimore y London, pp. 175–198.
- Flynn, J.J., Finarelli, J.A. y Spaulding, M. 2010. Phylogeny of the Carnivora and Carnivoramorphs, and the use of the fossil record to enhance understanding of evolutionary transformations. En: Goswami, A. y A. Friscia (Eds.), *Carnivoran Evolution*, Cambridge University Press, Cambridge, pp. 25–63.
- Forasiepi, A.M., Soibelzon, L.H., Gomez, C.S., Sánchez, R., Quiroz, L.I., Jaramillo, C. y Sánchez-Villagra, M.R. 2014. Carnivorans at the Great American Biotic Interchange: new discoveries from the northern neotropics. *Naturwissenschaften* 101: 965–974.
- Garshelis, D.L. 2009. Family Ursidae (bears). En: Wilson, D.E. y R.A. Mittermeier (Eds.), *Handbook of the Mammals of the World. Vol. 1. Carnivores*, Lynx Edicions, Barcelona, pp. 448–497.
- Giannini, N.P., Gunnell, G.F., Habersetzer, J. y Simmons, N.B. 2012. Early evolution of body size in bats. En: Gunnell, G.F. y N.B. Simmons (Eds.), *Evolutionary History of Bats*, Cambridge University Press, Cambridge, pp. 530–555.
- Ginsburg, L. y Morales, J. 1998. Les Hemicyoninae (Ursidae, Carnivora, Mammalia) et les formes apparentées du Miocène inférieur et moyen d'Europe occidentale. *Annales de Paléontologie* 84: 71–123.
- Gittleman, J.L. 1985. Carnivore body size: ecological and taxonomic correlates. *Oecologia* 67: 540–554.
- Goin, F.J., Velázquez, C. y Scaglia, O. 1992. Orientación de las crestas cortantes en el molar tribosfénico. Sus implicancias funcionales en didelfoideos (Marsupialia) fósiles y vivientes. *Revista Del Museo de La Plata (Nueva Serie)* 9: 183–198.
- Goloboff, P.A. 2014. Extended implied weighting. *Cladistics* 30: 260–272.
- Goloboff, P.A. y Catalano, S.A. 2011. Phylogenetic morphometrics (II): algorithms for landmark optimization. *Cladistics* 27: 42–51.
- Goloboff, P.A. y Catalano, S.A. 2016. TNT version 1.5, including a full implementation of phylogenetic morphometrics. *Cladistics* 32: 221–238.

- Goodman, S.M. 2009. Family Eupleridae (Madagascar carnivores). En: Wilson, D.E. y R.A. Mittermeier (Eds.), *Handbook of the Mammals of the World. Vol. 1. Carnivores*, Lynx Edicions, Barcelona, pp. 330–351.
- Gould, S.J. y Eldredge, N. 1977. Punctuated equilibria: the tempo and mode of evolution reconsidered. *Paleobiology* 3: 115–151.
- Han, X., Yoshizaki, K., Miyazaki, K., Arai, C., Funada, K., Yuta, T., Tian, T., Chiba, Y., Saito, K., Iwamoto, T., Yamada, A., Takahashi, I. y Fukumoto, S. 2018. The transcription factor NKX2-3 mediates p21 expression and ectodysplasin-A signaling in the enamel knot for cusp formation in tooth development. *Journal of Biological Chemistry* 293: 14572–14584.
- Hassanin, A., Veron, G., Ropiquet, A., Jansen van Vuuren, B., Lécuyer, A., Goodman, S.M., Haider, J. y Nguyen, T.T. 2021. Evolutionary history of Carnivora (Mammalia, Laurasiatheria) inferred from mitochondrial genomes. *PLOS ONE* 16: e0240770.
- Hogue, A.S. y Zisshakeri, S. 2010. Molar crests and body mass as dietary indicators in marsupials. *Australian Journal of Zoology* 58: 56–68.
- Holliday, J.A. y Stepan, S.J. 2004. Evolution of hypercarnivory: the effect of specialization on morphological and taxonomic diversity. *Paleobiology* 30: 108–128.
- Hopkins, S.S.B. 2018. Estimation of body size in fossil mammals. En: Croft, D.A., D.F. Su y S.W. Simpson (Eds.), *Methods in Paleocology: Reconstructing Cenozoic Terrestrial Environments and Ecological Communities*, Springer International Publishing, Cham, pp. 7–22.
- Hunt, G. 2007. The relative importance of directional change, random walks, and stasis in the evolution of fossil lineages. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104: 18404–18408.
- Hunt, G., Hopkins, M.J. y Lidgard, S. 2015. Simple versus complex models of trait evolution and stasis as a response to environmental change. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 112: 4885–4890.
- Hunt, R.M.J. y Tedford, R.H. 1993. Phylogenetic relationships within the aeluroid Carnivora and implications of their temporal and geographic distribution. En: Szalay, F.S., M.J. Novacek y M.C. McKenna (Eds.), *Mammal Phylogeny: Placentals*, Springer-Verlag, New York, pp. 53–73.
- Jernvall, J. y Jung, H. 2000. Genotype, phenotype, and developmental biology of molar tooth characters. *American Journal of Physical Anthropology* 113: 171–190.
- Kim, J., Ahn, Y., Adasooriya, D., Woo, E.J., Kim, H.J., Hu, K.S., Krumlauf, R. y Cho, S.W. 2019. Shh plays an inhibitory role in cusp patterning by regulation of Sostdc1. *Journal of Dental Research* 98: 98–106.
- Koepfli, K.-P., Deere, K.A., Slater, G.J., Begg, C., Begg, K., Grassman, L., Lucherini, M., Veron, G. y Wayne, R.K. 2008. Multigene phylogeny of the Mustelidae: Resolving relationships, tempo and biogeographic history of a mammalian adaptive radiation. *BMC Biology* 6: 10.
- Koepfli, K.P., Gompert, M.E., Eizirik, E., Ho, C.C., Linden, L., Maldonado, J.E. y Wayne, R.K. 2007. Phylogeny of the Procyonidae (Mammalia: Carnivora): molecules, morphology and the great American interchange. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 43: 1076–1095.
- Kutschera, V.E., Bidon, T., Hailer, F., Rodi, J.L., Fain, S.R. y Janke, A. 2014. Bears in a forest of gene trees: Phylogenetic inference is complicated by incomplete lineage sorting and gene flow. *Molecular Biology and Evolution* 31: 2004–2017.
- Landis, M.J. y Schraiber, J.G. 2017. Pulsed evolution shaped modern vertebrate body sizes. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 114: 13224–13229.
- Li, G., Davis, B.W., Eizirik, E. y Murphy, W.J. 2016. Phylogenomic evidence for ancient

- hybridization in the genomes of living cats (Felidae). *Genome Research* 26: 1–11.
- Lindblad-Toh, K., Wade, C.M., Mikkelsen, T.S., Karlsson, E.K., Jaffe, D.B., Kamal, M., Clamp, M., Chang, J.L., Kulbokas, E.J., Zody, M.C., Mauceli, E., Xie, X., Breen, M., Wayne, R.K., Ostrander, E.A., Ponting, C.P., Galibert, F., Smith, D.R., DeJong, P.J., Kirkness, E., Alvarez, P., Biagi, T., Brockman, W., Butler, J., Chin, C.-W., Cook, A., Cuff, J., Daly, M.J., DeCaprio, D., Gnerre, S., Grabherr, M., Kellis, M., Kleber, M., Bardeleben, C., Goodstadt, L., Heger, A., Hitte, C., Kim, L., Koepfli, K.-P., Parker, H.G., Pollinger, J.P., Searle, S.M.J., Sutter, N.B., Thomas, R., Webber, C. y Lander, E.S. 2005. Genome sequence, comparative analysis and haplotype structure of the domestic dog. *Nature* 438: 803–819.
- Lomolino, M. V. 2005. Body size evolution in insular vertebrates: generality of the island rule. *Journal of Biogeography* 32: 1683–1699.
- Losos, J.B. y Ricklefs, R.E. 2009. Adaptation and diversification on islands. *Nature* 457: 830–836.
- Marshall, C.R., Raff, E.C. y Raff, R.A. 1994. Dollo's law and the death and resurrection of genes. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 91: 12283–12287.
- Martin, L.D. 1989. Fossil history of the terrestrial Carnivora. En: Gittleman, J.L. (Ed.), *Carnivore Behavior, Ecology, and Evolution*, Springer, Boston, MA, pp. 536–568.
- Meguro, F., Porntaveetus, T., Kawasaki, M., Kawasaki, K., Yamada, A., Kakiyama, Y., Saeki, M., Tabeta, K., Kessler, J.A., Maeda, T. y Ohazama, A. 2019. Bmp signaling in molar cusp formation. *Gene Expression Patterns* 32: 67–71.
- Meloro, C. y Raia, P. 2010. Cats and dogs down the tree: the tempo and mode of evolution in the lower carnassial of fossil and living Carnivora. *Evolutionary Biology* 37: 177–186.
- Metcalfe, J.L., Turney, C., Barnett, R., Martin, F., Bray, S.C., Vilstrup, J.T., Orlando, L., Salas-Gismondi, R., Loponte, D., Medina, M., De Nigris, M., Civalero, T., Fernández, P.M., Gasco, A., Duran, V., Seymour, K.L., Otaola, C., Gil, A., Paunero, R., Prevosti, F.J., Bradshaw, C.J.A., Wheeler, J.C., Borrero, L., Austin, J.J. y Cooper, A. 2016. Synergistic roles of climate warming and human occupation in Patagonian megafaunal extinctions during the Last Deglaciation. *Science Advances* 2: e1501682.
- Mitchell, K.J., Bray, S.C., Bover, P., Soibelzon, L., Schubert, B.W., Prevosti, F., Prieto, A., Martin, F., Austin, J.J. y Cooper, A. 2016. Ancient mitochondrial DNA reveals convergent evolution of giant short-faced bears (Tremarctinae) in North and South America. *Biology Letters* 12: 20160062.
- de Muizon, C. y Lange-Badré, B. 1997. Carnivorous dental adaptations in tribosphenic mammals and phylogenetic reconstruction. *Lethaia* 30: 353–366.
- Nyakatura, K. y Bininda-Emonds, O.R.P. 2012. Updating the evolutionary history of Carnivora (Mammalia): a new species-level supertree complete with divergence time estimates. *BMC Biology* 10: 12.
- O'Leary, M.A., Bloch, J.I., Flynn, J.J., Gaudin, T.J., Giallombardo, A., Giannini, N.P., Goldberg, S.L., Kraatz, B.P., Luo, Z., Meng, J., Ni, X., Novacek, M.J., Perini, F. a, Randall, Z.S., Rougier, G.W., Sargis, E.J., Silcox, M.T., Simmons, N.B., Spaulding, M., Velazco, P.M., Weksler, M., Wible, J.R. y Cirranello, A.L. 2013. The Placental Mammal Ancestor and the Post-K-Pg Radiation of Placentals. *Science* 339: 662–667.
- Paterson, R.S., Rybczynski, N., Kohno, N. y Maddin, H.C. 2020. A total evidence phylogenetic analysis of pinniped phylogeny and the possibility of parallel evolution within a monophyletic framework. *Frontiers in Ecology and Evolution* 7: 457.
- Patou, M.-L., Mclenachan, P.A., Morley, C.G., Couloux, A., Jennings, A.P. y Veron, G. 2009. Molecular phylogeny of the Herpestidae (Mammalia, Carnivora) with a special emphasis on the Asian *Herpestes*. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 53: 69–80.

- Petter, G. 1969. Interpretation évolutive des caractères de la denture des viverridés africains. *Mammalia* 33: 607–625.
- Prevosti, F.J. 2010. Phylogeny of the large extinct South American Canids (Mammalia, Carnivora, Canidae) using a 'total evidence' approach. *Cladistics* 26: 456–481.
- Prevosti, F.J. y Martin, F.M. 2013. Paleoecology of the mammalian predator guild of Southern Patagonia during the latest Pleistocene: Ecomorphology, stable isotopes, and taphonomy. *Quaternary International* 305: 74–84.
- Prevosti, F.J., Forasiepi, A. y Zimicz, N. 2013. The evolution of the cenozoic terrestrial mammalian predator guild in South America: competition or replacement? *Journal of Mammalian Evolution* 20: 3–21.
- R Core Team, . 2021. *R: a language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. World Wide Web: <http://www.R-project.org>
- Sacco, T. y Van Valkenburgh, B. 2004. Ecomorphological indicators of feeding behaviour in the bears (Carnivora: Ursidae). *Journal of Zoology* 263: 41–54.
- Salesa, M.J., Anton, M., Peigne, S. y Morales, J. 2006. Evidence of a false thumb in a fossil carnivore clarifies the evolution of pandas. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 103: 379–382.
- Samonds, K.E., Godfrey, L.R., Ali, J.R., Goodman, S.M., Vences, M., Sutherland, M.R., Irwin, M.T. y Krause, D.W. 2013. Imperfect Isolation: Factors and Filters Shaping Madagascar's Extant Vertebrate Fauna. *PLoS ONE* 8: e62086.
- Sato, J.J., Wolsan, M., Prevosti, F.J., D'Elía, G., Begg, C., Begg, K., Hosoda, T., Campbell, K.L. y Suzuki, H. 2012. Evolutionary and biogeographic history of weasel-like carnivorans (Musteloidea). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 63: 745–757.
- Savage, R.J.G. 1977. Evolution in carnivorous mammals. *Palaeontology* 20: 237–271.
- Schiaffini, M.I. y Prevosti, F.J. 2019. Taxonomy and systematic of fossil hog-nosed skunks, genus *Conepatus* (Carnivora: Mephitidae) from Argentina. *Journal of South American Earth Sciences* 89: 140–157.
- Servheen, C., Herrero, S. y Peyton, B. 1999. *Bears: Status Survey and Conservation Action Plan*. IUCN/SSC Bear and Polar Bear Specialist Group, Gland and Cambridge, 309 p.
- Sillero-Zubiri, C. 2009. Family Canidae (dogs). En: Wilson, D.E. y R.A. Mittermeier (Eds.), *Handbook of the Mammals of the World. Vol. 1. Carnivores*, Lynx Edicions, Barcelona, pp. 352–447.
- Soibelzon, L.H. 2002. [*Los Ursidae (Carnivora, Fissipedia) fósiles de la República Argentina. Aspectos sistemáticos y paleoecológicos*. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de La Plata, 239 p. Sin publicar].
- Soibelzon, L.H., Grinspan, G.A., Bocherens, H., Acosta, W.G., Jones, W., Blanco, E.R. y Prevosti, F. 2014. South American giant short-faced bear (*Arctotherium angustidens*) diet: evidence from pathology, morphology, stable isotopes, and biomechanics. *Journal of Paleontology* 88: 1240–1250.
- Solé, F. y Ladevèze, S. 2017. Evolution of the hypercarnivorous dentition in mammals (Metatheria, Eutheria) and its bearing on the development of tribosphenic molars. *Evolution and Development* 19: 56–68.
- Solé, F., Smith, T., De Bast, E., Codrea, V. y Gheerbrant, E. 2016. New carnivoraforms from the latest Paleocene of Europe and their bearing on the origin and radiation of Carnivoraformes (Carnivoramorpha, Mammalia). *Journal of Vertebrate Paleontology* 36: e1082480.
- Spaulding, M. y Flynn, J.J. 2012. Phylogeny of the Carnivoramorpha: the impact of postcranial

- characters. *Journal of Systematic Palaeontology* 10: 653–677.
- Sunquist, M.E. y Sunquist, F.C. 2009. Family Felidae (cats). En: Wilson, D.E. y R.A. Mittermeier (Eds.), *Handbook of the Mammals of the World. Vol. 1. Carnivores*, Lynx Edicions, Barcelona, pp. 54–169.
- Tarquini, S.D., Chemisquy, M.A. y Prevosti, F.J. 2020. Evolution of the carnassial in living mammalian carnivores (Carnivora, Didelphimorphia, Dasyuromorphia): diet, phylogeny, and allometry. *Journal of Mammalian Evolution* 27: 95–109.
- Tedford, R.H., Wang, X. y Taylor, B.E. 2009. Phylogenetic systematics of the North American fossil Caninae (Carnivora: Canidae). *Bulletin of the American Museum of Natural History* 325: 1–218.
- Tomiya, S. 2011. A new basal Caniform (Mammalia: Carnivora) from the Middle Eocene of North America and remarks on the phylogeny of early carnivorans. *PLoS ONE* 6: e24146.
- Tomiya, S. y Tseng, Z.J. 2016. Whence the beardogs? Reappraisal of the Middle to Late Eocene ‘*Miacis*’ from Texas, USA, and the origin of Amphicyonidae (Mammalia, Carnivora). *Royal Society Open Science* 3: 160518.
- Tomiya, S., Zack, S.P., Spaulding, M. y Flynn, J.J. 2021. Carnivorous mammals from the middle Eocene Washakie Formation, Wyoming, USA, and their diversity trajectory in a post-warming world. *Journal of Paleontology* 95: 1–115.
- Turner, A., Antón, M. y Werdelin, L. 2008. Taxonomy and evolutionary patterns in the fossil Hyaenidae of Europe. *Geobios* 41: 677–687.
- Ungar, P.S. 2010. *Mammal Teeth: Origin, Evolution, and Diversity*. The Johns Hopkins University Press, Baltimore, 304 p.
- Upham, N.S., Esselstyn, J.A. y Jetz, W. 2019. Inferring the mammal tree: species-level sets of phylogenies for questions in ecology, evolution, and conservation. *PLOS Biology* 17: e3000494.
- Van Valen, L. 1973. Pattern and the balance of nature. *Evolutionary Theory* 1: 31–49.
- Van Valkenburgh, B. 1989. Carnivore dental adaptations and diet: a study of trophic diversity within guilds. En: Gittleman, J.L. (Ed.), *Carnivore Behavior, Ecology, and Evolution. Vol. 1*, Springer US, New York, pp. 410–436.
- Van Valkenburgh, B. 2007. Déjà vu: the evolution of feeding morphologies in the Carnivora. *Integrative and Comparative Biology* 47: 147–163.
- Van Valkenburgh, B. y Koepfli, K.-P. 1993. Cranial and dental adaptations to predation in canids. *Symposia of the Zoological Society of London* 65: 15–37.
- Le Verger, K. 2017. [Apport de la morphologie du crâne de *Cynodictis* (Carnivora, Mammalia) dans la reconstruction de l'évolution écologique des mammifères carnivores européens du Paléogène. Tesis de Maestría, Sorbonne Universités, 77 p. Sin publicar].
- Veron, G., Dupré, D., Jennings, A.P., Gardner, C.J., Hassanin, A. y Goodman, S.M. 2017. New insights into the systematics of Malagasy mongoose-like carnivorans (Carnivora, Eupleridae, Galidiinae) based on mitochondrial and nuclear DNA sequences. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 55: 250–264.
- Wang, X. y Carranza-Castañeda, Ó. 2008. Earliest hog-nosed skunk, *Conepatus* (Mephitidae, Carnivora), from the early Pliocene of Guanajuato, Mexico and origin of South American skunks. *Zoological Journal of the Linnean Society* 154: 386–407.
- Wang, X., Tedford, R.H. y Taylor, B.E. 1999. Phylogenetic systematics of the Borophaginae (Carnivora, Canidae). *Bulletin of the American Museum of Natural History* 243: 391.
- Werdelin, L. 1987. Supernumerary teeth in *Lynx lynx* and the irreversibility of evolution. *Journal*

- of Zoology* 211: 259–266.
- Werdelin, L. 1996. Carnivoran ecomorphology: a phylogenetic perspective. En: Gittleman, J.L. (Ed.), *Carnivore Behavior, Ecology, and Evolution*. Vol. 2, Cornell University Press, Ithaca, pp. 582–624.
- Werdelin, L. y Flink, T. 2018. The phylogenetic context of *Smilodon*. En: Werdelin, L., H.G. McDonald y C.A. Shaw (Eds.), *Smilodon: the iconic sabertooth*, Johns Hopkins University Press, Baltimore, pp. 14–29.
- Wesley-Hunt, G.D. y Flynn, J.J. 2005. Phylogeny of the Carnivora: basal relationships among the carnivoramorphans, and assessment of the position of ‘Miacoida’ relative to Carnivora. *Journal of Systematic Palaeontology* 3: 1–28.
- Widga, C., Fulton, T.L., Martin, L.D. y Shapiro, B. 2012. *Homotherium serum* and *Cervalces* from the Great Lakes Region, USA: geochronology, morphology and ancient DNA. *Boreas* 41: 546–556.
- Wilson, D.E. 2009. Class Mammalia (mammals). En: Wilson, D.E. y R.A. Mittermeier (Eds.), *Handbook of the Mammals of the World*. Vol. 1. *Carnivores*, Lynx Edicions, Barcelona, pp. 17–47.
- Wortman, J.L. y Matthew, W.D. 1899. The ancestry of certain members of the Canidae, the Viverridae, and Procyonidae. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 12: 109–138.
- Wyss, A.R. y Flynn, J.J. 1993. A phylogenetic analysis and definition of the Carnivora. En: Szalay, F.S., M.J. Novacek y M.C. McKenna (Eds.), *Mammal Phylogeny: Placentals*, Springer-Verlag, New York, pp. 32–52.
- Zhou, Y., Wang, S.-R. y Ma, J.-Z. 2017. Comprehensive species set revealing the phylogeny and biogeography of Feliformia (Mammalia, Carnivora) based on mitochondrial DNA. *PLOS ONE* 12: e0174902.
- Zrzavý, J., Duda, P., Robovský, J., Okřínová, I. y Pavelková Řičánková, V. 2018. Phylogeny of the Caninae (Carnivora): combining morphology, behaviour, genes and fossils. *Zoologica Scripta* 47: 373–389.
- van Zyll de Jong, C.G. 1987. A phylogenetic study of the Lutrinae (Carnivora; Mustelidae) using morphological data. *Canadian Journal of Zoology* 65: 2536–2544.

El ocaso multicausal de los mamíferos depredadores nativos sudamericanos (Metatheria, Sparassodonta)

Capítulo 5



CAPÍTULO 5

EL OCASO MULTICAUSAL DE LOS MAMÍFEROS DEPRADADORES NATIVOS
SUDAMERICANOS (METATHERIA, SPARASSODONTA)

Publicado en: Sergio D. Tarquini, Sandrine Ladevèze y Francisco J. Prevosti (2022). *Scientific Reports* 12: 1224. <http://doi.org/10.1038/s41598-022-05266-z>

5.0. RESUMEN

Los esparasodontes fueron los mamíferos depredadores tope de América del Sur durante la mayor parte del Cenozoico, diversificándose en una amplia variedad de nichos incluyendo formas similares a zorros e incluso tigres dientes de sable. Su extinción sigue siendo controversial y diferentes autores sugieren la competencia con otros depredadores (carnívoros placentarios, aves del terror y zarigüeyas carnívoras), la extinción de presas y el cambio climático como explicaciones causales. Aquí, se analizaron estas hipótesis utilizando un enfoque novedoso que implica análisis bayesianos. Se encontró que las tasas de especiación y extinción de los esparasodontes se pueden correlacionar con i) factores bióticos intrínsecos, como los cambios en la masa corporal y la diversidad de los esparasodontes, ii) factores bióticos extrínsecos, como la diversidad de presas potenciales y iii) factores abióticos extrínsecos, como el CO₂ atmosférico, nivel del mar, temperatura y elevación de los Andes. Por lo tanto, los esparasodontes son un buen ejemplo de un modelo mixto multinivel de evolución, donde varios factores afectaron la historia evolutiva de este clado. No hay evidencia de competencia entre Sparassodonta y otros depredadores, y el efecto de la competencia frente a la extinción de especies fósiles debe probarse y no asumirse. Además, se propone un enfoque novedoso para evaluar el registro fósil al realizar análisis macroevolutivos.

5.1. INTRODUCCIÓN

Desde el inicio del Cenozoico hasta la actualidad, la fauna de América del Sur ha sufrido cambios considerables a lo largo de todos los niveles tróficos (Simpson, 1950; Patterson y Costa, 2012; Tambussi y Degrange, 2013; Cidade *et al.*, 2019). Después de la extinción de los dinosaurios terópodos no avianos, los depredadores terrestres tope de América del Sur fueron las serpientes gigantes (Boidae, Madtsoiidae), los crocodiliformes terrestres (Sebecidae), las aves del terror (Phorusrhacidae) y los mamíferos metaterios (Sparassodonta) (Marshall, 1977a; Marshall y Cifelli, 1990; Albino, 1993; Croft, 2006; Head *et al.*, 2009; Prevosti *et al.*, 2013; Prevosti y Forasiepi, 2018; Cidade *et al.*, 2019). Estos grupos fueron los carnívoros terrestres dominantes en América del Sur hasta hace alrededor de 3 Ma, momento en el cual sus nichos fueron ocupados subsecuentemente por mamíferos placentarios (Carnivora) (Marshall, 1977a; Marshall y Cifelli, 1990; Croft, 2006; Prevosti *et al.*, 2013; Prevosti y Forasiepi, 2018). Los Sparassodonta son un grupo de metaterios endémicos (el clado que incluye a los marsupiales y todos los taxones más estrechamente relacionados con los marsupiales que con los

placentarios) que habitaron América del Sur presumiblemente entre 65 y 3,04 Ma (Forasiepi, 2009; Muizon *et al.*, 2018; Prevosti *et al.*, 2021). Este clado incluía mamíferos carnívoros e insectívoros, que variaban en tamaño desde 250 g hasta más de 200 kg, y desempeñaron diferentes roles en el ecosistema del Cenozoico (Marshall, 1977a; Prevosti y Forasiepi, 2018).

Los cambios en la fauna de las comunidades de mamíferos sudamericanos han acompañado los cambios geológicos y ambientales que ocurrieron en el continente durante los últimos 65 Ma. A principios del Cenozoico, América del Sur todavía estaba conectada con la Antártida e indirectamente con Australia (Pérez *et al.*, 2019; Williams *et al.*, 2019) y, como resultado, los organismos aún podían dispersarse entre estos continentes, como lo demuestra la presencia compartida de varios grupos, como los mamíferos ungulados nativos (astrapoterios y litopternas) y pequeños metaterios (microbioterios y polydolopidos) en ambas masas continentales (Reguero *et al.*, 2014; Gelfo, 2016; Goin *et al.*, 2020). Otro evento geológico en esta Era fue el levantamiento andino. El levantamiento de los Andes tiene una historia geológica compleja, con regiones de esta cordillera elevándose en diferentes latitudes en diferentes momentos (*e.g.*, Ramos y Aleman, 2000; Boschman, 2021). Entre 30 y 20 Ma, un primer pulso de elevación probablemente generó cadenas montañosas muy altas (más del 50% de su altura actual) en los Andes Centrales, que crearon barreras geográficas para los vientos y la humedad (Leier *et al.*, 2013; Fosdick *et al.*, 2017). Finalmente, en tiempos más recientes (<3 Ma), la formación del Istmo de Panamá permitió una conexión terrestre entre América del Sur y América del Norte y una nueva dispersión de biota entre continentes (Coates y Stallard, 2013; Cione *et al.*, 2015; Montes *et al.*, 2015). Estos procesos tectónicos cambiaron el clima a nivel global y local debido a un reordenamiento de las corrientes oceánicas y cambios en el patrón de lluvia y vientos (Scher *et al.*, 2015; Fosdick *et al.*, 2017; Auderset *et al.*, 2019; Pérez *et al.*, 2019).

Comprender los cambios en la biodiversidad a lo largo del tiempo es crucial para identificar qué mecanismos están involucrados en el declive o la prosperidad de los clados. Se han propuesto tres modelos macroevolutivos para explicar la dinámica de la diversidad: 1) el modelo de la Reina Roja, en el que los cambios en las tasas de especiación y extinción se deben a factores bióticos, ya sean factores intrínsecos dentro de una especie (*e.g.*, la masa corporal) o las interacciones interespecíficas entre especies (*e.g.*, competencia); 2) el modelo Court Jester, donde los cambios están dominados por factores abióticos o extrínsecos (*e.g.*, el cambio climático); y 3) el modelo Mixto Multinivel que es una combinación de ambos (Van Valen, 1973; Benton, 2009). Tradicionalmente, la extinción de los clados se explicaba como causada únicamente por factores bióticos o por factores abióticos, pero ahora se entiende que es más probable que estos factores operen de manera conjunta y tengan una influencia diferente según la escala del análisis (Cione *et al.*, 2003; Benton, 2009). Durante mucho tiempo se ha considerado que la extinción de los esparasodontes fue resultado de la competencia ecológica, ya sea la competencia con carnívoros placentarios inmigrantes durante el Gran Intercambio Biótico Americano (Simpson, 1950; Werdelin, 1987; Leigh *et al.*, 2014), o la competencia con depredadores autóctonos tales como las zarigüeyas carnívoras (*i.e.*, Didelphini, Sparassocynini

y Thylatheridium) (Marshall, 1977a; Goin y Montalvo, 1988; Goin y Pardiñas, 1996; Beck y Taglioretti, 2020), o la familia de aves terrestres Phorusrhacidae (Marshall, 1977a; Marshall y Cifelli, 1990). Sin embargo, también se ha sugerido que el declive de los esparasodontes se debió a otros factores bióticos, como la extinción de sus presas (Marshall, 1977a; Prevosti *et al.*, 2013; López-Aguirre *et al.*, 2017), o por factores abióticos, como el cambio climático (Marshall, 1977a; Forasiepi *et al.*, 2007; Prevosti *et al.*, 2013; Zimicz, 2014). Estudios recientes reanalizaron las hipótesis de competencia utilizando inferencias paleontológicas de diversidad y superposición ecológica, y concluyeron que estas hipótesis no estaban respaldadas (Prevosti *et al.*, 2013; Engelman y Croft, 2014, 2019; Zimicz, 2014; Echarri *et al.*, 2017; López-Aguirre *et al.*, 2017; Croft *et al.*, 2018; Prevosti y Forasiepi, 2018; Engelman *et al.*, 2020). Sin embargo, pocos análisis cuantitativos han probado las otras hipótesis. Algunos estudios detectaron una relación positiva entre la diversidad de esparasodontes y la temperatura global (Zimicz, 2014; Prevosti y Forasiepi, 2018), pero ninguna correlación entre la masa corporal de las presas y la diversidad de esparasodontes (Prevosti y Forasiepi, 2018). Además, López-Aguirre *et al.* (2017) correlacionaron la diversidad de Sparassodonta con diferentes variables, mediante análisis de regresión múltiple, y concluyeron que la diversidad de tres grupos específicos de mamíferos se correlacionó con la diversidad de esparasodontes: Didelphimorphia (*i.e.*, zarigüeyas y parientes), inmigrantes africanos (*i.e.*, roedores caviomorfos y primates platirrininos) y ungulados sudamericanos (*i.e.*, astrapoterios, litopternas, notungulados, piroterios y xenungulados). Sin embargo, todos estos análisis se basaron en el recuento numérico de especies de esparasodontes en lugar de tasas evolutivas. En los últimos años, Silvestro *et al.* (2014b) han propuesto nuevos métodos bayesianos para calcular directamente las tasas de especiación y extinción a partir del registro fósil, teniendo en cuenta los sesgos en la preservación. Además, estas tasas se pueden correlacionar con diferentes variables para probar hipótesis de interacción biológica como la competencia (*e.g.*, el modelo de la Reina Roja) y el efecto de los cambios ambientales (*e.g.*, el modelo Court Jester) (Lehtonen *et al.*, 2017). Este capítulo tiene como objetivo estudiar la evolución de Sparassodonta utilizando estos nuevos enfoques bayesianos y probar las diferentes hipótesis propuestas sobre las causas de su extinción.

5.2. MATERIALES Y MÉTODOS

5.2.1. Base de datos e información paleoambiental

Se recopiló una base de datos de ocurrencias fósiles para las faunas de América del Sur, incluidos Sparassodonta, posibles grupos de vertebrados depredadores competidores (Carnivora, Phorusrhacidae y zarigüeyas carnívoras) y otros mamíferos coetáneos (Artiodactyla, Astrapotheria, Litopterna, Microbiotheria, Notoungulata, Paucituberculata, Perissodactyla, Polydolopimorphia, Proboscidea, Pyrotheria, Rodentia, Xenarthra y Xenungulata) (Apéndice 5.1). Se utilizó como punto de partida la base de datos generada en trabajos anteriores (Prevosti *et al.*, 2013; Prevosti y Forasiepi, 2018) combinada con la Paleobiology Database (paleobiodb.org, consultada hasta mayo de 2021). Nuestro conjunto de datos se centró en las

ocurrencias de fósiles encontradas en América del Sur e identificadas a nivel de especie, excluyendo todas las ocurrencias con incertidumbre acerca de la taxonomía (*i.e.*, aquellos especímenes marcados con calificadores como *cf.*, *aff.* y *“?”*). Dado que la base de datos en línea puede contener errores, cada entrada se cotejó con la información existente en la literatura y las bases de datos de museos.

Para probar una supuesta competencia con zarigüeyas carnívoras, se construyó una variable con las especies que tradicionalmente se interpretan como ecológicamente comparables a los esparasodontes: Sparassocynini, *Thylatheridium* y Didelphini (Prevosti *et al.*, 2013; Engelman y Croft, 2014; Zimicz, 2014; Prevosti y Forasiepi, 2018). Dado que algunos grupos tenían pocas ocurrencias se agruparon de la siguiente manera: los ungulados inmigrantes incluyen Artiodactyla, Perissodactyla y Proboscidea; otros Metatheria incluyen zarigüeyas no carnívoras, Microbiotheria, Paucituberculata y Polydolopimorphia; y los ungulados nativos de América del Sur (SANUs) incluyen Astrapotheria, Litopterna, Notoungulata, Pyrotheria y Xenungulata. De todas formas, Astrapotheria, Litopterna y Notoungulata también se evaluaron por separado ya que poseen un registro fósil relativamente rico.

Particularmente en el caso de Sparassodonta, se generaron cuatro conjuntos de datos, lo que permitió evaluar el impacto del registro fósil en los análisis. Primero, el conjunto de datos de ocurrencia de especies (*i.e.*, el conjunto de datos de ocurrencias identificadas a nivel de especie fechadas con métodos precisos). La ocurrencia se define como la presencia de un taxón en un determinado nivel estratigráfico de una localidad fósil. Un taxón dado tendrá varias entradas en el conjunto de datos si y solo si se registró en diferentes niveles estratigráficos o en diferentes localidades fósiles. Definimos este conjunto de datos de esta manera ya que en estudios previos donde se utiliza esta metodología, incorporan el registro fósil como ocurrencias (Silvestro *et al.*, 2015; Lehtonen *et al.*, 2017; Condamine *et al.*, 2021). Segundo, el conjunto de datos de especímenes fósiles (*i.e.*, el conjunto de datos de especímenes fósiles identificados a nivel de especie fechados con métodos precisos). Cada espécimen fósil se incorporará al conjunto de datos sin importar si proviene del mismo nivel estratigráfico o de la misma localidad fósil. Definimos este conjunto de datos de esta manera ya que consideramos importante incorporar toda la información que nos brinda el registro fósil, incluida la abundancia. Tercero, el conjunto de datos de Edad/Piso de América del Sur (*i.e.*, el conjunto de datos de ocurrencias identificadas a nivel de especie fechadas con los límites de las Edades/Piso de América del Sur). Las entradas son las mismas que las del primer conjunto de datos, solo se modificaron los rangos de edad para cada ocurrencia. Utilizamos esos rangos de edad ya que, en estudios previos de curvas de diversidad, la edad se considera de esta manera (Prevosti *et al.*, 2013; Croft *et al.*, 2018; Prevosti y Forasiepi, 2018). Cuarto, el conjunto de datos de géneros (*i.e.*, el conjunto de datos de ocurrencias identificadas a nivel de género fechadas con métodos precisos).

Los conjuntos de datos finales de Sparassodonta son: conjuntos de datos de ocurrencia de especies y Edad/Piso de América del Sur que incluyen 66 especies de Sparassodonta (157 ocurrencias), conjunto de datos de especímenes fósiles que incluye 352 registros fósiles para las

66 especies y conjunto de datos de géneros que incluye 45 géneros de Sparassodonta (163 ocurrencias). Además de estos conjuntos de datos, el resto de la fauna comprende: 36 especies de Astrapotheria (97 ocurrencias), 85 especies de Carnivora (401 ocurrencias), 34 especies de zarigüeyas carnívoras (66 ocurrencias), 71 especies de ungulados inmigrantes (402 ocurrencias), 112 especies de Litopterna (240 ocurrencias), 291 especies de Notoungulata (766 ocurrencias), 164 especies de otros Metatheria (333 ocurrencias), 18 especies de Phorusrhacidae (38 ocurrencias), 457 especies de Rodentia (1154 ocurrencias), 477 especies de SANUs (1155 ocurrencias) y 397 especies de Xenarthra (1153 ocurrencias). Cabe destacar que las ocurrencias de fósiles tienen una incertidumbre temporal asociada con las secuencias estratigráficas donde fueron encontrados. En algunos casos, los niveles estratigráficos se datan usando técnicas precisas (*i.e.*, magnetoestratigrafía, radioisótopos), mientras que en otros casos solo por bioestratigrafía. Para reducir el sesgo, incluimos ocurrencias con un rango temporal inferior a 15 Ma y construimos 20 bases de datos de cada clado donde las edades de las ocurrencias se volvieron a muestrear aleatoriamente dentro de cada rango de tiempo, siguiendo a Silvestro *et al.* (2014b).

Consideramos diferentes variables ambientales estimadas para el Cenozoico de América del Sur cuando fue posible; en caso contrario, se utilizaron estimaciones globales. Nuestro modelo incluye: paleoelevaciones del Altiplano, Cordillera Oriental, Puna Oriental, Cordillera Occidental y Puna Occidental (Boschman, 2021), CO₂ atmosférico global (Rae *et al.*, 2021), O₂ atmosférico global (Mills *et al.*, 2016), $\delta^{18}\text{O}$ como indicador de la temperatura (Westerhold *et al.*, 2020) y el nivel global del mar (Miller *et al.*, 2020). Las variables ambientales se recopilaron a partir de los valores sin procesar y, si no estaban disponibles, los valores se extrajeron de los gráficos publicados utilizando GraphClick (Arizona Software, www.arizona-software.ch/graphclick).

5.2.2. Tasas de especiación y extinción

El patrón de ocurrencia de fósiles está modelado por procesos de diversificación (especiación y extinción) y procesos de preservación (fosilización y muestreo científico). En consecuencia, se estimaron los parámetros del proceso de preservación para cada clado, los tiempos de especiación (T_s) y extinción (T_e) de cada especie y las tasas de especiación y extinción de cada clado y su variación a lo largo del tiempo, todo dentro de un marco jerárquico bayesiano usando PyRate v3.0 (Silvestro *et al.*, 2014a). Se aproximaron las distribuciones *a posteriori* de todos los parámetros para cada taxón a través del método de Monte Carlo basado en cadenas de Markov con saltos reversibles (RMCMC) (Green, 1995; Silvestro *et al.*, 2019), ejecutando 20.000.000 generaciones de MCMC y tomando muestras una vez cada 5.000 para lograr la convergencia. Se realizó una prueba de máxima verosimilitud para evaluar qué modelo de conservación está mejor respaldado por los datos (Silvestro *et al.*, 2019), el modelo con el AIC más bajo fue el proceso de preservación de Poisson no homogéneo (NHPP). Por lo tanto, todos los análisis se establecieron con NHPP y tuvieron en cuenta las diferentes tasas de preservación entre los taxones utilizando el modelo Gamma. Se supervisó la mezcla de cadenas y los tamaños

efectivos de las muestras examinando los archivos *log* en Tracer 1.7.1 (Rambaut *et al.*, 2018) después de excluir el primer 20% de las muestras como período *burn-in*. Las muestras *a posteriori* de los parámetros de 20 conjuntos de datos aleatorios se resumieron calculando sus valores medios e intervalos de confianza del 95%. Luego se utilizaron los tiempos estimados de especiación y extinción de todas las especies para realizar otros análisis (ver abajo).

Silvestro *et al.* (2014b, 2019) evaluaron minuciosamente la solidez de PyRate mediante simulaciones. Los conjuntos de datos se simularon bajo una variedad de posibles sesgos y los resultados mostraron que la dinámica de las tasas de especiación y extinción se estiman correctamente en una amplia gama de condiciones, como bajos niveles de conservación, muestreo incompleto de taxones y alta proporción de *singletons* (ver Silvestro *et al.*, 2014b, 2019 para obtener más detalles de las simulaciones). En este caso, los resultados mostraron que las tasas medias de preservación, promediando las 20 réplicas, variaron entre clados entre 1,07 y 22,11 ocurrencias fósiles esperadas por linaje por Ma, y los parámetros de heterogeneidad estimados indicaron una variación de tasa considerable entre las especies de la mayoría de los clados (Apéndice 5.2). Teniendo en cuenta que los valores se encuentran dentro de los valores utilizados en trabajos anteriores (Silvestro *et al.*, 2014b, 2015; Lehtonen *et al.*, 2017), podemos esperar que las tasas de especiación y extinción se infieran de forma fiable mediante los análisis *birth-death*.

5.2.3. Correlación entre la diversidad y la masa corporal

Se evaluó si la dinámica de diversificación de Sparassodonta puede estar relacionada con cambios en la masa corporal (transformada logarítmicamente) utilizando un modelo de *Covar birth-death* (Silvestro *et al.*, 2014a). Las estimaciones de masa corporal de Sparassodonta se tomaron de la literatura (Prevosti y Forasiepi, 2018). Los valores se obtuvieron a partir de mediciones poscraneales, craneales o dentales (ver Prevosti y Forasiepi, 2018 para obtener más detalles).

Se realizaron 20.000.000 iteraciones de MCMC con una frecuencia de muestreo de 5.000 y se combinaron las muestras *a posteriori* de los parámetros de las 20 réplicas del conjunto de datos de ocurrencia de especies y el conjunto de datos de especímenes fósiles. Sin embargo, dado que el registro paleógeno es muy limitado, solo se utilizaron especies con Ts menores de 30 Ma. Este modelo estima los parámetros de correlación (α_λ , α_μ) de los datos, que se consideraron estadísticamente significativos cuando 0 estaba fuera de los intervalos de confianza del 95 %. Así, $\alpha > 0$ indica una correlación positiva entre la masa corporal y las tasas de especiación y extinción; $\alpha < 0$ indica una correlación negativa.

5.2.4. Correlaciones multivariadas

Se utilizó un modelo multivariante de *birth-death* (MBD) (Lehtonen *et al.*, 2017) para evaluar la corrección de diferentes variables externas con las tasas de especiación y extinción de Sparassodonta. Se usaron las Ts y Te de cada especie inferidas tanto del conjunto de datos de ocurrencia de especies como del conjunto de datos de especímenes fósiles. Sin embargo,

dato que el registro paleógeno es muy limitado, solo se utilizaron especies con Ts menores de 30 Ma. Utilizamos como variables externas los factores ambientales mencionados anteriormente y la trayectoria de diversidad calculada para los diferentes taxones. Todas las trayectorias se reescalaron antes de los análisis para variar entre 0 y 1 (Apéndice 5.3). Se realizó el modelo MBD utilizando 200.000.000 generaciones de MCMC y muestreando cada 50.000 para aproximar la distribución *a posteriori* de todos los parámetros. Se resumieron los resultados de los análisis MBD calculando la media *a posteriori* y los intervalos de confianza del 95% de todos los parámetros de correlación (G_i). El análisis también estima los *shrinkage weights* (w) para distinguir si los parámetros de correlación son ruido o señal (*i.e.*, si $w(G_i) > 0,5$, entonces G_i difiere significativamente del ruido de fondo y representa una correlación) (Lehtonen *et al.*, 2017). Se realizaron modelos de correlación lineal y exponencial, y luego se evaluó qué modelo tenía más apoyo calculando los factores bayesianos logarítmicos siguiendo a Lehtonen *et al.* (2017). Se priorizaron los resultados obtenidos con los modelos de correlación lineal ya que el factor bayesiano indicó más apoyo para este último (BF = 2,21 para el conjunto de datos de ocurrencia de especies y BF = 13,60 para el conjunto de datos de especímenes fósiles).

5.3. RESULTADOS

5.3.1. Tasas de evolución de Sparassodonta utilizando un enfoque bayesiano

Tanto el conjunto de datos de ocurrencia de especies como el de especímenes fósiles muestran cambios similares en las tasas de especiación y extinción durante el Cenozoico (Figs. 5.1.A y 5.1.D). Se observa una alta tasa de diversificación neta (*i.e.*, tasa de especiación menos tasa de extinción) a principios del Oligoceno y principios del Mioceno (Figs. 5.1.B y 5.1.E). Además, los intervalos de confianza para las tasas de especiación, extinción y diversificación neta son muy amplios para edades anteriores al Oligoceno tardío (> 30 Ma), mientras que los intervalos de confianza se vuelven mucho más estrechos para los intervalos del Oligoceno tardío-Plioceno (Figs. 5.1.A, 5.1.B, 5.1.D y 5.1.E). La diversidad de esparasodontes fue mayor a finales del Oligoceno y finales del Mioceno temprano (Figs. 5.1.C y 5.1.F). El comienzo del fin de Sparassodonta comenzó alrededor de 17 Ma cuando la tasa de extinción superó la tasa de especiación, lo que resultó en una tasa de diversificación neta negativa (Figs. 5.1.A, 5.1.B, 5.1.D y 5.1.E). Desde el Mioceno medio en adelante, la tasa de diversificación neta nunca volvió a ser positiva y las tasas de especiación y extinción permanecieron relativamente constantes

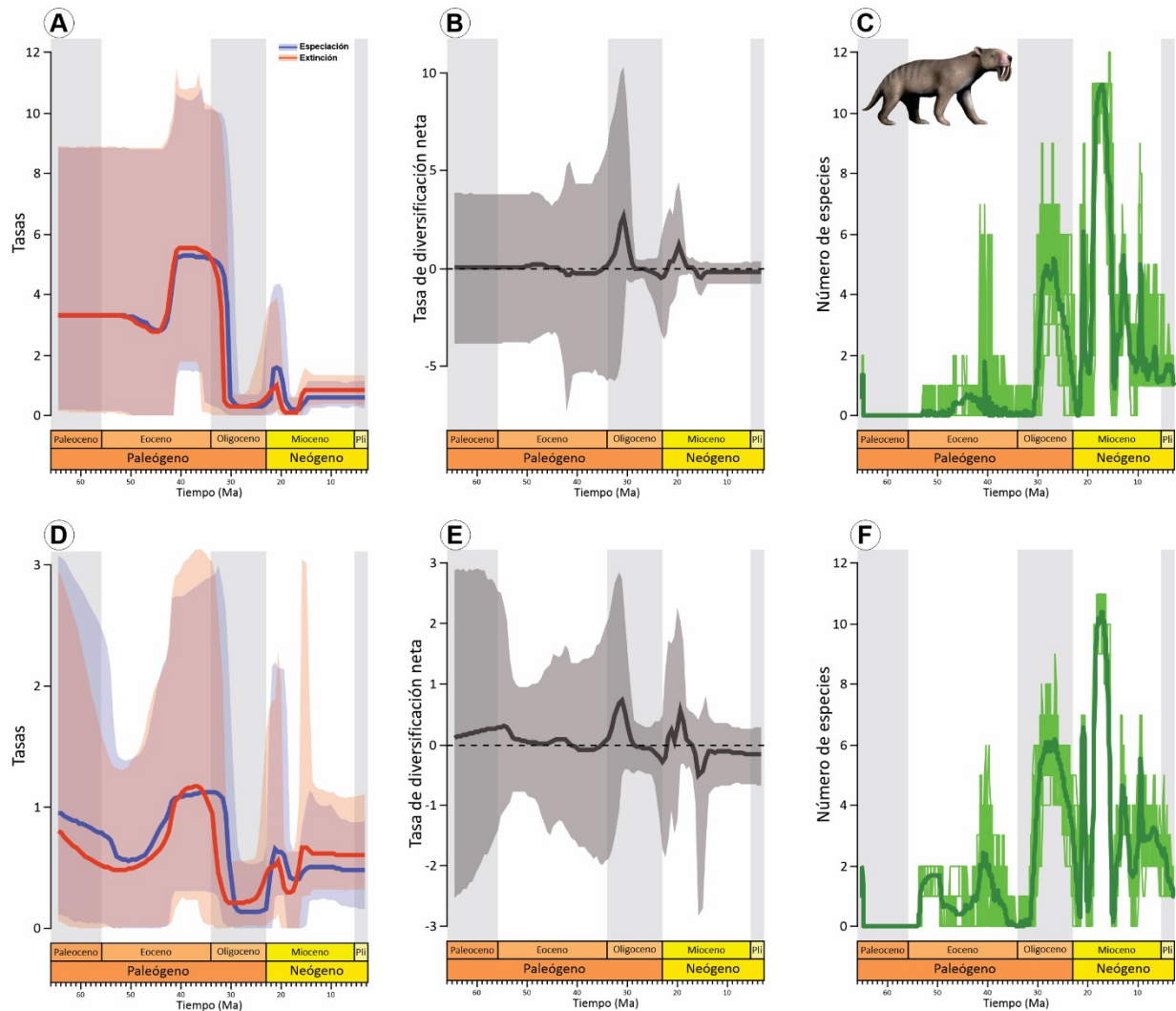


FIGURA 5.1. Crecimiento y decrecimiento de Sparassodonta a lo largo del Cenozoico. Las estimaciones bayesianas de las tasas de especiación (azul), extinción (rojo), diversificación neta (gris, especiación menos extinción) y diversidad (verde) basadas en el conjunto de datos de ocurrencia de especies (A–C) y el conjunto de datos de especímenes fósiles (D–F). Las líneas sólidas indican tasas medias y las áreas sombreadas muestran intervalos de confianza del 95%. *Thylacosmilus atrox* diseñado por Nobu Tamura (© Wikimedia Commons): <https://creativecommons.org/licenses/by-sa/4.0/>

durante el resto de su historia evolutiva en el conjunto de datos de ocurrencia de especies (Figs. 5.1.A, 5.1.B, 5.1.D y 5.1.E). En el conjunto de datos de especímenes fósiles, la tasa de diversificación neta disminuye aún más a los 9 Ma, principalmente impulsada por disminuciones en la tasa de especiación (Figs. 5.1.D y 5.1.E). En el caso del conjunto de datos Edad/Piso de América del Sur, las curvas siguen el mismo patrón, aunque los picos y valles son más pronunciados (Apéndice 5.4.A-C). En el caso del conjunto de datos de géneros, las curvas se aplanan a partir del Eoceno, registrándose solo un aumento en la tasa de extinción a partir de los 16 Ma (Apéndice 5.4.D-F).

5.3.2. Correlaciones entre las tasas de evolución y la masa corporal

Los esparasodontes de talla pequeña estuvieron presentes a lo largo de toda la historia evolutiva del clado: desde los pequeños mayulestidos del Paleoceno temprano (*Allqokirus australis* y *Mayulestes ferox*; masas corporales de alrededor de 0,3 kg) hasta los últimos hatliacinidos (*Borhyaenidium riggsi* y *Notocynus hermosicus*; masas corporales de alrededor de 2- 2,5 kg) en el Plioceno (Figs. 5.2.A y 5.2.D). Por el contrario, los grandes esparasodontes aparecen por primera vez en el Eoceno medio (Rangel *et al.*, 2019), con animales que incluso superaban los 30 kg (como *Arminiheringia auceta*). Pero no fue hasta el Oligoceno cuando aparecieron los esparasodontes de mayor tamaño, como *Proborhyaena gigantea* (200 kg) y *Australohyaena antiqua* (aproximadamente 70 kg). El último gran esparasodonte fue el marsupial dientes de sable *Thylacosmilus atrox* (alrededor de 120 kg), que se registró durante el Mioceno tardío-Plioceno (Figs. 5.2.A y 5.2.D). Se encuentra que la masa corporal está negativamente correlacionada tanto con la tasa de especiación ($\bar{X}_{\alpha\lambda} = -0,63$; Fig. 5.2.B) como con la tasa de extinción ($\bar{X}_{\alpha\mu} = -0,65$; Fig. 5.2.C), según el conjunto de datos de ocurrencia de especies. Se observa el mismo patrón para el otro conjunto de datos ($\bar{X}_{\alpha\lambda} = -0,47$ y $\bar{X}_{\alpha\mu} = -0,50$; Figs. 5.2.E-F). Es decir, a medida que disminuye el tamaño del cuerpo, aumentan las tasas de especiación y extinción (Fig. 5.2).

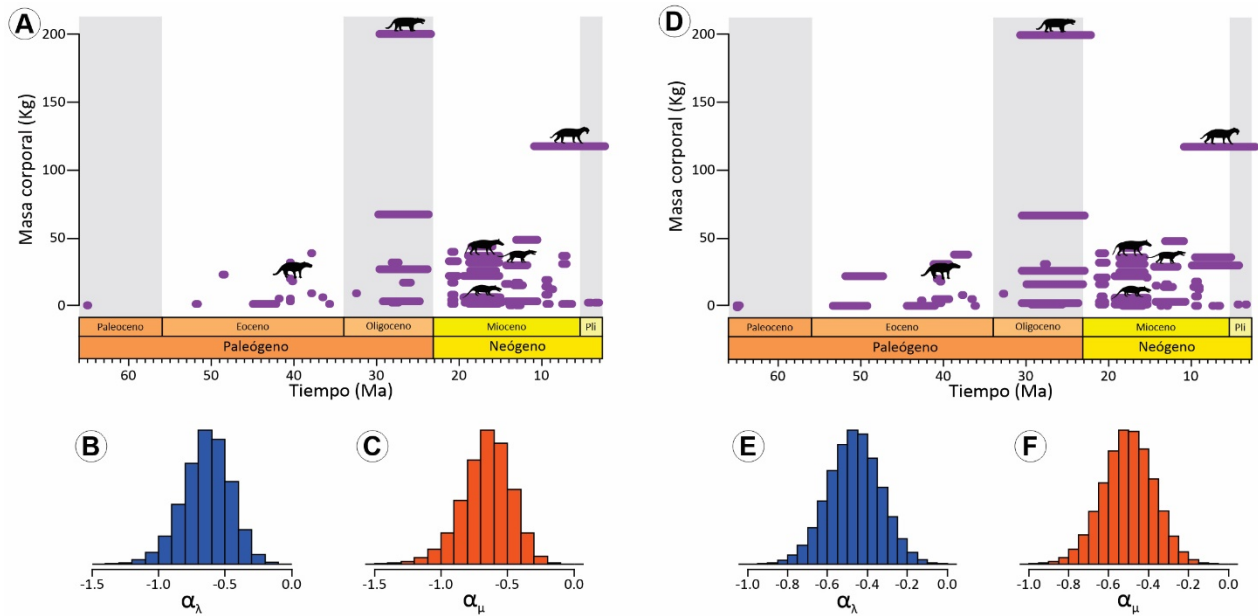


FIGURA 5.2. Correlaciones entre la dinámica de diversificación y la evolución de la masa corporal en Sparassodonta. Análisis del conjunto de datos de ocurrencia de especies (A-C) y el conjunto de datos de especímenes fósiles (D-F). La duración reconstruida de las especies obtenida de una de las 20 réplicas del conjunto de datos de ocurrencia de especies (A) y el conjunto de datos de especímenes fósiles (D). Correlación entre los cambios en la masa corporal y la tasa de especiación (α_λ) del conjunto de datos de ocurrencia de especies (B) y el conjunto de datos de especímenes fósiles (E). Correlación entre los cambios en la masa corporal y la tasa de extinción (α_μ) del conjunto de datos de ocurrencia de especies (C) y el conjunto de datos de especímenes fósiles (F). Las siluetas representativas de Sparassodonta con diferente masa corporal se tomaron de phylopic.org: *Borhyaena tuberata*, *Callistoe vincei*, *Cladosictis patagonica*, *Lycopsis longirostris*, *Proborhyaena gigantea* y *Thylacosmilus atrox* diseñadas por Zimices y con licencia Creative Commons Attribution 3.0 Unported (<http://creativecommons.org/licenses/by/3.0/>).

5.3.3. Correlaciones entre las tasas de evolución y variables externas

Basado en el conjunto de datos de ocurrencia de especies, el análisis encontró las siguientes correlaciones significativas, en las que los *shrinkage weights* (w) son mayores que 0,5 (todos los parámetros de correlación están disponibles en el Apéndice 5.5). El modelo de correlación lineal indica que la tasa de especiación de Sparassodonta está positivamente correlacionada con la diversidad de Litopterna ($G_i = 4,60$, $w = 0,65$), diversidad de Rodentia ($G_i = 8,01$, $w = 0,54$), CO_2 atmosférico global ($G_i = 5,28$, $w = 0,64$), y temperatura global ($G_i = 1,53$, $w = 0,51$) (Fig. 5.3.A). Inversamente, la tasa de especiación de Sparassodonta se correlacionó negativamente tanto con la diversidad de Sparassodonta ($G_i = -7,12$, $w = 0,88$) como con el nivel global del mar ($G_i = -2,87$, $w = 0,57$) (Fig. 5.3.A). La tasa de extinción de Sparassodonta se correlacionó negativamente con la diversidad de varias presas potenciales: Astrapotheria ($G_m = -2,40$, $w = 0,55$), Litopterna ($G_m = -3,45$, $w = 0,61$) y otros Metatheria ($G_m = -3,05$, $w = 0,59$) (Fig. 5.3.A). No existe una correlación significativa (todos w menos de 0,5) entre la diversidad de otros depredadores y las tasas de especiación o extinción de Sparassodonta (Fig. 5.3.A).

Según el conjunto de datos de especímenes fósiles (todos los parámetros de correlación se encuentran en el Apéndice 5.6), el modelo de correlación lineal respectivo indica correlaciones positivas entre la tasa de especiación de Sparassodonta y el CO_2 atmosférico global ($G_i = 1,98$, $w = 0,52$) y diversidad de varias presas potenciales: Astrapotheria ($G_i = 1,79$, $w = 0,52$), Litopterna ($G_i = 1,89$, $w = 0,55$), otros Metatheria ($G_i = 1,35$, $w = 0,50$) y Rodentia ($G_i = 5,98$, $w = 0,54$) (Fig. 5.3.B). Inversamente, la tasa de especiación de Sparassodonta se correlacionó negativamente tanto con la diversidad de Sparassodonta ($G_i = -6,30$, $w = 0,90$) como con la paleoelevación del Altiplano ($G_i = -1,61$, $w = 0,50$) (Fig. 5.3.B). La tasa de extinción de Sparassodonta se correlacionó positivamente con la paleoelevación de la Puna Oriental ($G_m = 2,04$, $w = 0,57$), pero se correlacionó negativamente tanto con la diversidad de Litopterna ($G_m = -2,48$, $w = 0,55$) como con la diversidad de otros Metatheria ($G_m = -2,08$, $w = 0,54$) (Fig. 5.3.B). No existe una correlación significativa (todos w menos de 0,5) entre la diversidad de otros depredadores y las tasas de especiación o extinción de Sparassodonta (Fig. 5.3.B).

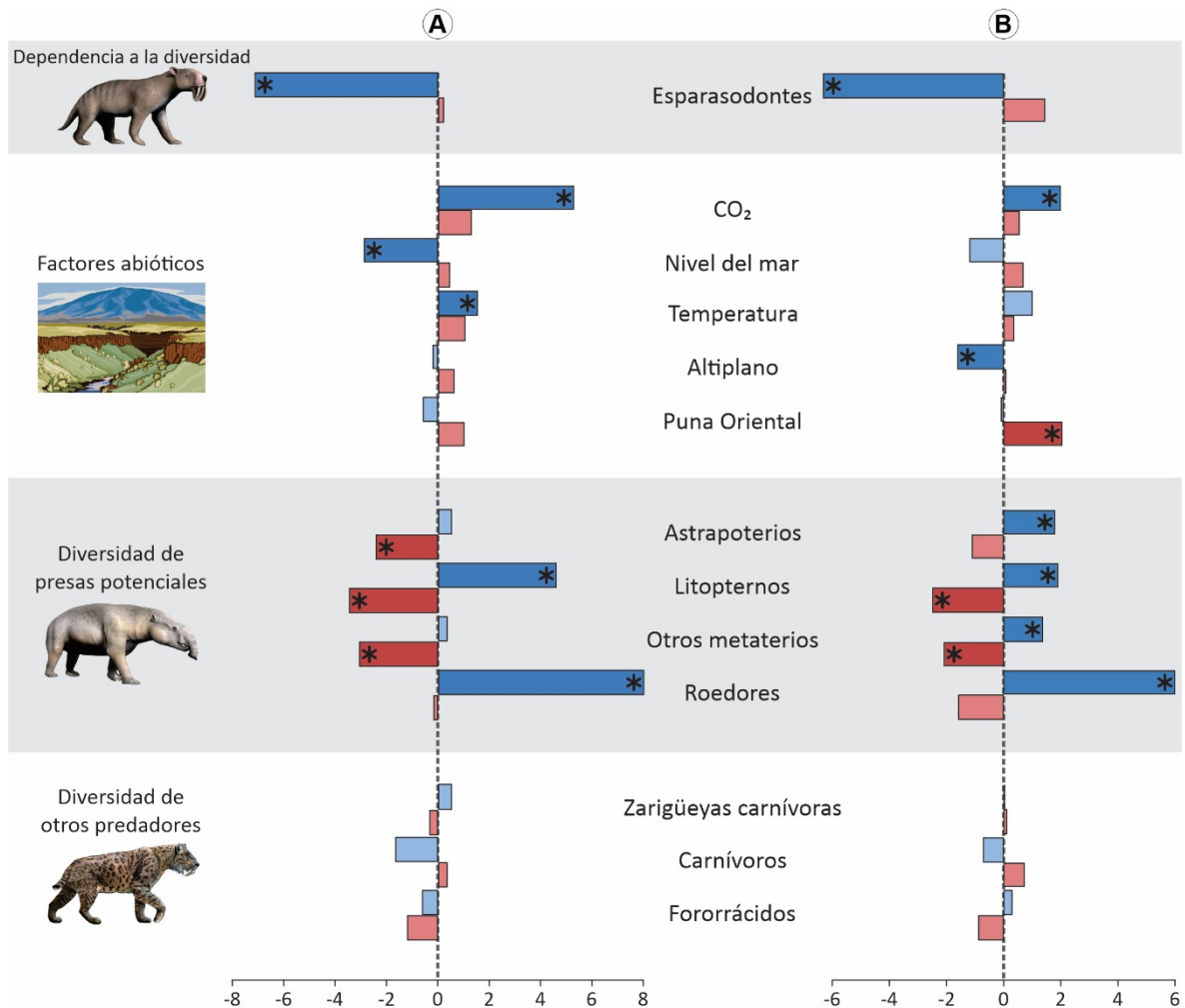


FIGURA 5.3. Correlaciones paleoambientales. Parámetros de correlación para la especiación de Sparassodonta (G_i , en azul) y para la extinción de Sparassodonta (G_m , en rojo) con el conjunto de datos de ocurrencia de especies (A) y el conjunto de datos de especímenes fósiles (B). Las correlaciones significativas ($w > 0,5$) se indican mediante asteriscos y colores más oscuros. Paisaje ilustrado por Gordon Johnson (© Pixabay). *Thylacosmilus atrox* y *Astrapotherium magnum* diseñados por Nobu Tamura (© Wikimedia Commons) y *Smilodon fatalis* diseñados por Dantheman9758 (© Wikimedia Commons): <https://creativecommons.org/licenses/by-sa/4.0/>

5.4. DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

El registro fósil es por naturaleza incompleto debido a varios sesgos de muestreo: sesgos tafonómicos en cómo se conservan los fósiles, sesgos geológicos en cómo se exponen esas capas de roca y luego sesgos de muestreo antropogénicos en cuándo y dónde se recolectan los fósiles (Behrensmeyer *et al.*, 2000; Alroy *et al.*, 2001; Badgley, 2003; Crampton *et al.*, 2003; Butler *et al.*, 2009; Kalmar y Currie, 2010; Newham *et al.*, 2014). El registro fósil de América del Sur no es único en este sentido, existen marcados hiatos en el registro fósil principalmente durante el Paleógeno y, aunque hay algunas excepciones, los sitios fósiles se limitan a latitudes altas (Marshall y Cifelli, 1990; Prevosti y Soibelzon, 2012; Prevosti *et al.*, 2013; Carrillo *et al.*, 2015; Prevosti y Forasiepi, 2018). En el presente estudio, estos sesgos se observaron mejor en el Paleógeno (Prevosti y Forasiepi, 2018), en el que las ocurrencias de esparasodontes son más escasas, lo que da como resultado un intervalo de confianza mucho mayor en las tasas evolutivas inferidas (Fig. 5.1).

Sin embargo, en el presente estudio, para superar estos sesgos en el registro fósil, se utilizaron métodos bayesianos, que hasta ahora es la metodología más confiable para inferir tasas evolutivas a partir del registro fósil (Silvestro *et al.*, 2019). De acuerdo con las tasas medias de preservación y los parámetros de heterogeneidad obtenidos, las tasas inferidas son confiables (ver sección 5.2.2 de "Materiales y métodos" para más detalles). Además, se generaron cuatro conjuntos de datos alternativos para esparasodontes que contemplan diferentes formas de analizar el registro fósil. En estudios previos que utilizaron esta metodología, el registro fósil se incorporó como ocurrencias de especies (Silvestro *et al.*, 2015; Lehtonen *et al.*, 2017; Condamine *et al.*, 2021), por lo que las diferencias entre localidades (*i.e.*, diferencias en el número de fósiles encontrados, debido a las diferencias en las áreas expuestas y las áreas muestreadas (Marshall y Cifelli, 1990)) puede equilibrarse. Sin embargo, en una localidad dada con menor muestreo, se podrían estar considerando todos los especímenes fósiles como una sola ocurrencia, aunque pudieran provenir de diferentes niveles estratigráficos. En otras palabras, el uso de ocurrencias está ligado a la definición de niveles estratigráficos y localidades fósiles, que varían según los autores que han estudiado esa zona. Mientras que algunos autores incluyen varias localidades dentro de un área acotada, otros las consideran todas parte de la misma localidad. Por lo tanto, es relevante incorporar la información proporcionada por todo el registro fósil para evitar o paliar estos sesgos. Finalmente, considerar los límites de las Edades/Piso de América del Sur nos permite evitar sesgos para aquellas especies presentes en un solo lugar. Es lógico pensar que las especies tienen un biocrón mayor que la datación puntual de la localidad fósil. Entonces, los problemas debidos a una baja ocurrencia podrían evitarse si se utiliza el rango de Edad/Piso para modelar la distribución temporal de cada especie. En conclusión, la congruencia encontrada entre las tasas de los diferentes conjuntos de datos respalda los resultados obtenidos, y se recomienda modelar el registro fósil de diferentes maneras al usar estos análisis en trabajos futuros.

La tasa de especiación de los esparasodontes exhibe una dependencia negativa de la diversidad (*i.e.*, se correlaciona negativamente con la diversidad de especies de Sparassodonta, Fig. 5.3), cómo también se ha informado en estudios de otros organismos (Alroy, 1996; Lehtonen *et al.*, 2017) y puede explicarse por la hipótesis de diferenciación de nicho. A medida que aumenta la diversidad, aumenta la competencia interespecífica y los nichos vacíos dentro de un ecosistema se vuelven cada vez más escasos y, en consecuencia, la tasa de especiación disminuye (Moen y Morlon, 2014). Sin embargo, como lo destacan Moen y Morlon (2014), la correlación entre la diversidad de especies y la disminución de las tasas de especiación también puede explicarse por factores geográficos: después de los eventos de vicarianza, a medida que avanza la diversificación y las áreas de distribución de las especies se subdividen dentro de un área geográficamente limitada, la tasa de la especiación disminuye ya que la especiación vicariante pierde efecto en especies con tamaños de rango pequeños. Por lo tanto, se necesitan estudios más detallados para descubrir qué hipótesis explicaría mejor la dinámica de la diversidad de Sparassodonta.

Los cambios en la masa corporal de los esparasodontes se correlacionan negativamente con las tasas de especiación y extinción, por lo que los taxones más pequeños tienen duraciones o longevidad de las especies más cortas (Fig. 5.2). Un estudio anterior (Engelman *et al.*, 2020) sugirió que los esparasodontes pequeños eran menos frecuentes en el registro fósil, y tal sesgo podría causar duraciones más cortas. Sin embargo, se analizó la frecuencia de los fósiles a lo largo de todo el continuo de masas corporales y no se encontró una presencia clara de este sesgo. Los nuevos resultados podrían entenderse como una expresión de cambios moleculares: los mamíferos de menor tamaño tienen tasas de evolución molecular más altas porque tienen más generaciones por unidad de tiempo (Martin y Palumbi, 1993; Gillooly *et al.*, 2005; Bromham, 2011; Feng y Zhou, 2019). Tasas de evolución molecular más altas podrían conducir en última instancia a tasas de especiación más altas (Barracough *et al.*, 1998; Barracough y Savolainen, 2001) y tasas de pseudoextinción más altas, que podrían observarse como tasas de extinción más altas en los taxones fósiles. Investigaciones previas complementarias muestran diferentes resultados sobre la selectividad sesgada por el tamaño de los mamíferos, con tres escenarios posibles: sin sesgo por el tamaño (Viranta, 2003; Raia *et al.*, 2012), mayor supervivencia en mamíferos grandes versus pequeños (Van Valen, 1975; Flynn *et al.*, 1995), y mayor sobrevivencia en mamíferos pequeños versus grandes (McLain, 1993; Cardillo, 2003; Liow *et al.*, 2008). Los presentes resultados resaltan que los esparasodontes grandes tenían una mayor longevidad de especie que los esparasodontes pequeños coetáneos (Fig. 5.2). Este podría ser un ejemplo de la regla de Stanley, en la que ciertas especies se caracterizan por tener altas tasas de especiación y extinción, mientras que otras muestran bajas tasas de especiación y extinción (Stanley, 1990; Marshall, 2017; Hautmann, 2020).

Autores anteriores informaron una correlación entre la masa corporal y la hipercarnivoría en Sparassodonta (Marshall, 1978; Forasiepi, 2009; Prevosti *et al.*, 2012, 2013; Ercoli *et al.*, 2014; Echarri *et al.*, 2017), con especies más grandes que muestran mandíbulas más cortas y robustas

y molares inferiores con talónidos extremadamente reducidos. Nuestros resultados indican que los esparasodontes más grandes, y por lo tanto los más carnívoros, tuvieron simultáneamente una mayor longevidad de especie. También se ha encontrado una asociación entre grandes masas corporales y hábitos más carnívoros en los carnívoros placentarios, lo que podría explicarse por limitaciones metabólicas: las especies de más de 20 kg en su mayoría están obligadas a cazar presas más grandes (Carbone *et al.*, 1999, 2007; Rovinsky *et al.*, 2020). Contrariamente a nuestros resultados, en los cánidos la evolución de gran tamaño se asoció con una disminución en la longevidad de las especies (Van Valkenburgh *et al.*, 2004) producida por el origen preferencial de especies más grandes (Finarelli, 2007). Sin embargo, estudios recientes no respaldan la correlación entre la tasa de origen de los cánidos y la masa corporal (Silvestro *et al.*, 2015).

Marshall (1977a), en su estudio pionero de la evolución del ensamble de animales carnívoros terrestres sudamericanos durante el Cenozoico, no pudo concluir si el reemplazo de los esparasodontes por carnívoros, zarigüeyas carnívoras y fororrácidos fue activo o pasivo. Sin embargo, sugirió la exclusión competitiva en algunos casos. Los resultados del presente capítulo respaldan la hipótesis de que la diversidad de Carnivora no afectó las tasas de especiación y extinción de Sparassodonta, en sintonía a lo que sugirieron autores anteriores (Forasiepi *et al.*, 2007; Prevosti *et al.*, 2013; López-Aguirre *et al.*, 2017; Croft *et al.*, 2018; Prevosti y Forasiepi, 2018; Engelman y Croft, 2019). Esto se evidencia por la falta de correlaciones significativas entre la diversidad de carnívoros y la tasa de especiación y extinción de los esparasodontes (Fig. 5.3). Además, la tasa de extinción de Sparassodonta no aumentó cuando los Carnivora invadieron América del Sur (alrededor de 7 Ma) (Fig. 5.1). De hecho, los carnívoros que ingresaron a América del Sur en este momento, es decir los prociónidos, eran omnívoros y, por lo tanto, ocupaban un nicho ecológico diferente de los esparasodontes coetáneos mesocarnívoros a hipercarnívoros (Marshall, 1977a; Forasiepi *et al.*, 2007; Prevosti *et al.*, 2013; Prevosti y Forasiepi, 2018; Engelman y Croft, 2019). Por el contrario, los carnívoros posteriores que podrían haber competido con los esparasodontes (mustélidos, cánidos y félidos) solo ingresaron a América del Sur después de la extinción de Sparassodonta (Marshall, 1977a; Cione y Tonni, 1995; Forasiepi *et al.*, 2007; Soibelzon y Prevosti, 2007; Prevosti y Soibelzon, 2012; Prevosti *et al.*, 2013; Cione *et al.*, 2015; Prevosti y Forasiepi, 2018; Engelman y Croft, 2019), y por lo tanto ocuparon roles ecológicos que habían sido dejados vacíos por los ya extintos esparasodontes.

El presente estudio rechaza cualquier competencia entre Sparassodonta y otros grupos de depredadores nativos sudamericanos. Ningún modelo encontró ninguna correlación entre las tasas de especiación y extinción de Sparassodonta y la diversidad de zarigüeyas carnívoras o aves del terror (Fig. 5.3). Estos tres depredadores ocuparon diferentes hábitats. Las zarigüeyas carnívoras exhiben masas corporales más bajas que los esparasodontes contemporáneos y muestran molares menos especializados para la carnivoría (Prevosti *et al.*, 2013; Engelman y Croft, 2014; Zimicz, 2014; Croft *et al.*, 2018; Beck y Taglioretti, 2020), lo que indica que los dos grupos no se alimentan de presas similares. Los fororrácidos probablemente preferían hábitats

más abiertos que los esparasodontes debido a sus fuertes especializaciones cursoriales (Argot, 2004; Ercoli *et al.*, 2014; Degrange, 2015; Angst *et al.*, 2016). Interesantemente entonces, la diversidad de otros depredadores no tuvo ningún efecto sobre las tasas de especiación y extinción de los esparasodontes. La llegada de nuevos depredadores (tal como Carnivora en este caso) se consideró durante mucho tiempo como un evento crucial para explicar la extinción de los depredadores nativos, pero los estudios en las comunidades actuales han demostrado que la relación no es tan causal (Davis, 2003; Gurevitch y Padilla, 2004). En particular, la extinción del tilacino y el demonio de Tasmania en Australia continental no solo estuvo relacionada con la competencia con el dingo, sino que probablemente fue causada por la intensificación humana y el cambio climático (Prowse *et al.*, 2014). Por lo tanto, el argumento repetido de que los euterios siempre desplazan competitivamente a los metaterios probablemente no sea confiable.

Los esparasodontes tenían una amplia variedad de masas corporales y, por lo tanto, diferentes especies podrían haber explotado diferentes presas potenciales. Los modelos de correlación encontraron una covariación entre las tasas evolutivas de los esparasodontes y la diversidad de astrapoterios, litopternos, otros metaterios y roedores (Fig. 5.3), en sintonía con estudios previos (López-Aguirre *et al.*, 2017). La correlación entre las tasas de esparasodontes y estos otros taxones también podría ser una consecuencia por limitaciones climático-ambientales similares de ambos grupos ecológicos (*e.g.*, los astrapoterios y los esparasodontes se adaptaron a climas cálidos, por lo que cuando el clima se volvió más frío, ambos taxones se extinguieron). Sin embargo, estudios paleoecológicos sugieren que estas especies herbívoras eran presas potenciales de esparasodontes (Argot, 2004; Ercoli *et al.*, 2014; Engelman *et al.*, 2020). Los roedores y los metaterios más pequeños podrían haber representado presas para un gran número de especies. Los roedores y metaterios más pequeños, como los octodóntidos y los paleoténtidos, pueden haber sido depredados por pequeños esparasodontes (*Australogale*, *Cladosictis*, *Perathereutes*, *Pseudonotictis* y *Sipalocyon*), mientras que los roedores más grandes, como los cávidos dinómidos, neoepiplémidos e hidroquéridos, pueden haber sido depredados por especies más grandes (*Arctodictis*, *Borhyaena*, *Lycopsis* y *Thylacosmilus*) (Argot, 2004; Ercoli *et al.*, 2014; Engelman *et al.*, 2020). De hecho, se han registrado huesos y dientes rotos del dinómido "*Scleromys*" *columbianus* y otros roedores no identificados como contenidos intestinales en *Lycopsis longirostris* (Marshall, 1977b), y se ha encontrado que los coprolitos de esparasodontes probablemente pequeños contienen restos de octodóntidos y/o roedores chinchíllidos (Tomassini *et al.*, 2019). Los astrapoterios y los litopternos podrían haber sido presa de los esparasodontes más grandes, como *Arctodictis*, *Borhyaena*, *Prothylacynus* y *Thylacosmilus* (Argot, 2004; Ercoli *et al.*, 2014). Si bien los adultos de los herbívoros más grandes (*e.g.*, *Astrapotherium* o *Theosodon*) pueden quedar excluidos de las presas potenciales, los esparasodontes podrían haber depredado a los juveniles (Ercoli *et al.*, 2014). Los presentes resultados indican que el aumento de la diversidad de astrapoterios, litopternos, otros metaterios y roedores favoreció la especiación de los esparasodontes, mientras que la disminución de la diversidad de presas favoreció la extinción de los esparasodontes (Fig. 5.3). Se

observa una disminución en la diversidad de litopternos y notoungulados a partir del Mioceno medio, mientras que los astrapoterios se extinguen por completo después de este tiempo (Marshall y Cifelli, 1990; Bond *et al.*, 1995; Croft *et al.*, 2020). En el caso de los roedores (particularmente los grandes Dinomyidae, Neoepiblemidae e Hydrochoerinae), si bien se observa un aumento en la diversidad a partir del Mioceno medio, luego a partir del Plioceno temprano se observa la tendencia contraria, sumándose a la disminución en la diversidad de los litopternos y notoungulados (Patterson y Pascual, 1968; Marshall y Cifelli, 1990; Pascual y Jaureguizar, 1990; Croft *et al.*, 2020). Por tanto, estos cambios, junto con otros, podrían haber causado o contribuido a la extinción de los esparasodontes.

Aquí, el análisis MBD mostró una correlación significativa entre las tasas evolutivas de Sparassodonta y los factores ambientales (CO_2 , temperatura y nivel del mar) y el levantamiento de los Andes (Altiplano y Puna Oriental) (Fig. 5.3). Los tres factores ambientales actúan de forma correlacionada a gran escala. El Cenozoico se caracteriza por una tendencia global de disminución de los niveles de CO_2 , lo que provocó una disminución de la temperatura global. Este enfriamiento global favoreció la formación de casquetes polares y, en consecuencia, una disminución del nivel global del mar (Miller *et al.*, 2020; Rae *et al.*, 2021). Sin embargo, existen patrones en la curva del nivel del mar que no coinciden con las curvas de CO_2 y temperatura. Esto se debe a que los cambios en el nivel del mar a corto plazo probablemente estén más influenciados por los ciclos de Milankovitch, que por los niveles de CO_2 (Miller *et al.*, 2020). A escala regional, el clima también fue influenciado por el ascenso de los Andes. Los Andes son el cinturón montañoso continental más largo de la Tierra y la cadena montañosa más alta fuera de Asia central, con una historia geológica compleja que cambia a lo largo de su latitud (Ramos y Aleman, 2000). El Altiplano y la Puna Oriental son dos de los ocho dominios geomorfológicos de los Andes Centrales ($14\text{-}27^\circ\text{S}$) (Boschman, 2021), y es entre esas latitudes donde se encuentran las cumbres más altas. Por lo tanto, los modelos de levantamiento de esta área son cruciales para comprender qué períodos de la orogénesis de los Andes mostraron picos lo suficientemente altos como para producir cambios ambientales. Las reconstrucciones de paleoelevación sugieren un primer pulso de elevación de los Andes Centrales entre 30 y 20 Ma (Leier *et al.*, 2013; Fosdick *et al.*, 2017). En este punto (~ 20 Ma), los Andes superaron el 50% de su altura actual y comenzaron a funcionar como barreras de vientos y humedad (Insel *et al.*, 2010). Luego, entre 10 y 6 Ma, ocurrió la fase principal del levantamiento andino y se alcanzaron las elevaciones actuales en grandes áreas (Mora *et al.*, 2011; Leier *et al.*, 2013; Garzzone *et al.*, 2017; Lossada *et al.*, 2018; Pingel *et al.*, 2020). Los Andes centrales juegan un papel importante al influir en el clima al modificar la zona de convergencia intertropical, que define el patrón de precipitación del Pacífico, e influir en el transporte de humedad hacia América del Sur (Takahashi y Battisti, 2007; Insel *et al.*, 2010). Los primeros eventos de aridificación del Mioceno se registran desde al menos 15 Ma y aumentaron entre 6 y 3 Ma (Hartley, 2003; Amidon *et al.*, 2017; Carrapa *et al.*, 2019). Esto implicó la expansión de pastizales, estepas y matorrales a lo largo de América del Sur y una restricción simultánea de bosques, selvas tropicales y humedales (incluido el

megahumeral de Pebas) (Ortiz-Jaureguizar y Cladera, 2006; Barreda y Palazzesi, 2007; Barreda *et al.*, 2008).

Los resultados indican que todos estos cambios (tanto a nivel mundial como regional) habrían tenido una influencia en los esparasodontes. Los metaterios modernos (*i.e.*, los marsupiales actuales) tienen un período de lactancia fuertemente sincronizado con la disponibilidad de agua y alimentos, ya que es el período en el que la mayor parte de su energía se invierte en sus crías y durante el cual ocurre la mayor parte del desarrollo de la descendencia (Morton *et al.*, 1982; Thompson, 1987; Krockenberger, 2006). Además, el calor corporal en los marsupiales deriva de la actividad metabólica y muscular, mientras que en los placentarios es generado por el tejido adiposo pardo (Holloway y Geiser, 2001). Debido a estas características fisiológicas, la disponibilidad de alimento, que depende de la temperatura y las precipitaciones (Sánchez-Villagra, 2013), juega un papel crucial en los marsupiales. En última instancia, dada la mayor aridez provocada por el ascenso de los Andes (Zimicz, 2014; Goin *et al.*, 2016; Bennett *et al.*, 2018) y la disminución de la temperatura (Zimicz, 2014; Prevosti y Forasiepi, 2018) debido a bajos niveles de CO₂, los esparasodontes se habrían extinguido debido a sus limitaciones en la tolerancia a los cambios ambientales.

Aquí se destaca que los esparasodontes siguen un modelo de evolución mixto multinivel, donde la historia evolutiva de Sparassodonta está impulsada por una combinación de factores bióticos intrínsecos (*i.e.*, masa corporal, diversidad de Sparassodonta), factores bióticos extrínsecos (*i.e.*, diversidad de Astrapotheria, Litopterna, otros Metatheria y Rodentia) y factores abióticos extrínsecos (*i.e.*, CO₂, nivel del mar, temperatura y elevación de los Andes). La evolución opera de manera pluralista, donde todos los factores pueden prevalecer de diferentes maneras y en diferentes momentos (Jablonski, 2008; Benton, 2009), y como señala Jablonski (2008), tratar de dicotomizar los procesos macroevolutivos se vuelve contraproducente. Aunque no podemos afirmar si todos estos factores actúan de forma independiente o están interconectados como esperamos, todos fueron cruciales en la historia evolutiva de los esparasodontes.

5.5. REFERENCIAS

- Albino, A.M. 1993. Snakes from the Paleocene and Eocene of Patagonia (Argentina): Paleocology and coevolution with mammals. *Historical Biology* 7: 51–69.
- Alroy, J. 1996. Constant extinction, constrained diversification, and uncoordinated stasis in North American mammals. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 127: 285–311.
- Alroy, J., Marshall, C.R., Bambach, R.K., Bezusko, K., Foote, M., Fursich, F.T., Hansen, T.A., Holland, S.M., Ivany, L.C., Jablonski, D., Jacobs, D.K., Jones, D.C., Kosnik, M.A., Lidgard, S., Low, S., Miller, A.I., Novack-Gottshall, P.M., Olszewski, T.D., Patzkowsky, M.E., Raup, D.M., Roy, K., Sepkoski, J.J., Sommers, M.G., Wagner, P.J. y Webber, A. 2001. Effects of sampling standardization on estimates of Phanerozoic marine diversification. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 98: 6261–6266.
- Amidon, W.H., Fisher, G.B., Burbank, D.W., Ciccioli, P.L., Alonso, R.N., Gorin, A.L., Silverhart, P.H.,

- Kylander-Clark, A.R.C. y Christoffersen, M.S. 2017. Mio-Pliocene aridity in the south-central Andes associated with Southern Hemisphere cold periods. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 114: 6474–6479.
- Angst, D., Buffetaut, E., Lecuyer, C. y Amiot, R. 2016. A new method for estimating locomotion type in large ground birds. *Palaeontology* 59: 217–223.
- Argot, C. 2004. Evolution of South American mammalian predators (Borhyaenoidea): Anatomical and palaeobiological implications. *Zoological Journal of the Linnean Society* 140: 487–521.
- Auderset, A., Martínez-García, A., Tiedemann, R., Hasenfratz, A.P., Eglinton, T.I., Schiebel, R., Sigman, D.M. y Haug, G.H. 2019. Gulf Stream intensification after the early Pliocene shoaling of the Central American Seaway. *Earth and Planetary Science Letters* 520: 268–278.
- Badgley, C. 2003. The multiple scales of biodiversity. *Paleobiology* 29: 11–13.
- Barraclough, T.G. y Savolainen, V. 2001. Evolutionary rates and species diversity in flowering plants. *Evolution* 55: 677–683.
- Barraclough, T.G., Vogler, A.P. y Harvey, P.H. 1998. Revealing the factors that promote speciation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 353: 241–249.
- Barreda, V. y Palazzesi, L. 2007. Patagonian vegetation turnovers during the Paleogene-early Neogene: origin of arid-adapted floras. *Botanical Review* 73: 31–50.
- Barreda, V., Guler, V. y Palazzesi, L. 2008. Late Miocene continental and marine palynological assemblages from Patagonia. In: *Developments in Quaternary Science*, vol. 11. pp. 343–350.
- Beck, R.M.D. y Taglioretti, M.L. 2020. A nearly complete juvenile skull of the marsupial *Sparassocynus derivatus* from the Pliocene of Argentina, the affinities of “sparassocynids”, and the diversification of opossums (Marsupialia; Didelphimorphia; Didelphidae). *Journal of Mammalian Evolution* 27: 385–417.
- Behrensmeyer, A.K., Kidwell, S.M. y Gastaldo, R.A. 2000. Taphonomy and paleobiology. *Paleobiology* 26: 103–147.
- Bennett, C.V., Upchurch, P., Goin, F.J. y Goswami, A. 2018. Deep time diversity of metatherian mammals: implications for evolutionary history and fossil-record quality. *Paleobiology* 44: 171–198.
- Benton, M.J. 2009. The Red Queen and the Court Jester: species diversity and the role of biotic and abiotic factors through time. *Science* 323: 728–732.
- Bond, M., Cerdeño, E. y López, G. 1995. Los ungulados nativos de América del Sur. In: Alberdi, M.T., G. Leone y E.P. Tonni (Eds.), *Evolución biológica y climática de la región Pampeana durante los últimos cinco millones de años*, Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid, pp. 258–275.
- Boschman, L.M. 2021. Andean mountain building since the Late Cretaceous: A paleoelevation reconstruction. *Earth-Science Reviews* 220: 103640.
- Bromham, L. 2011. The genome as a life-history character: why rate of molecular evolution varies between mammal species. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 366: 2503–2513.
- Butler, R.J., Barrett, P.M., Nowbath, S. y Upchurch, P. 2009. Estimating the effects of sampling biases on pterosaur diversity patterns: implications for hypotheses of bird/pterosaur competitive replacement. *Paleobiology* 35: 432–446.
- Carbone, C., Teacher, A. y Rowcliffe, J.M. 2007. The costs of carnivory. *PLoS Biology* 5: e22.

- Carbone, C., Mace, G.M., Roberts, S.C. y Macdonald, D.W. 1999. Energetic constraints on the diet of terrestrial carnivores. *Nature* 402: 286–288.
- Cardillo, M. 2003. Biological determinants of extinction risk: why are smaller species less vulnerable? *Animal Conservation* 6: 63–69.
- Carrapa, B., Clementz, M. y Feng, R. 2019. Ecological and hydroclimate responses to strengthening of the Hadley circulation in South America during the Late Miocene cooling. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 116: 9747–9752.
- Carrillo, J.D., Forasiepi, A., Jaramillo, C. y Sánchez-Villagra, M.R. 2015. Neotropical mammal diversity and the Great American Biotic Interchange: spatial and temporal variation in South America's fossil record. *Frontiers in Genetics* 5: 1–12.
- Cidade, G.M., Fortier, D. y Hsiou, A.S. 2019. The crocodylomorph fauna of the Cenozoic of South America and its evolutionary history: a review. *Journal of South American Earth Sciences* 90: 392–411.
- Cione, A.L. y Tonni, E.P. 1995. Chronostratigraphy and “Land-Mammal Ages” in the Cenozoic of southern South America: principles, practices, and the “Uquian” problem. *Journal of Paleontology* 69: 135–159.
- Cione, A.L., Tonni, E.P. y Soibelzon, L. 2003. The Broken Zig-Zag: Late Cenozoic large mammal and tortoise extinction in South America. *Revista Del Museo Argentino de Ciencias Naturales, n.S.* 5: 1–19.
- Cione, A.L., Gasparini, G.M., Soibelzon, E., Soibelzon, L.H. y Tonni, E.P. 2015. *The Great American Biotic Interchange: A South American Perspective*. Springer, 106.
- Coates, A.G. y Stallard, R.F. 2013. How old is the isthmus of Panama? *Bulletin of Marine Science* 89: 801–813.
- Condamine, F.L., Guinot, G., Benton, M.J. y Currie, P.J. 2021. Dinosaur biodiversity declined well before the asteroid impact, influenced by ecological and environmental pressures. *Nature Communications* 12: 3833.
- Crampton, J.S., Beu, A.G., Cooper, R.A., Jones, C.M., Marshall, B. y Maxwell, P.A. 2003. Estimating the rock volume bias in paleobiodiversity studies. *Science* 301: 358–360.
- Croft, D.A. 2006. Do marsupials make good predators? Insights from predator-prey diversity ratios. *Evolutionary Ecology Research* 8: 1193–1214.
- Croft, D.A., Gelfo, J.N. y López, G.M. 2020. Splendid innovation: the extinct South American native ungulates. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences* 48: 259–290.
- Croft, D.A., Engelman, R.K., Dolgushina, T. y Wesley, G. 2018. Diversity and disparity of sparassodonts (Metatheria) reveal non-analogue nature of ancient South American mammalian carnivore guilds. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 285: 20172012.
- Davis, M.A. 2003. Biotic globalization: Does competition from introduced species threaten biodiversity? *BioScience* 53: 481–489.
- Degrange, F.J. 2015. Hind limb morphometry of terror birds (Aves, Cariamiformes, Phorusrhacidae): functional implications for substrate preferences and locomotor lifestyle. *Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh* 106: 257–276.
- Echarri, S., Ercoli, M.D., Chemisquy, M.A., Turazzini, G. y Prevosti, F.J. 2017. Mandible morphology and diet of the South American extinct metatherian predators (Mammalia, Metatheria, Sparassodonta). *Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh* 106: 277–288.
- Engelman, R.K. y Croft, D.A. 2014. A new species of small-bodied sparassodont (Mammalia,

- Metatheria) from the middle Miocene locality of Quebrada Honda, Bolivia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 34: 672–688.
- Engelman, R.K. y Croft, D.A. 2019. Strangers in a strange land: ecological dissimilarity to metatherian carnivores may partly explain early colonization of South America by *Cyonasua*-group procyonids. *Paleobiology* 45: 598–611.
- Engelman, R.K., Anaya, F. y Croft, D.A. 2020. *Australogale leptognathus*, gen. et sp. nov., a Second Species of Small Sparassodont (Mammalia: Metatheria) from the Middle Miocene Locality of Quebrada Honda, Bolivia. *Journal of Mammalian Evolution* 27: 37–54.
- Ercoli, M.D., Prevosti, F.J. y Forasiepi, A.M. 2014. The structure of the mammalian predator guild in the Santa Cruz Formation (late Early Miocene). *Journal of Mammalian Evolution* 21: 369–381.
- Feng, P. y Zhou, Q. 2019. Absence of relationship between mitochondrial DNA evolutionary rate and longevity in mammals except for CYTB. *Journal of Mammalian Evolution* 26: 1–7.
- Finarelli, J.A. 2007. Mechanisms behind active trends in body size evolution of the Canidae (Carnivora: Mammalia). *The American Naturalist* 170: 876–885.
- Flynn, L.J., Barry, J.C., Morgan, M.E., Pilbeam, D., Jacobs, L.L. y Lindsay, E.H. 1995. Neogene Siwalik mammalian lineages: Species longevity, rates of change, and modes of speciation. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 115: 249–264.
- Forasiepi, A.M. 2009. Osteology of *Arctodictis sinclairi* (Mammalia, Metatheria, Sparassodonta) and phylogeny of Cenozoic metatherian carnivores from South America. *Monogr. Mus. Argentino Cienc. Nat., n.S.* 6: 1–174.
- Forasiepi, A.M., Martinelli, A.G. y Goin, F.J. 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: 143–159.
- Fosdick, J.C., Reat, E.J., Carrapa, B., Ortiz, G. y Alvarado, P.M. 2017. Retroarc basin reorganization and aridification during Paleogene uplift of the southern central Andes. *Tectonics* 36: 493–514.
- Garzone, C.N., McQuarrie, N., Perez, N.D., Ehlers, T.A., Beck, S.L., Kar, N., Eichelberger, N., Chapman, A.D., Ward, K.M., Ducea, M.N., Lease, R.O., Poulsen, C.J., Wagner, L.S., Saylor, J.E., Zandt, G. y Horton, B.K. 2017. Tectonic evolution of the Central Andean Plateau and implications for the growth of plateaus. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences* 45: 529–559.
- Gelfo, J.N. 2016. Considerations about the evolutionary stasis of *Notiolofo arquinoiensis* (Mammalia: Sparnotheriodontidae), Eocene of Seymour Island, Antarctica. *Ameghiniana* 53: 316–332.
- Gillooly, J.F., Allen, A.P., West, G.B. y Brown, J.H. 2005. The rate of DNA evolution: effects of body size and temperature on the molecular clock. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 102: 140–145.
- Goin, F.J. y Montalvo, C. 1988. Revisión sistemática y reconocimiento de una nueva especie del género *Thylatheridium* Reig (Marsupialia, Didelphidae). *Ameghiniana* 25: 161–167.
- Goin, F.J. y Pardiñas, U.F.J. 1996. Revision de las especies del género *Hyperdidelphys* Ameghino, 1904 (Mammalia, Marsupialia, Didelphidae). Su significación filogenética, estratigráfica y adaptativa en el Neogeno del Cono Sur Sudamericano. *Estudios Geológicos* 52: 327–359.
- Goin, F.J., Woodburne, M.O., Zimicz, A.N., Martin, G.M. y Chornogubsky, L. 2016. *A Brief History of South American Metatherians: Evolutionary Contexts and Intercontinental Dispersals*. Springer, 245 p.
- Goin, F.J., Vieytes, E.C., Gelfo, J.N., Chornogubsky, L., Zimicz, A.N. y Reguero, M.A. 2020. New

- metatherian mammal from the Early Eocene of Antarctica. *Journal of Mammalian Evolution* 27: 17-36.
- Green, P.J. 1995. Reversible jump Markov chain Monte Carlo computation and Bayesian model determination. *Biometrika* 82: 711–732.
- Gurevitch, J. y Padilla, D.K. 2004. Are invasive species a major cause of extinctions? *Trends in Ecology & Evolution* 19: 470–474.
- Hartley, A.J. 2003. Andean uplift and climate change. *Journal of the Geological Society* 160: 7–10.
- Hautmann, M. 2020. What is macroevolution? *Palaeontology* 63: 1–11.
- Head, J.J., Bloch, J.I., Hastings, A.K., Bourque, J.R., Cadena, E.A., Herrera, F.A., Polly, P.D. y Jaramillo, C.A. 2009. Giant boid snake from the Palaeocene neotropics reveals hotter past equatorial temperatures. *Nature* 457: 715–717.
- Holloway, J.C. y Geiser, F. 2001. Seasonal changes in the thermoenergetics of the marsupial sugar glider, *Petaurus breviceps*. *Journal of Comparative Physiology B: Biochemical, Systemic, and Environmental Physiology* 171: 643–650.
- Insel, N., Poulsen, C.J. y Ehlers, T.A. 2010. Influence of the Andes mountains on South American moisture transport, convection, and precipitation. *Climate Dynamics* 35: 1477–1492.
- Jablonski, D. 2008. Biotic interactions and macroevolution: extensions and mismatches across scales and levels. *Evolution* 62: 715–739.
- Kalmar, A. y Currie, D.J. 2010. The completeness of the continental fossil record and its impact on patterns of diversification. *Paleobiology* 36: 51–60.
- Krockenberger, A. 2006. Lactation. In: Armati, P.J., C.R. Dickman y I.D. Hume (Eds.), *Marsupials*, Cambridge University Press, Cambridge, pp. 108–136.
- Lehtonen, S., Silvestro, D., Karger, D.N., Scotese, C., Tuomisto, H., Kessler, M., Peña, C., Wahlberg, N. y Antonelli, A. 2017. Environmentally driven extinction and opportunistic origination explain fern diversification patterns. *Scientific Reports* 7: 4831.
- Leier, A., McQuarrie, N., Garzione, C. y Eiler, J. 2013. Stable isotope evidence for multiple pulses of rapid surface uplift in the Central Andes, Bolivia. *Earth and Planetary Science Letters* 371–372: 49–58.
- Leigh, E.G., O’Dea, A. y Vermeij, G.J. 2014. Historical biogeography of the isthmus of Panama. *Biological Reviews* 89: 148–172.
- Liow, L.H., Fortelius, M., Bingham, E., Lintulaakso, K., Mannila, H., Flynn, L. y Stenseth, N.C. 2008. Higher origination and extinction rates in larger mammals. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105: 6097–6102.
- López-Aguirre, C., Archer, M., Hand, S.J. y Laffan, S.W. 2017. Extinction of South American sparassodontans (Metatheria): environmental fluctuations or complex ecological processes? *Palaeontology* 60: 91–115.
- Lossada, A.C., Giambiagi, L., Hoke, G., Mescua, J., Suriano, J. y Mazzitelli, M. 2018. Cenozoic uplift and exhumation of the Frontal Cordillera between 30° and 35° S and the influence of the subduction dynamics in the flat slab subduction context, South Central Andes. In: Folguera, A., E. Contreras-Reyes, N. Heredia, A. Encinas, S.B. Iannelli, V. Oliveros, F.M. Dávila, G. Collo, L. Giambiagi, A. Maksymowicz, M.P. Iglesia Llanos, M. Turienzo, M. Naipauer, D. Orts, V.D. Litvak, O. Alvarez y C. Arriagada (Eds.), *The Evolution of the Chilean-Argentinean Andes*, Springer Earth System Sciences, Cham, pp. 387–409.
- Marshall, C.R. 2017. Five palaeobiological laws needed to understand the evolution of the living biota. *Nature Ecology & Evolution* 1: 0165.

- Marshall, L.G. 1977a. Evolution of the carnivorous adaptive zone in South America. In: Hecht, M.K., P.C. Goody y B.M. Hecht (Eds.), *Major patterns in vertebrate evolution*, Springer US, Boston, MA, pp. 709–721.
- Marshall, L.G. 1977b. A new species of *Lycopsis* (Borhyaenidae: Marsupialia) from the La Venta Fauna (Late Miocene) of Colombia, South America. *Journal of Paleontology* 51: 633–642.
- Marshall, L.G. 1978. Evolution of the Borhyaenidae, extinct south american predaceous marsupials. *University of California Publications in Geological Science* 17: 1–89.
- Marshall, L.G. y Cifelli, R.L. 1990. Analysis of changing diversity patterns in Cenozoic land mammal age faunas, South America. *Palaeovertebrata* 19: 169–210.
- Martin, A.P. y Palumbi, S.R. 1993. Body size, metabolic rate, generation time, and the molecular clock. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 90: 4087–4091.
- McLain, D.K. 1993. Cope's rules, sexual selection, and the loss of ecological plasticity. *Oikos* 68: 490–500.
- Miller, K.G., Browning, J. V., Schmelz, W.J., Kopp, R.E., Mountain, G.S. y Wright, J.D. 2020. Cenozoic sea-level and cryospheric evolution from deep-sea geochemical and continental margin records. *Science Advances* 6: eaaz1346.
- Mills, B.J.W., Belcher, C.M., Lenton, T.M. y Newton, R.J. 2016. A modeling case for high atmospheric oxygen concentrations during the Mesozoic and Cenozoic. *Geology* 44: 1023–1026.
- Moen, D. y Morlon, H. 2014. Why does diversification slow down? *Trends in Ecology & Evolution* 29: 190–197.
- Montes, C., Cardona, A., Jaramillo, C., Pardo, A., Silva, J.C., Valencia, V., Ayala, C., Pérez-Angel, L.C., Rodríguez-Parra, L.A., Ramirez, V. y Niño, H. 2015. Middle Miocene closure of the Central American Seaway. *Science* 348: 226–229.
- Mora, A., Baby, P., Roddaz, M., Parra, M., Brusset, S., Hermoza, W. y Espurt, N. 2011. Tectonic history of the Andes and sub-Andean zones: implications for the development of the Amazon drainage basin. In: Hoorn, C. y F.P. Wesselingh (Eds.), *Amazonia: landscape and species evolution*, Wiley-Blackwell Publishing Ltd., Oxford, UK, pp. 38–60.
- Morton, S.R., Recher, H.F., Thompson, S.D. y Braithwaite, R.W. 1982. Comments on the relative advantages of marsupial and eutherian reproduction. *The American Naturalist* 120: 128–134.
- Muizon, C. de, Ladevèze, S., Selva, C., Vignaud, R. y Goussard, F. 2018. *Allqokirus australis* (Sparassodonta, Metatheria) from the early Palaeocene of Tiupampa (Bolivia) and the rise of the metatherian carnivorous radiation in South America. *Geodiversitas* 40: 363.
- Newham, E., Benson, R., Upchurch, P. y Goswami, A. 2014. Mesozoic mammaliaform diversity: the effect of sampling corrections on reconstructions of evolutionary dynamics. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 412: 32–44.
- Ortiz-Jaureguizar, E. y Cladera, G.A. 2006. Paleoenvironmental evolution of southern South America during the Cenozoic. *Journal of Arid Environments* 66: 498–532.
- Pascual, R. y Jaureguizar, E.O. 1990. Evolving climates and mammal faunas in cenozoic South America. *Journal of Human Evolution* 19: 23–60.
- Patterson, B. y Pascual, R. 1968. The fossil mammal fauna of South America. *The Quarterly Review of Biology* 43: 409–451.
- Patterson, B.D. y Costa, L.P. 2012. *Bones, Clones, and Biomes: The History and Geography of Recent Neotropical Mammals*. The University of Chicago Press, Chicago and London, 419 p.

- Pérez, L.F., Hernández-Molina, F.J., Lodolo, E., Bohoyo, F., Galindo-Zaldívar, J. y Maldonado, A. 2019. Oceanographic and climatic consequences of the tectonic evolution of the southern scotia sea basins, Antarctica. *Earth-Science Reviews* 198: 102922.
- Pingel, H., Strecker, M.R., Mulch, A., Alonso, R.N., Cottle, J. y Rohrmann, A. 2020. Late Cenozoic topographic evolution of the Eastern Cordillera and Puna Plateau margin in the southern Central Andes (NW Argentina). *Earth and Planetary Science Letters* 535: 116112.
- Prevosti, F.J., Romano, C.O., Forasiepi, A.M., Hemming, S., Bonini, R., Candela, A.M., Cerdeño, E., Madozzo Jaén, M.C., Ortiz, P.E., Pujos, F., Rasia, L., Schmidt, G.I., Taglioretti, M., MacPhee, R.D.E. y Pardiñas, U.F.J. 2021. New radiometric ^{40}Ar – ^{39}Ar dates and faunistic analyses refine evolutionary dynamics of Neogene vertebrate assemblages in southern South America. *Scientific Reports* 11: 9830.
- Prevosti, F.J. y Soibelzon, L.H. 2012. Evolution of the South American carnivores (Mammalia, Carnivora): a paleontological perspective. In: Patterson, B.D. y L.P. Costa (Eds.), *Bones, Clones, and Biomes: The History and Geography of Recent Neotropical Mammals*, University of Chicago Press, Chicago, pp. 102–122.
- Prevosti, F.J. y Forasiepi, A.M. 2018. *Evolution of South American Mammalian Predators during the Cenozoic: Paleobiogeographic and Paleoenvironmental Contingencies*. Springer International Publishing, Cham, 358 p.
- Prevosti, F.J., Forasiepi, A. y Zimicz, N. 2013. The evolution of the cenozoic terrestrial mammalian predator guild in South America: competition or replacement? *Journal of Mammalian Evolution* 20: 3–21.
- Prevosti, F.J., Forasiepi, A.M., Ercoli, M.D. y Turazzini, G.F. 2012. Paleoecology of the mammalian carnivores (Metatheria, Sparassodonta) of the Santa Cruz Formation (late Early Miocene). In: Vizcaino, S.F., R.F. Kay y M.S. Bargo (Eds.), *Early Miocene paleobiology in Patagonia*, Cambridge University Press, Cambridge, pp. 173–193.
- Prowse, T.A.A., Johnson, C.N., Bradshaw, C.J.A. y Brook, B.W. 2014. An ecological regime shift resulting from disrupted predator–prey interactions in Holocene Australia. *Ecology* 95: 693–702.
- Rae, J.W.B., Zhang, Y.G., Liu, X., Foster, G.L., Stoll, H.M. y Whiteford, R.D.M. 2021. Atmospheric CO₂ over the Past 66 Million Years from Marine Archives. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences* 49: 609–641.
- Raia, P., Passaro, F., Fulgione, D. y Carotenuto, F. 2012. Habitat tracking, stasis and survival in Neogene large mammals. *Biology Letters* 8: 64–66.
- Rambaut, A., Drummond, A.J., Xie, D., Baele, G. y Suchard, M.A. 2018. Posterior summarization in Bayesian phylogenetics using Tracer 1.7. *Systematic Biology* 67: 901–904.
- Ramos, V.A. y Aleman, A. 2000. Tectonic evolution of the Andes. *Tectonic Evolution of South America* 635–685.
- Rangel, C., Carneiro, L., Paglarelli Bergqvist, L., Olivera, É., Goin, F. y Babot, M. 2019. Diversity, affinities and adaptations of the basal sparassodont *Patene* Simpson, 1935 (Mammalia, Metatheria). *Ameghiniana* 56: 263–289.
- Reguero, M.A., Gelfo, J.N., López, G.M., Bond, M., Abello, A., Santillana, S.N. y Marensi, S.A. 2014. Final Gondwana breakup: The Paleogene South American native ungulates and the demise of the South America–Antarctica land connection. *Global and Planetary Change* 123: 400–413.
- Rovinsky, D.S., Evans, A.R., Martin, D.G. y Adams, J.W. 2020. Did the thylacine violate the costs of carnivory? Body mass and sexual dimorphism of an iconic Australian marsupial. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 287: 20201537.

- Sánchez-Villagra, M.R. 2013. Why are there fewer marsupials than placentals? On the relevance of geography and physiology to evolutionary patterns of mammalian diversity and disparity. *Journal of Mammalian Evolution* 20: 279–290.
- Scher, H.D., Whittaker, J.M., Williams, S.E., Latimer, J.C., Kordesch, W.E.C. y Delaney, M.L. 2015. Onset of Antarctic Circumpolar Current 30 million years ago as Tasmanian Gateway aligned with westerlies. *Nature* 523: 580–583.
- Silvestro, D., Salamin, N. y Schnitzler, J. 2014a. PyRate: a new program to estimate speciation and extinction rates from incomplete fossil data. *Methods in Ecology and Evolution* 5: 1126–1131.
- Silvestro, D., Antonelli, A., Salamin, N. y Quental, T.B. 2015. The role of clade competition in the diversification of North American canids. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 112: 8684–8689.
- Silvestro, D., Salamin, N., Antonelli, A. y Meyer, X. 2019. Improved estimation of macroevolutionary rates from fossil data using a Bayesian framework. *Paleobiology* 1–25.
- Silvestro, D., Schnitzler, J., Liow, L.H., Antonelli, A. y Salamin, N. 2014b. Bayesian estimation of speciation and extinction from incomplete fossil occurrence data. *Systematic Biology* 63: 349–367.
- Simpson, G.G. 1950. History of the fauna of Latin America. *American Scientist* 38: 361–389.
- Soibelzon, L.H. y Prevosti, F.J. 2007. Los carnívoros (Carnivora, Mammalia) terrestres del Cuaternario de América del Sur. In: Pons, G.X. y D. Vicens (Eds.), *Geomorfología Litoral i Quaternari. Homenatge a Joan Cuerda Barceló. Mon. Soc. Hist. Nat.*, Palma de Mallorca, vol. 14. pp. 49–68.
- Stanley, S.M. 1990. The general correlation between rate of speciation and rate of extinction: fortuitous causal linkages. In: Ross, R.M. y W.D. Allmon (Eds.), *Causes of evolution: A paleontological perspective*, University of Chicago Press, pp. 103–127.
- Takahashi, K. y Battisti, D.S. 2007. Processes controlling the mean tropical Pacific precipitation pattern. Part I: the Andes and the Eastern Pacific ITCZ. *Journal of Climate* 20: 3434–3451.
- Tambussi, C.P. y Degrange, F.J. 2013. *South American and Antarctic Continental Cenozoic Birds*. Springer Netherlands, Dordrecht, 120 p.
- Thompson, S.D. 1987. Body size, duration of parental care, and the intrinsic rate of natural increase in eutherian and metatherian mammals. *Oecologia* 71: 201–209.
- Tomassini, R.L., Montalvo, C.I., Bargo, M.S., Vizcaíno, S.F. y Cuitiño, J.I. 2019. Sparassodonta (Metatheria) coprolites from the early-mid Miocene (Santacrucian age) of Patagonia (Argentina) with evidence of exploitation by coprophagous insects. *PALAIOS* 34: 639–651.
- Van Valen, L. 1973. New evolutionary law. *Evolutionary Theory* 1: 1–30.
- Van Valen, L. 1975. Group selection, sex, and fossils. *Evolution* 29: 87.
- Van Valkenburgh, B., Wang, X. y Damuth, J. 2004. Cope's Rule, hypercarnivory, and extinction in North American canids. *Science* 306: 101–104.
- Viranta, S. 2003. Geographic and temporal ranges of middle and late Miocene Carnivores. *Journal of Mammalogy* 84: 1267–1278.
- Werdelin, L. 1987. Jaw geometry and molar morphology in Marsupial carnivores: Analysis of a constraint and its macroevolutionary consequences. *Paleobiology* 13: 342–350.
- Westerhold, T., Marwan, N., Drury, A.J., Liebrand, D., Agnini, C., Anagnostou, E., Barnet, J.S.K., Bohaty, S.M., De Vleeschouwer, D., Florindo, F., Frederichs, T., Hodell, D.A., Holbourn, A.E., Kroon, D., Lauretano, V., Littler, K., Lourens, L.J., Lyle, M., Pälike, H., Röhl, U., Tian, J., Wilkens, R.H., Wilson, P.A. y Zachos, J.C. 2020. An astronomically dated record of Earth's

climate and its predictability over the last 66 million years. *Science* 369: 1383–1387.

Williams, S.E., Whittaker, J.M., Halpin, J.A. y Müller, R.D. 2019. Australian-Antarctic breakup and seafloor spreading: balancing geological and geophysical constraints. *Earth-Science Reviews* 188: 41–58.

Zimicz, N. 2014. Avoiding competition: the ecological history of late Cenozoic metatherian carnivores in South America. *Journal of Mammalian Evolution* 21: 383–393.

Estudio paleoecológico en Sparassodonta, Carnivora y Didelphimorphia carnivoros

Capítulo 6



CAPÍTULO 6

ESTUDIO PALEOECOLÓGICO EN SPARASSODONTA, CARNIVORA Y
DIDELPHIMORPHIA CARNIVOROS

6.0. RESUMEN

Durante el Neógeno existieron en América del Sur, distintos linajes que ocuparon el nicho de los depredadores: Sparassodonta, Carnivora y Didelphimorphia. El estudio de las paleocomunidades fue abordado tradicionalmente mediante análisis comparativos cualitativos y métodos cuantitativos basados en medidas, ángulos e índices morfométricos. Por tal motivo, el objetivo de este capítulo fue realizar nuevas inferencias de dieta y masa de las especies extintas utilizando una técnica novedosa en esta problemática que es la morfometría geométrica 3D, para luego analizar la estructura de las comunidades del pasado sudamericano. Para esto se estudiaron los molares carnívoros inferiores de 1126 especímenes (actuales y extintos) correspondientes a 219 especies de Eutheria - Carnivora y 60 especies de Metatheria: 8 Dasyuromorphia, 26 Didelphimorphia, 1 Microbiotheria y 25 Sparassodonta. Se digitalizaron 19 landmarks con morfometría geométrica 3D en las principales cúspides y estructuras del molar. Mediante análisis de componentes principales (PCA) se evaluó la distribución de los especímenes en el morfoespacio, relacionándola con la morfología dentaria, la dieta y la filogenia. Estas relaciones se cuantificaron mediante un análisis de redundancia. Finalmente, se estimó la dieta y la masa corporal de las especies fósiles mediante mínimos cuadrados filogenéticos (PGLS) y utilizando estas estimaciones se realizaron inferencias paleoecológicas.

Los resultados demuestran que la morfología del molar carnívoro está relacionada con la dieta en las especies actuales, y por ende permite hacer inferencias acerca de la dieta de organismos fósiles. Sin embargo, se vio que la “herencia” filogenética tiene una influencia preponderante en la forma de los mismos y la dieta está estructurada filogenéticamente. En lo que respecta a las inferencias de dieta, en este capítulo, al contemplar mayor información de la estructura de los molares y al descomponer la variable dieta en los distintos porcentajes de ítems consumidos, se pudieron inferir dietas con mayor detalle que estudios previos. A excepción de *cf. Nemolestes* sp. y *Stylocynus paranensis* que se les infiere dietas generalistas, el resto basarían su alimentación en ítems de origen animal (> 70%). Sin embargo, este porcentaje se alcanzaría con un equilibrio entre el consumo de carne de vertebrados y el consumo de invertebrados. Mientras las especies de mayor tamaño (*i.e.*, la mayoría de los Borhyaenoidea y *Acyon myctoderos*) consumirían mayor proporción de vertebrados que de invertebrados, las especies de menor porte (*i.e.*, la mayoría de los Hathliacynidae y *Pseudothylicynus rectus*) consumirían mayor proporción de invertebrados que de vertebrados. Con respecto a los didelphimorphios, existirían especies animalívoras (*Hyperdidelphys* spp., *Lutreolina* spp., *Sparassocynus* spp. y *Thylatheridium* spp.) y generalistas (*Didelphis* spp. y *Thylatherops* spp.), siendo mayoritario el porcentaje de invertebrados en prácticamente todos los casos.

Finalmente, en cuanto a Carnivora, a todos los félidos, mustélidos y algunos cánidos (*Canis* spp., *Dusicyon* spp., *Protocyon* spp. y *Theriodictis* spp.) se les infirieron dietas con consumo mayoritario de vertebrados (> 50%), mientras que a todos los mefítidos, prociónidos y restantes cánidos (*Lycalopex* spp.), dietas generalistas. En cuanto a *Arctotherium* spp. los resultados obtenidos son congruentes con una dieta generalista carroñera, cómo ha sido propuesto en trabajos previos. En lo que respecta a las inferencias de masa corporal, se pudo observar que existieron esparasodontes de pequeño-mediano porte (i.e., cf. *Nemolestes* sp., *Patene coloradensis* y todos los Hathliacynidae) y otros de gran porte (i.e., *Stylocynus paranensis* y todos los Borhyaenoidea). Con respecto a los didelphimorphios, todas serían especies de pequeño porte con masas que van desde los 200 g hasta los 5 kg. Finalmente, en cuanto a Carnivora, todas las especies emparentadas con especies actuales (i.e., *Conepatus*, *Galictis*, *Leopardus*, *Lyncodon*, *Lycalopex*) tuvieron masas inferidas esperadas dentro del rango de dichas especies actuales, mientras que para otras especies extintas se obtuvieron masas superiores al rango de especies actuales para esas familias (i.e., *Arctotherium*, *Cyonasua*, *Chapalmalania*, *Canis dirus*). En el presente trabajo se demostró que los esparasodontes no se solaparon ecológicamente con los carnívoros, ni con los didelphimorphia carnívoros con los que convivieron durante el Mioceno Tardío y Plioceno. Esto es coherente con la teoría del reemplazo ecológico entre clados.

6.1. INTRODUCCIÓN

Los esparasodontes son un grupo de metaterios carnívoros exclusivos de Sudamérica, que se diversificaron durante el Paleógeno y Neógeno, extinguiéndose hacia el Plioceno (Goin *et al.*, 2016; Prevosti y Forasiepi, 2018). Los primeros terios carnívoros registrados en Sudamérica son *Allqokirus* y *Mayulestes* de la fauna de Tiupampa de Bolivia (Tiupampense), que serían posiblemente los esparasodontes más antiguos, aunque las hipótesis filogenéticas propuestas en los últimos años son contradictorias (Suarez *et al.*, 2016; Muizon *et al.*, 2018). Los esparasodontes más basales, como cf. *Nemolestes* y *Patene* (Suarez *et al.*, 2016), se registran para el Itaboraiense ocupando nichos omnívoros o mesocarnívoros (Zimicz, 2012; Prevosti *et al.*, 2013; Woodburne *et al.*, 2014; Rangel *et al.*, 2019). Luego se observan dos pulsos donde aparecen formas hipercarnívoras de gran porte: durante el Barranquense aparecen los primeros Borhyaenoidea como *Callistoe*, *Angelocabreus* y *Arminheringia* y durante el Deseadense donde aparece el metaterio sudamericano hipercarnívoro más grande, *Proborhyaena gigantea*, con una masa estimada cercana a 200kg (Bond y Pascual, 1983; Prevosti *et al.*, 2013; Woodburne *et al.*, 2014; Prevosti y Forasiepi, 2018). Es interesante aclarar que, para el Mustersense, todos los linajes de Sparassodonta ya estaban establecidos (Forasiepi, 2009). Los esparasodontes tendrían su acmé para el Santacrucense, donde se registran formas de tamaños y hábitos muy variados: desde animales de gran porte como *Arctodictis munizi* y *Borhyaena tuberata*, con una masa estimada mayor a 35kg, hasta otros de pequeño porte como *Perathereutes pungens* de solo 1kg de masa estimada (Argot, 2004a; Forasiepi, 2009; Prevosti *et al.*, 2012; Goin *et al.*, 2016; Prevosti y Forasiepi, 2018) y tanto animales escansoriales, *Prothylacynus patagonicus*, como terrestres, *Borhyaena tuberata* (Argot, 2004a; Prevosti *et al.*, 2012). La diversidad específica de

Sparassodonta declina levemente hacia el Huayqueriense, donde se registran los últimos representantes de Borhyaeninae y “Prothylacinidae” y luego declina abruptamente hacia el Chapadmalalense donde se registran los últimos Hathliacynidae y Thylacosmilidae, extinguiéndose así todos los Sparassodonta (Forasiepi *et al.*, 2007; Prevosti *et al.*, 2013; Goin *et al.*, 2016).

El biocrón de Sparassodonta se superpone con los registros de los primeros Carnivora en Sudamérica entre el Huayqueriense y el Chapadmalalense (Prevosti *et al.*, 2013; Prevosti y Forasiepi, 2018; Engelman y Croft, 2019). En base a esto muchos autores han postulado un desplazamiento competitivo entre los distintos grupos de carnívoros (*e.g.*, Simpson, 1950, 1969, 1971, 1980; Patterson y Pascual, 1968; Savage, 1977; Werdelin, 1987; Leigh *et al.*, 2014); sin embargo, al estudiarse con detalle cada grupo, se puede observar que los distintos ecomorfos comparables (entre Sparassodonta y Carnivora) no se superponen (véase sección 5.4 del capítulo 5; Marshall, 1976, 1977, 1978, 1979, 1981; Forasiepi *et al.*, 2007; Forasiepi, 2009; Prevosti *et al.*, 2013; Prevosti y Forasiepi, 2018; Engelman y Croft, 2019). El GABI (Gran Intercambio Biótico Americano) es un evento de desplazamiento y colonización bilateral entre las faunas norteamericanas y sudamericanas que llegó a su auge con la formación definitiva del Istmo de Panamá (<3 Ma; Cione *et al.*, 2015). Sin embargo, la formación del istmo fue un proceso complejo y duradero que comenzó antes posiblemente, *ca.* 20 Ma (Montes *et al.*, 2012, 2015; Coates y Stallard, 2013; Bacon *et al.*, 2015). Considerando los carnívoros, uno de los primeros taxones norteamericanos que se registran en Sudamérica son los prociónidos (*i.e.*, *Cyonasua*), a partir del Huayqueriense (Forasiepi *et al.*, 2007, 2014; Prevosti *et al.*, 2013; Cione *et al.*, 2015; Engelman y Croft, 2019). Luego, los siguientes clados de Carnivora registrados fueron los mustélidos (*e.g.*, *Galictis*) y cánidos pequeños (*e.g.*, *Lycalopex*) en el Vorohuense y finalmente en el Ensenadense los mefitidos (*e.g.*, *Conepatus*), félidos, grandes cánidos (*e.g.*, *Protocyon*) y úrsidos (*e.g.*, *Arctotherium*) (Marshall, 1977; Forasiepi *et al.*, 2007, 2014; Soibelzon y Prevosti, 2007; Prevosti y Soibelzon, 2012; Prevosti *et al.*, 2013; Cione *et al.*, 2015; Prevosti y Forasiepi, 2018; Engelman y Croft, 2019). Por lo tanto, sólo se superponen, durante el lapso Huayqueriense – Chapadmalalense, los prociónidos (cuyo hábito estimado es omnívoro) y los esparasodontes (cuyos hábitos estimados son mayoritariamente hipercarnívoros), por lo que no habría superposición ecológica (Forasiepi *et al.*, 2007; Prevosti *et al.*, 2013). A la vez durante ese mismo lapso de tiempo se registran varios taxones de Didelphimorphia (*e.g.*, *Hyperdidelphis*, *Sparassocynus*, *Thylophorops*, *Thylatheridium*) que presentaban hábitos carnívoros, por lo que algunos autores han postulado la teoría del endo-reemplazo (Marshall, 1981; Goin y Pardiñas, 1996), relacionando la extinción de los Hathliacynidae con la aparición de esos géneros de Didelphimorphia. Sin embargo, estudios morfológicos detallados han sugerido que estos dos taxones formaban parte de gremios distintos y por ende no habría habido competencia entre ellos (Prevosti *et al.*, 2013; Engelman y Croft, 2014; Zimicz, 2014; Croft *et al.*, 2018; Beck y Taglioretti, 2020).

Las inferencias paleoecológicas de los mamíferos carnívoros de América del Sur fueron realizadas en un comienzo mediante análisis meramente cualitativos y descriptivos (*e.g.*, Lund, 1839; Marshall, 1977; Reig *et al.*, 1987; Berta, 1989; Berman, 1994; Goin y Pardiñas, 1996; Goin y de los Reyes, 2011). En el caso de las inferencias de dieta, a partir del siglo XX empezaron a surgir estudios de morfometría clásica donde asociaron las características morfológicas, a través de medidas cuantitativas (*i.e.*, índices morfométricos y ángulos), con el grado de carnivoría (Vizcaíno *et al.*, 2016). Muchos de estos índices resultaron excelentes herramientas y son todavía utilizados. Por ejemplo, se ha utilizado el ángulo que contempla la disposición de la paracristida con respecto al eje dentario (Ángulo Inferior, AI; Goin *et al.*, 1992) y el índice “área de molienda relativa” (RGA; Van Valkenburgh, 1989; Prevosti *et al.*, 2013). El RGA contempla el largo de la cuchilla carnífera del trigónido con respecto al ancho de la cuenca machacadora del talónido (véase capítulo 2 para más detalle), y fue utilizado en diferentes oportunidades para realizar inferencias en las faunas sudamericanas (Van Valkenburgh, 1991; Prevosti, 2006; Prevosti y Vizcaíno, 2006; Zimicz, 2012, 2014; Prevosti *et al.*, 2013; Prevosti y Forasiepi, 2018). Por otro lado, también se ha estudiado la dieta mediante estudios biomecánicos en cráneo y mandíbulas para hacer estimaciones de la fuerza de mordida y con esto inferir los ítems alimentarios capaces de procesar (Therrien, 2005; Blanco *et al.*, 2011; Wroe *et al.*, 2013; Soibelzon *et al.*, 2014). Otra de las técnicas utilizadas en la problemática de los depredadores sudamericanos fueron las matrices de caracteres cuantitativos ecológicos que permiten combinar índices morfométricos junto a medidas lineales para definir un morfoespacio (Croft *et al.*, 2018; Engelman y Croft, 2019). De la mano de la MG en 2D, se ha digitalizado la mandíbula, contemplando ciertos *landmarks* en los molares, para evaluar adaptaciones a la dieta y luego inferir en los taxones fósiles (Echarri *et al.*, 2017). Finalmente, también se han hecho estudios isotópicos de comunidades del pasado sudamericano lo que permite comprender mejor la dieta de las diferentes especies que las componen (Prevosti y Martín, 2013; Soibelzon *et al.*, 2014; Prevosti *et al.*, 2015; Bocherens *et al.*, 2016).

En lo que respecta a las inferencias de las masas corporales, tradicionalmente se han aplicado fórmulas definidas a partir de especies actuales. Así para los metaterios se aplicó la fórmula de Gordon (2003) utilizando medidas sobre los molares (Goin *et al.*, 2009; Zimicz, 2012, 2014; Prevosti *et al.*, 2013), las fórmulas de Myers (2001) utilizando medidas sobre los molares aislados o sobre toda la hilera (Wroe *et al.*, 2004; Argot y Babot, 2011; Suarez *et al.*, 2016; Croft *et al.*, 2018), las fórmulas de Van Valkenburgh (1990) utilizando medidas esqueléticas o dentarias (Vizcaíno *et al.*, 2010), la fórmula con medidas craneanas (Wroe *et al.*, 2003), las fórmulas de Anderson *et al.* (1985) utilizando medidas postcraneanas (Wroe *et al.*, 2004) o las fórmulas de Anyonge (1993) también utilizando medidas postcraneanas (Wroe *et al.*, 1999; Argot, 2003b, 2003a, 2004b; Argot y Babot, 2011; Engelman *et al.*, 2015). Por otro lado, también se han realizado inferencias de las masas con los tamaños del centroide de elementos apendiculares (Ercoli y Prevosti, 2011). Para los euterios se aplicó las fórmulas de Van Valkenburgh (1990) utilizando medidas esqueléticas o dentarias (Van Valkenburgh, 1991;

Prevosti y Palmqvist, 2001; Wroe *et al.*, 2004; Prevosti y Vizcaíno, 2006; Soibelzon y Tarantini, 2009; Prevosti y Martin, 2013; Prevosti *et al.*, 2013; Prevosti y Forasiepi, 2018; Tarquini *et al.*, 2018; Ruiz-Ramoni *et al.*, 2022), las fórmulas de Anyonge (1993) utilizando medidas postcraneanas (Wroe *et al.*, 2004; Soibelzon y Tarantini, 2009; Prevosti y Martin, 2013; Tarquini *et al.*, 2018) o a través de regresiones alométricas a partir de diversas medidas tomadas en cada estudio en particular (Christiansen y Harris, 2005; Anyonge y Roman, 2006; Prevosti, 2006).

Como se discutió ampliamente en el capítulo 2 una limitante de los estudios realizados hasta el momento en los depredadores de América del Sur es que no se estudió la forma completa de los molares carnívoros, sino que se limitaron a análisis estadísticos basados en índices dentarios contruidos con ciertas medidas lineales de estos dientes (*e.g.*, Van Valkenburgh, 1991; Prevosti *et al.*, 2013; Zimicz, 2014; Prevosti y Forasiepi, 2018). Esto puede llevar a descartar información relevante para reconstruir la dieta y la masa de las especies extintas o para estudiar la evolución de la forma-función (forma de los molares y dieta en este caso) en los grupos estudiados. Por tal motivo, el objetivo de este capítulo es realizar nuevas inferencias de dieta y masa de las especies extintas utilizando MG en 3D. Ésta nos permitirá estudiar la morfología en más detalle, analizando no sólo la posición relativa de las cúspides en vista oclusal, sino también su altura y posición con respecto a otras cúspides y estructuras en otras vistas. Además, las inferencias de dieta y masa son importantes ya que nos permiten comprender la paleoautoecología de las especies y luego hacer estudios paleosinecológicos al estudiar la estructura de las paleocomunidades de mamíferos carnívoros de Sudamérica (*e.g.*, evaluar si existió superposición ecológica entre los esparasodontes y los carnívoros; Forasiepi *et al.*, 2007; Prevosti *et al.*, 2013; Zimicz, 2014).

6.2. MATERIALES Y MÉTODOS

6.2.1. Muestreo taxonómico

Se estudió la morfología de los molares carnívoros inferiores de 1126 especímenes (actuales y extintos) correspondientes a 219 especies de Eutheria - Carnivora y 60 especies de Metatheria: 8 Dasyuromorphia, 26 Didelphimorphia, 1 Microbiotheria y 25 Sparassodonta. Los ejemplares analizados se encuentran depositados en distintas colecciones mastozoológicas y paleontológicas del país (véase el listado completo de las abreviaturas institucionales en el Apéndice 2.1 y de los especímenes analizados en el Apéndice 2. 2).

6.2.2. Materiales analizados

Se seleccionaron los materiales teniendo los mismos criterios que en un capítulo anterior. Para mayor detalle leer la sección 2.2.2 del capítulo 2.

6.2.3. Información de la dieta

Se utilizó la base de datos de Carnivora de un capítulo anterior con los porcentajes de ítems consumidos (“vertebrados (no peces)”, “peces”, “artrópodos y otros invertebrados”, “moluscos”, “frutos” y “otros restos vegetales”) promediado por especie y estandarizados

(Apéndices 3.1 y 3.2). Para mayor detalle leer las secciones 3.2.1 y 3.2.2 del capítulo 3. Además, se agregaron 50 registros de hábitos alimentarios para 20 especies de Marsupialia (Apéndice 6.1) que luego fueron promediadas por especie y estandarizadas (Apéndice 6.2) para complementar la tabla de Carnivora.

6.2.4. Información de la masa corporal

Se extrajo la información de la masa corporal en kilogramo (kg) de las diferentes especies de la bibliografía (Kays, 2009; Larivière y Jennings, 2009; Sillero-Zubiri, 2009; Sunquist y Sunquist, 2009; Wei y Zhang, 2009; Dragoo, 2009; Garshelis, 2009; Gaubert, 2009b, 2009a; Gilchrist *et al.*, 2009; Goodman, 2009; Jennings y Veron, 2009; Astúa, 2015; Baker, 2015; Palma y Valladares-Gómez, 2015; Patterson, 2015; Helgen y Veatch, 2015).

6.2.5. Morfometría geométrica

Se llevó a cabo la misma selección de landmarks y procesamiento que en un capítulo anterior. Para mayor detalle leer la sección 2.2.4 del capítulo 2.

6.2.6. Relación entre la morfología del molar carnívoro y la dieta en especies actuales

Debido a que el objetivo final de la tesis es realizar inferencias ecológicas de organismos fósiles, se exploró la relación entre la forma del molar carnívoro inferior y las dietas de especies actuales. Para evaluar estadísticamente el efecto de la dieta, del tamaño del molar y la filogenia sobre la forma del molar se utilizó el método de *Canonical Phylogenetic Ordination* (CPO). Para esto se realizó un Análisis de Redundancia (RDA; Legendre y Legendre, 1998) utilizando la forma (entendida como la configuración de Procrustes de los molares carnívoros promediada por especie) como la matriz fija, y el tamaño del centroide, la dieta y la filogenia como *constraints* (véase sección 3.2.3 para más detalles).

Teniendo en cuenta que existen muchos métodos comparativos filogenéticos, algunos autores propusieron analizar el mismo conjunto de datos utilizando más de un método y de esta forma evitar sus limitaciones (Martins *et al.*, 2002). En consecuencia, para complementar el CPO, se realizó un ANOVA filogenético (o D-PGLS; Adams, 2014; Adams y Collyer, 2016). Este método realiza un Procrustes ANOVA con un marco filogenético, describiendo los patrones de variación de forma y covariación para un conjunto de coordenadas alineadas de Procrustes (Grafen, 1989; Martins y Hansen, 1997; Adams, 2014). Dado que este método asume un modelo de evolución de movimiento browniano, se incluyó la filogenia calibrada (Adams, 2014). A modo de comparación, también se llevó a cabo un análisis sin un marco filogenético, un Procrustes ANOVA (o GLS; Goodall, 1991) siguiendo a Adams (2014). Resulta interesante comparar metodologías que incorporan la información filogenética de dos formas diferentes: el ANOVA filogenético como parte del error tipo I y CPO como parte del modelo (Martins y Hansen, 1997; Raia *et al.*, 2010). Los Procrustes ANOVA y ANOVA filogenéticos se realizaron utilizando el paquete *geomorph* versión 4.0. (Adams *et al.*, 2021; Baken *et al.*, 2021) para el programa R 4.0.5 (R Core Team, 2021).

La filogenia utilizada para el CPO y el ANOVA filogenético se construyó a partir de un árbol filogenético combinado como se explicó en la sección 4.2.5 del capítulo 4. Utilizando al árbol del capítulo 4 como base, se quitaron los taxones que no eran de interés para este capítulo y se le agregaron los distintos taxones Marsupiales. Para la relación de los grandes grupos y la resolución interna de Dasyuromorphia se siguió a Westerman *et al.* (2016). Para la posición de las especies de Didelphimorphia se siguieron a Jansa *et al.* (2013), Giarla y Jansa (2014) y Voss *et al.* (2014). La posición de Sparassocynini es *sensu* Beck y Taglioretti (2020), la posición de *Hyperdidelphys* es *sensu* Goin y Pardiñas (1996) y las posiciones de *Thylatheridium* y *Thylphorops* es *sensu* Beck *et al.* (2021). Finalmente, para Sparassodonta se siguió a Suarez *et al.* (2016) y Muizon y Ladevèze (2020).

6.2.7. Inferencia de dieta y masa corporal de especímenes fósiles

En primer lugar, se evaluó gráficamente la cercanía de los taxones fósiles (cuya dieta es la incógnita) con los taxones actuales en el PCA. Luego se estimó cuantitativamente el porcentaje de diferentes ítems alimenticios consumidos. Dado que las variables presentaron una señal filogenética significativa (Apéndice 6.3), las estimaciones se llevaron a cabo con mínimos cuadrados filogenéticos (PGLS, del inglés *phylogenetic generalized least squares*). Este enfoque controla la no independencia entre especies al incorporar una matriz de varianza-covarianza que representa las relaciones filogenéticas. Utilizando máxima verosimilitud, se optimizó simultáneamente la lambda de Pagel (λ) para integrar una señal filogenética variable (Freckleton *et al.*, 2002). Frecuentemente se suelen informar los resultados del GLS (modelo sin incluir la filogenia) y el PGLS (modelo incluyendo la filogenia). Sin embargo, esto puede llevar a interpretaciones erróneas, ya que ambos modelos poseen asunciones diferentes sobre la distribución de los datos. Si los datos poseen una dependencia filogenética (como en nuestro caso) solo tiene sentido aplicar PGLS (Freckleton, 2009). Teniendo en cuenta que este análisis contempla la filogenia, todas las variables incorporadas debieron ser promediadas por especie. La robustez del PGLS se estimó con el R^2 , el R^2 ajustado y el porcentaje de error de predicción (%PE). El %PE se calcula para cada caso como $[(\text{Observado} - \text{Predicho}) / \text{Predicho}] \times 100$, y luego se promedian los valores absolutos de todas las especies (Smith, 1984; Van Valkenburgh, 1990). La señal filogenética y el PGLS se realizaron con los paquetes *phytools* versión 1.0-1 (Revell, 2012) y *caper* versión 1.0.1 (Orme *et al.*, 2018) del programa R 4.1.2 (R Core Team, 2021).

En el caso de las inferencias de la masa corporal se infirió la masa promedio de cada especie fósil con el intervalo de confianza del 95% correlacionando el logaritmo natural de la masa corporal y el logaritmo natural del tamaño del centroide. En el caso de las inferencias de la dieta, se correlacionó el porcentaje de cada ítem alimenticio escalado contra el tamaño del centroide y los *scores* del PCA. Se exploraron diversos modelos para cada ítem incorporando distintas variables independientes, que luego fueron comparados según su desempeño y con el criterio de Akaike (AIC, del inglés *Akaike Informative Criterion*). Los PGLS, tanto de masa como de dieta, se realizaron para el *dataset* completo, así como para *subdatasets*. Se realizaron los

análisis en los siguientes subdataset: Metatheria, Carnivora, Felidae, Canidae, Arctoidea y Musteloidea.

6.2.8. Cambios faunísticos durante Huayqueriense – Chapadmalalense

A partir de las estimaciones de dieta y masa corporal, se generó un “ecoespacio” para los pisos/edades mamífero: Huayqueriense, Montehermosense y Chapadmalalense. Las especies incluidas en cada período de tiempo fueron las que aparecen mencionadas en la literatura (véase sección 6.3.5 de Resultados y 6.4.5 de Discusión para más detalle; Goin y Pardiñas, 1996; Goin y de los Reyes, 2011; Prevosti *et al.*, 2013; Zimicz, 2014; Prevosti y Forasiepi, 2018). Se incluyó en el análisis tanto en el Huayqueriense como en el Montehermosense, a *Cyonasua groeberi* que proviene de la fauna de Las Playas (Córdoba), que si bien su edad es dudosa se estima Huayqueriense – Montehermosense (Kraglievich y Reig, 1954). A su vez, para el Chapadmalalense en la literatura han aparecido citadas la presencia de un mefítico *Conepatus altiramus* y dos félidos “*Smilodontidion riggii*” (sinónimo de *Smilodon populator*) y “*Felis pumoides*” (sinónimo de *Puma concolor*). Si bien la procedencia estratigráfica es incierta, y se ha demostrado que en realidad serían fósiles pleistocénicos (Berman, 1994; Cione y Tonni, 1995; Prevosti y Soibelzon, 2012; Prevosti y Forasiepi, 2018), se decidió observar si los análisis cambiaban o no al incorporar estas especies dudosas. Para unificar los distintos ítems en una sola variable, se realizó un PCA con los ítems estandarizados que presentaban mayor variación: vertebrados, artrópodos, frutos y restos vegetales. El “ecoespacio” se formó entonces con el logaritmo natural de la masa corporal y el PC1 de dieta. Se exploró la superposición de las especies de manera gráfica y mediante un análisis de patrón de puntos de *nearest neighbours* se evaluó la dispersión de los depredadores de cada edad en el espacio. Dicho análisis sigue a Davis (1986) con modificaciones, calculando la probabilidad de que la distribución de los puntos en el espacio sea aleatoria, junto con el estadístico R: si $R < 1$ los puntos están más agrupados de lo esperado por azar, si $R \sim 1$ los puntos tienen una distribución aleatoria y si $R > 1$ los puntos están hiperdispersos. De esta forma, un patrón aleatorio o disperso representaría un ecosistema donde las especies ocuparían nichos distintos, mientras que un patrón agrupado indicaría un solapamiento ecológico (Clark y Evans, 1954). El análisis de *nearest neighbours* se realizó con el software PAST versión 4.09 (Hammer *et al.*, 2001).

6.3. RESULTADOS

6.3.1. Distribución en el morfoespacio de los molares carnívoros

En el PCA del *dataset* completo con los especímenes promediados por especie, más del 73% de la varianza está explicada por los cuatro primeros ejes. El PC1 explica el 46,51% de la varianza total. Hacia los valores positivos del PC1 se observan molares con el talónido muy reducido, prácticamente ausente y sin cúspides, mientras que el trigónido está bien expandido, pero carece de metaconido y la paracristida se dispone paralela al eje mesial-distal o dentario (Fig. 6.1). Hacia los valores negativos del PC1 se observan molares con el talónido más desarrollado, ocupando prácticamente la mitad del diente y más ancho que el trigónido; todas

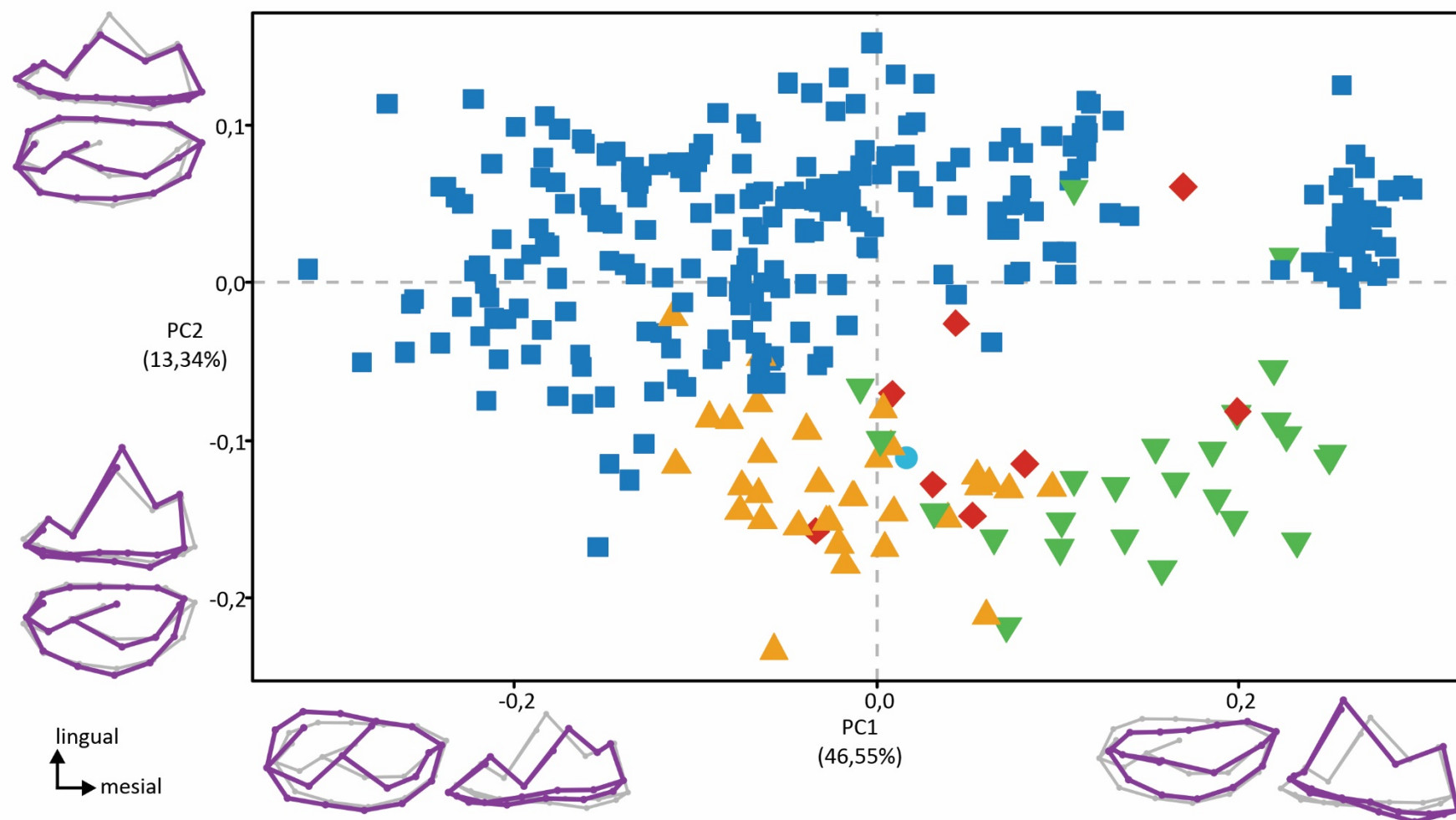


FIGURA 6.1. Gráfico de los dos primeros ejes (PC1 y PC2) del análisis de componentes principales (PCA), mostrando la distribución de los grupos taxonómicos: ■ Carnivora; ◆ Dasyuromorphia; ▲ Didelphimorphia; ● Microbiotheria; ▼ Sparassodonta. Sobre los ejes está graficado el cambio en la morfología del molar en vista oclusal y labial, en gris la forma consenso y en violeta la morfología asociada a ese extremo del eje.

las cúspides (tanto del talónido como del trigónido) están presentes, poseen una altura similar y se disponen más externas con respecto al eje dentario que la forma consenso (*i.e.*, protocónido e hipocónido son más labiales y el metaconónido y el entocónido son más linguales) y además la paracrística es más transversal al mismo (Fig. 6.1). El PC2 explica 13,34% de la varianza total. Hacia los valores positivos del PC2 se observan molares de forma elíptica en vista oclusal y con coronas más bajas que la forma consenso (Fig. 6.1). Hacia valores negativos del PC2 se observan molares de sección subcuadrangular en vista oclusal y con coronas más altas que la forma consenso (Fig. 6.1).

Al considerarse la asignación taxonómica de las especies y ver la distribución de las especies actuales se observa que los Metatherios tienden a ubicarse hacia valores negativos del PC2 y el Eutherios (Carnivora) hacia los valores positivos (Figs. 6.1 y 6.2). En lo que respecta a los Carnivora, los félidos (*sensu lato*), hiénidos, linsangs Prionodontidae, *Cryptoprocta ferox* (Eupleridae), *Nandinia binotata* (Nandiniidae), *Genetta johnstoni* (Viverridae), *Poiana richardsonii* (Viverridae) y algunos representantes de los cánidos y los mustélidos se posicionan hacia valores positivos del PC1 y del PC2 (Fig. 6.2). Los úrsidos junto a *Ailurus fulgens* y a los mustélidos restantes se ubican hacia valores negativos del PC1 pero positivos del PC2 (Fig. 6.2). Finalmente, los eupléridos, herpéstidos, prociónidos, mefítidos y el resto de los cánidos y vivérridos se ubican hacia valores negativos del PC1 y con valores variables del PC2 (Fig. 6.2). Los Didelphimorphia se ubican en valores negativos del PC2 tendiendo hacia valores más negativos en el PC1 si se los compara con los Sparassodonta (Figs. 6.1 y 6.2). Los Dasyuromorphia se dispersan entre los Didelphimorphia y Sparassodonta, a excepción de *Sarcophilus harrisii* (que se encuentra entre los félidos y mustélidos como *Poecilogale albinucha* y *Mustela nudipes*) y *Dasyurus geoffroii* (que se encuentra cerca de los vivérridos *Genetta johnstoni* y *Poiana richardsonii*) (Figs. 6.1 y 6.2).

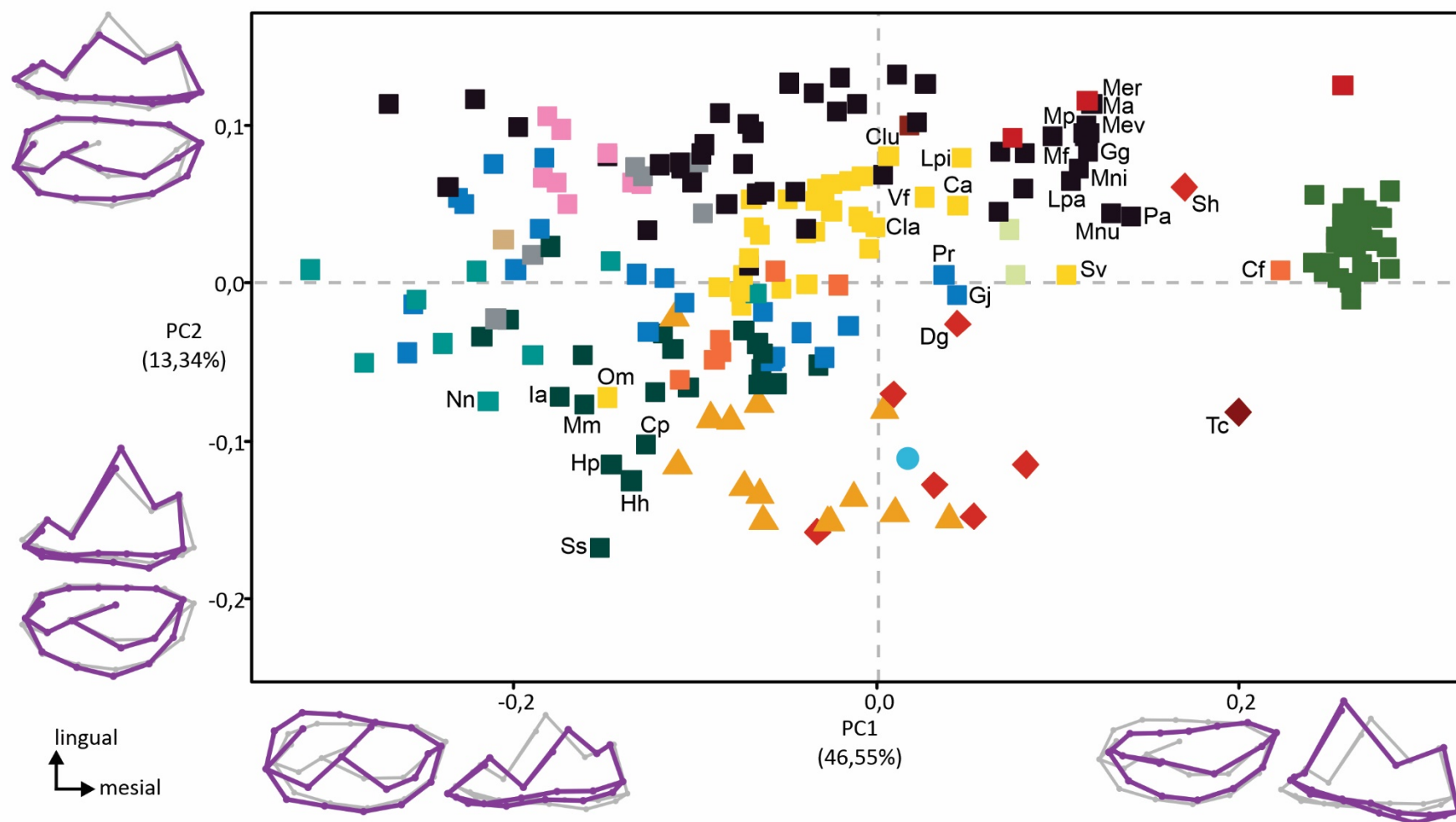


FIGURA 6.2. Gráfico de los dos primeros ejes (PC1 y PC2) del análisis de componentes principales (PCA), mostrando la distribución de las especies actuales de los siguientes grupos taxonómicos: Ailuridae; Canidae; Dasyuridae; Didelphidae; Eupleridae; Felidae; Herpestidae; Hyaenidae; Mephitidae; Microbiotheriidae; Mustelidae; Nandiniidae; Prionodontidae; Procyonidae; Thylacinidae; Ursidae; Viverridae. Sobre los ejes está graficado el cambio en la morfología del molar en vista oclusal y labial, en gris la forma consenso y en violeta la morfología asociada a ese extremo del eje. Ca, *Cuon alpinus*; Cf, *Cryptoprocta ferox*; Cla, *Canis latrans*; Clu, *Canis lupus*; Cp, *Cynictis penicillata*; Dg, *Dasyurus geoffroyi*; Gg, *Gulo gulo*; Gj, *Genetta johnstoni*; Hh, *Helogale hirtula*; Hp, *Helogale parvula*; Ia, *Ichneumia albicauda*; Lpa, *Lyncodon patagonicus*; Lpi, *Lycaon pictus*; Ma, *Mustela altaica*; Mer, *Mustela erminea*; Mev, *Mustela eversmanii*; Mf, *Mustela frenata*; Mm, *Mungos mungo*; Mni, *Mustela nivalis*; Mnu, *Mustela nudipes*; Mp, *Mustela putorius*; Nn, *Nasua nasua*; Om, *Otocyon megalotis*; Pa, *Poecilogale albinucha*; Pr, *Poiana richardsonii*; Sh, *Sarcophilus harrisii*; Ss, *Suricata suricatta*; Sv, *Speothos venaticus*; Tc, *Thylacinus cynocephalus*; Vf, *Vulpes ferrilata*.

La mayoría de los Sparassodonta ocupan el cuadrángulo comprendido por valores positivos del PC1 y negativos del PC2 sin superponerse con especies actuales (Fig. 6.1). Los esparasodontes “basales” son las especies que toman valores más negativos con respecto al PC1, ubicándose *Patene coloradensis* y *Stylocynus paranensis* en las cercanías del didélfido *Philander opossum* y del dasiúrido *Dasyurus viverrinus*, mientras *cf. Nemolestes* sp. se encuentra cerca de los didélfidos *Monodelphis domestica* y *Thylamys venustus* y del dasiúrido *Dasycercus cristicauda* (Figs. 6.1 y 6.3). Los Hathliacynidae se ubican entre los esparasodonta “basales” y los Borhyaenoidea, desde *Sipalocyon gracilis* que se ubica cerca del dasiúrido *Dasycercus cristicauda* hasta *Acyon myctoderos* que se solapa con *Thylacinus cynocephalus* (Figs. 6.1 y 6.3). Finalmente, los Borhyaenoidea son los que toman valores más positivos para el PC1 de este clado, siendo los más extremos *Arctodictis sinclairi* y *Thylacosmilus atrox* (Figs. 6.1 y 6.3). Por otro lado, *Arminiheringia auceta* y *Pharsophorus lacerans* se separan del resto de los esparasodonta, tomando valores positivos para el PC2. La primera especie ubicándose junto a *Cryptoprocta ferox* y los félidos, mientras que la segunda se ubica junto a los mustélidos *Mustela nivalis* y *Lyncodon patagonicus* (Figs. 6.1 y 6.3). En el caso de los Didelphimorphia fósiles, las distintas especies se ubican dentro de la nube de las especies actuales de este grupo (Figs. 6.1 y 6.4). Solamente se escapan hacia valores más positivos del PC1 los *Sparassocynus* spp. y hacia valores más negativos del PC2 los *Thylatheridium* spp. (Figs. 6.1 y 6.4).

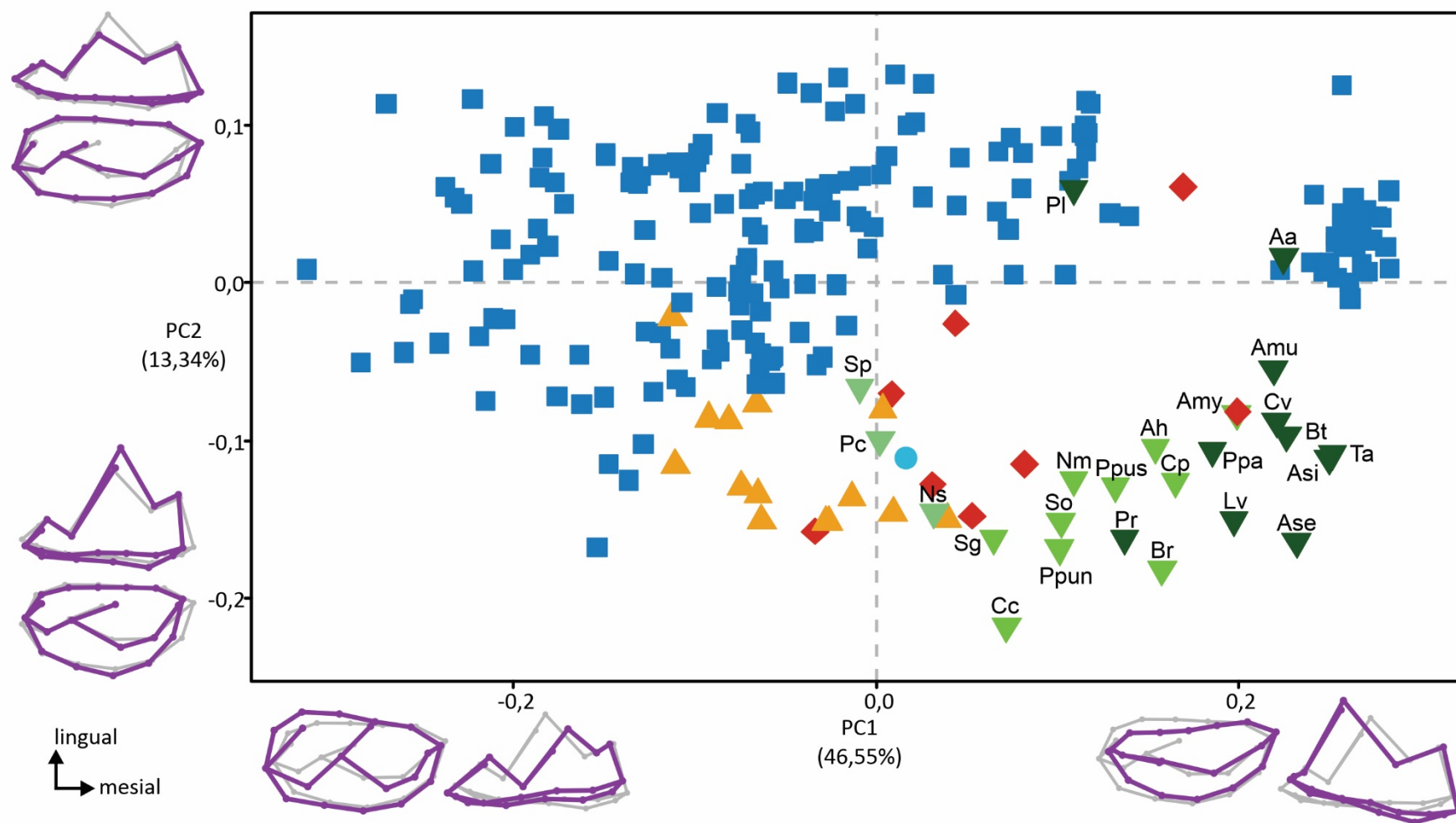


FIGURA 6.3. Gráfico de los dos primeros ejes (PC1 y PC2) del análisis de componentes principales (PCA), mostrando la distribución de los grupos taxonómicos: ■ Carnivora; ◆ Dasyuromorphia; ▲ Didelphimorphia; ● Microbiotheria; ▼ Sparassodonta "basales"; ▼ Hathliacynidae; ▼ Borhyaenoidea. Sobre los ejes está graficado el cambio en la morfología del molar en vista oclusal y labial, en gris la forma consenso y en violeta la morfología asociada a ese extremo del eje. Aa, *Arminiheringia auceta*; Ah, *Acyon herrerae*; Amu, *Arctodictis munizi*; Amy, *Acyon myctoderos*; Ase, *Acrocyon sectorius*; Asi, *Arctodictis sinclairi*; Br, *Borhyaenidium riggsi*; Bt, *Borhyaena tuberata*; Cc, *Cladosictis centralis*; Cp, *Cladosictis patagonica*; Cv, *Callistoe vincei*; Lv, *Lycopsis viverensis*; Nm, *Notogale mitis*; Ns, cf. *Nemolestes* sp.; Pc, *Patene coloradensis*; Pl, *Pharsophorus lacerans*; Ppa, *Prothylacynus patagonicus*; Ppun, *Perathereutes pungens*; Ppus, *Pseudonotictis pusillus*; Pr, *Pseudothylacynus rectus*; Sg, *Sipalocyon gracilis*; So, *Sipalocyon obusta*; Sp, *Stylocynus paranensis*; Ta, *Thylacosmilus atrox*.

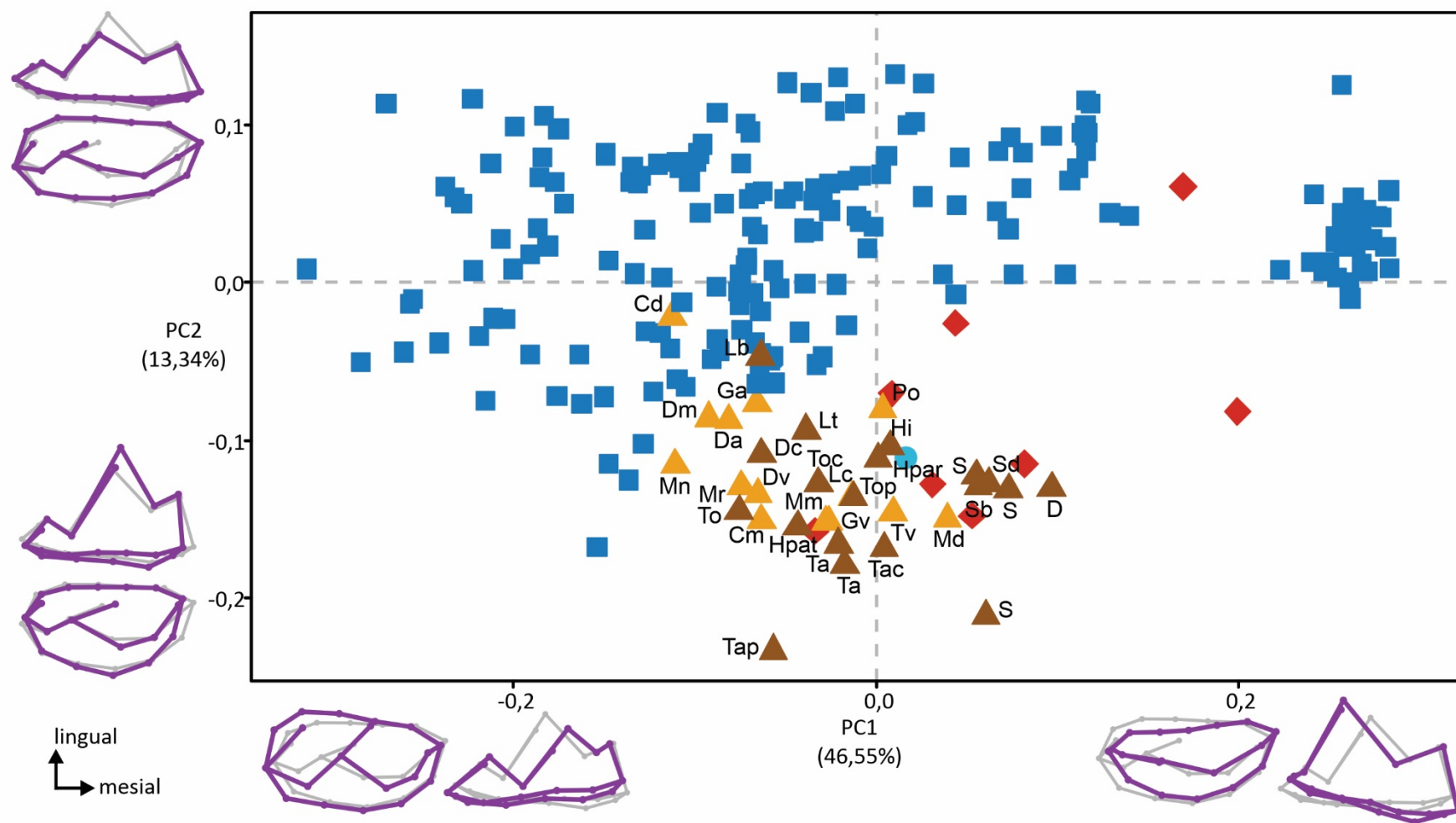


FIGURA 6.4. Gráfico de los dos primeros ejes (PC1 y PC2) del análisis de componentes principales (PCA), mostrando la distribución de los grupos taxonómicos: ■ Carnivora; ♦ Dasyuromorphia; ▲ Didelphimorphia actuales; ▲ Didelphimorphia extintos; ● Microbiotheria. Sobre los ejes está graficado el cambio en la morfología del molar en vista oclusal y labial, en gris la forma consenso y en violeta la morfología asociada a ese extremo del eje. Cd, *Caluromys derbianus*; Cm, *Chironectes minimus*; Da, *Didelphis albiventris*; Dc, *Didelphis crucialis*; Dm, *Didelphis marsupialis*; Dv, *Didelphis virginiana*; D, Didelphidae indet; Ga, *Gracilinanus agilis*; Gv, *Glironia venusta*; Hi, *Hyperdidelphys inexpectata*; Hpar, *Hyperdidelphys párvula*; Hpat, *Hyperdidelphys pattersoni*; Lb, *Lutreolina biforata*; Lc, *Lutreolina crassicaudata*; Lt, *Lutreolina tracheia*; Md, *Monodelphis domestica*; Mm, *Marmosa murina*; Mn, *Metachirus nudicaudatus*; Mr, *Marmosa robinsoni*; Po, *Philander oposum*; Sb, *Sparassocynus bahiai*; Sd, *Sparassocynus derivatus*; S, *Sparassocynus* sp.; Tv, *Thylamys venustus*; Tac, *Thylatheridium cristatum*; Tap, *Thylatheridium pascuali*; Ta, *Thylatheridium* sp.; Toc, *Thylophorops chapalmalensis*; Top, *Thylophorops perplanus*; To, *Thylophorops* sp.

Finalmente, al observar los Carnivora fósiles, se puede observar que los félidos siguen ocupando un morfoespacio delimitado asociado al extremo positivo del PC1 (Fig. 6.5). Al evaluar los cánidos, géneros como *Protocyon* y *Theriodictis* se ubican hacia valores positivos del PC1 cercanos a cánidos actuales como *Speothos venaticus*, *Lycaon pictus* y *Cuon alpinus* (Fig. 6.6), siendo solamente *T. platensis* quien más se separa tomando valores más negativos para el PC2 (Fig. 6.6). *Canis dirus* se ubica cercano a *C. lupus*, mientras que "*C.*" *gezi* posee valores cercanos al *C. lupus* para el PC1, pero valores más altos para el PC2 (Fig. 6.6). Por otro lado, los restantes *Dusicyon* y *Lycalopex* se ubican cercano a los actuales *Lycalopex* y *Vulpes* (Fig. 6.6). Por otro lado, los úrsidos fósiles también se asocian a los osos actuales, ocupando el espacio comprendido por valores positivos del PC1 y negativos del PC2 (Fig. 6.7). En cuanto a mefitidos y mustélidos, las especies fósiles de *Conepatus*, *Galictis* y *Lyncodon* se ubican en las cercanías de las especies actuales (Figs. 6.8 y 6.9). Por último, los prociénidos fósiles *Chapalmalania* y *Cyonasua* se encuentran dentro de la nube de puntos de los prociénidos actuales (Fig. 6.10). *Chapalmalania altaefrontis* se ubica cerca de *Bassariscus sumichrasti*, mientras que *C. ortognatha* se encuentra alejado de especies actuales (Fig. 6.10). Por otro lado, *Cyonasua argentina* y *C. brevirostris* se ubican próximas a *Procyon lotor*, mientras que *Cyonasua groeberi* se encuentra en la cercanía de *Arctictis binturong*, *Bdeogale nigripes* y *Conepatus leuconotus* (Fig. 6.10). Finalmente, *Cyonasua lutaria* se encuentra en la cercanía de *Ursus arctos* y *Cyonasua pascuali* solapándose con *Bdeogale crassicauda* (Fig. 6.10).

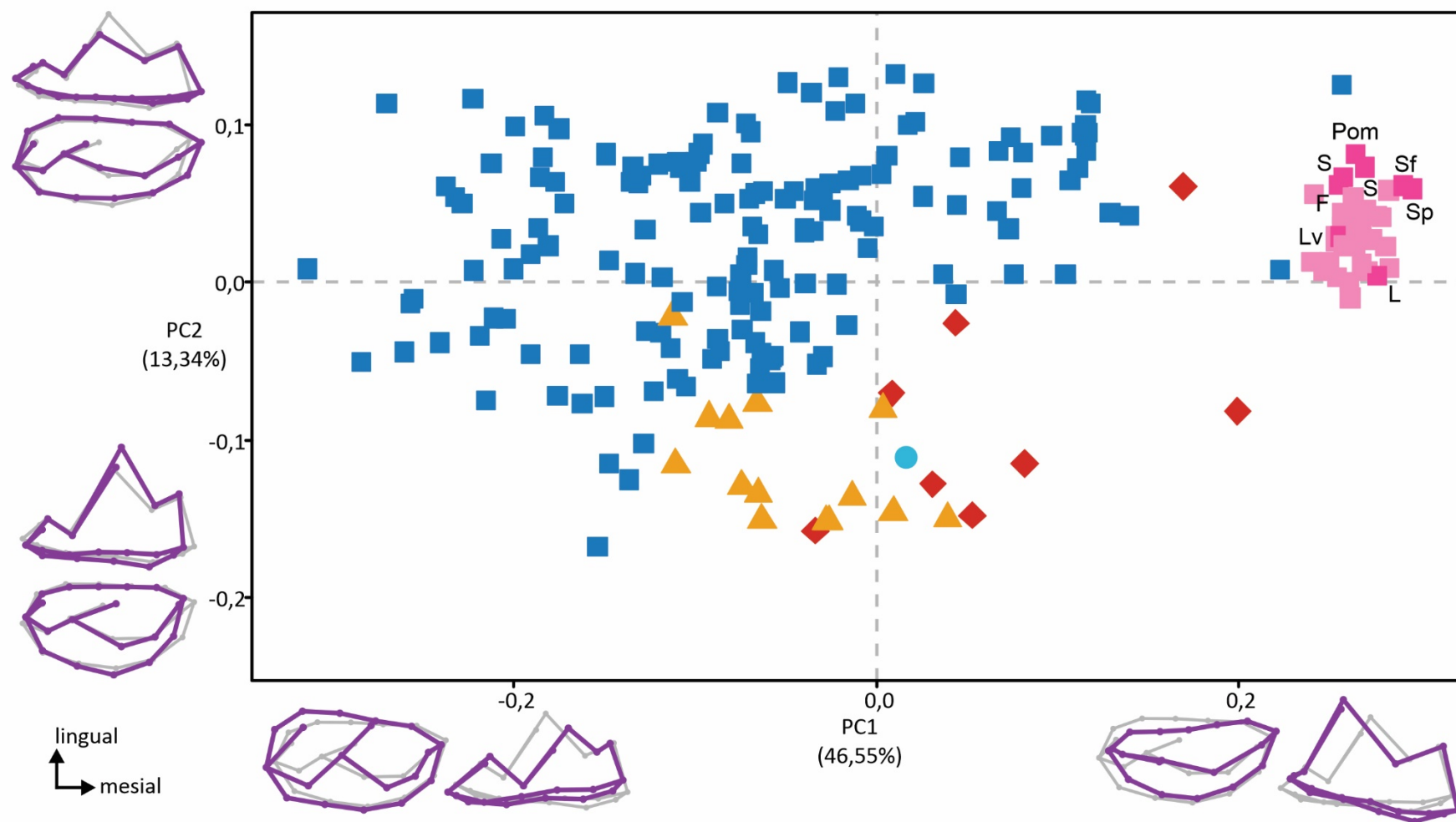


FIGURA 6.5. Gráfico de los dos primeros ejes (PC1 y PC2) del análisis de componentes principales (PCA), mostrando la distribución de los grupos taxonómicos: ■ Felidae actuales; ■ Felidae extintos; ■ restantes Carnivora; ◆ Dasyuromorphia; ▲ Didelphimorphia; ● Microbiotheria. Sobre los ejes está graficado el cambio en la morfología del molar en vista oclusal y labial, en gris la forma consenso y en violeta la morfología asociada a ese extremo del eje. F, Felidae indet; L, *Leopardus* sp.; Lv, *Leopardus vorohuensis*; Pom, *Panthera onca mesembrina*; Sf, *Smilodon fatalis*; Sp, *Smilodon populator*; S, *Smilodon* sp.

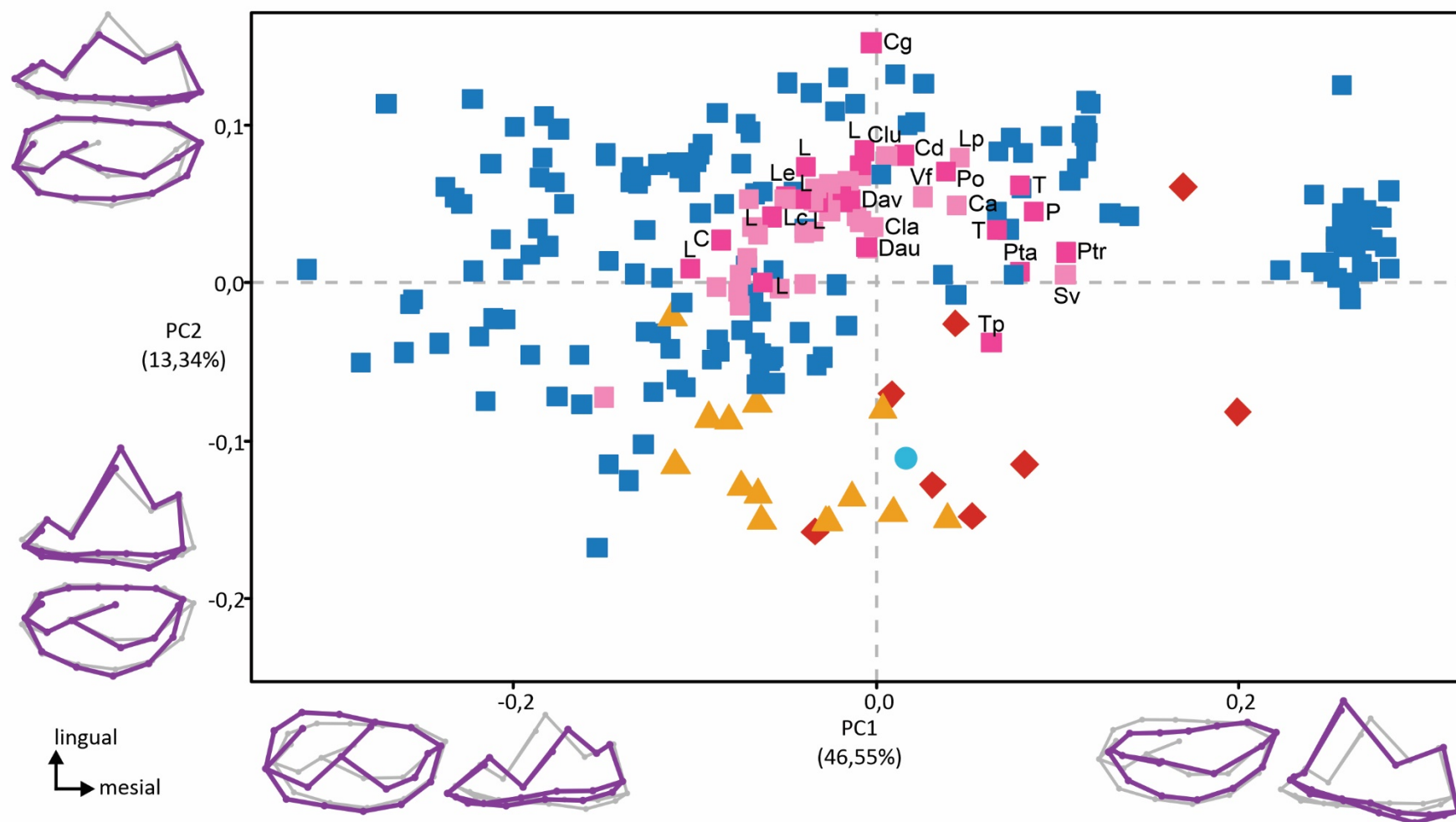


FIGURA 6.6. Gráfico de los dos primeros ejes (PC1 y PC2) del análisis de componentes principales (PCA), mostrando la distribución de los grupos taxonómicos: ■ Canidae actuales; ■ Canidae extintos; ■ restantes Carnivora; ◆ Dasyuromorphia; ▲ Didelphimorphia; ● Microbiotheria. Sobre los ejes está graficado el cambio en la morfología del molar en vista oclusal y labial, en gris la forma consenso y en violeta la morfología asociada a ese extremo del eje. Ca, *Cuon alpinus*; Cd, *Canis dirus*; Cg, “*Canis*” *gezi*; Cla, *Canis latrans*; Clu, *Canis lupus*; C, *Cerdocyon* sp.; Dau, *Dusicyon australis*; Dav, *Dusicyon avus*; Lc, *Lycalopex cultridens*; Le, *Lycalopex ensenadensis*; Lp, *Lycaon pictus*; L, *Lycalopex* sp.; Po, *Protocyon orocualensis*; Pta, *Protocyon tarijensis*; Ptr, *Protocyon troglodytes*; P, *Protocyon* sp.; Sv, *Speothos venaticus*; Tp, *Theriodictis platensis*; T, *Theriodictis* sp.; Vf, *Vulpes ferrilata*.

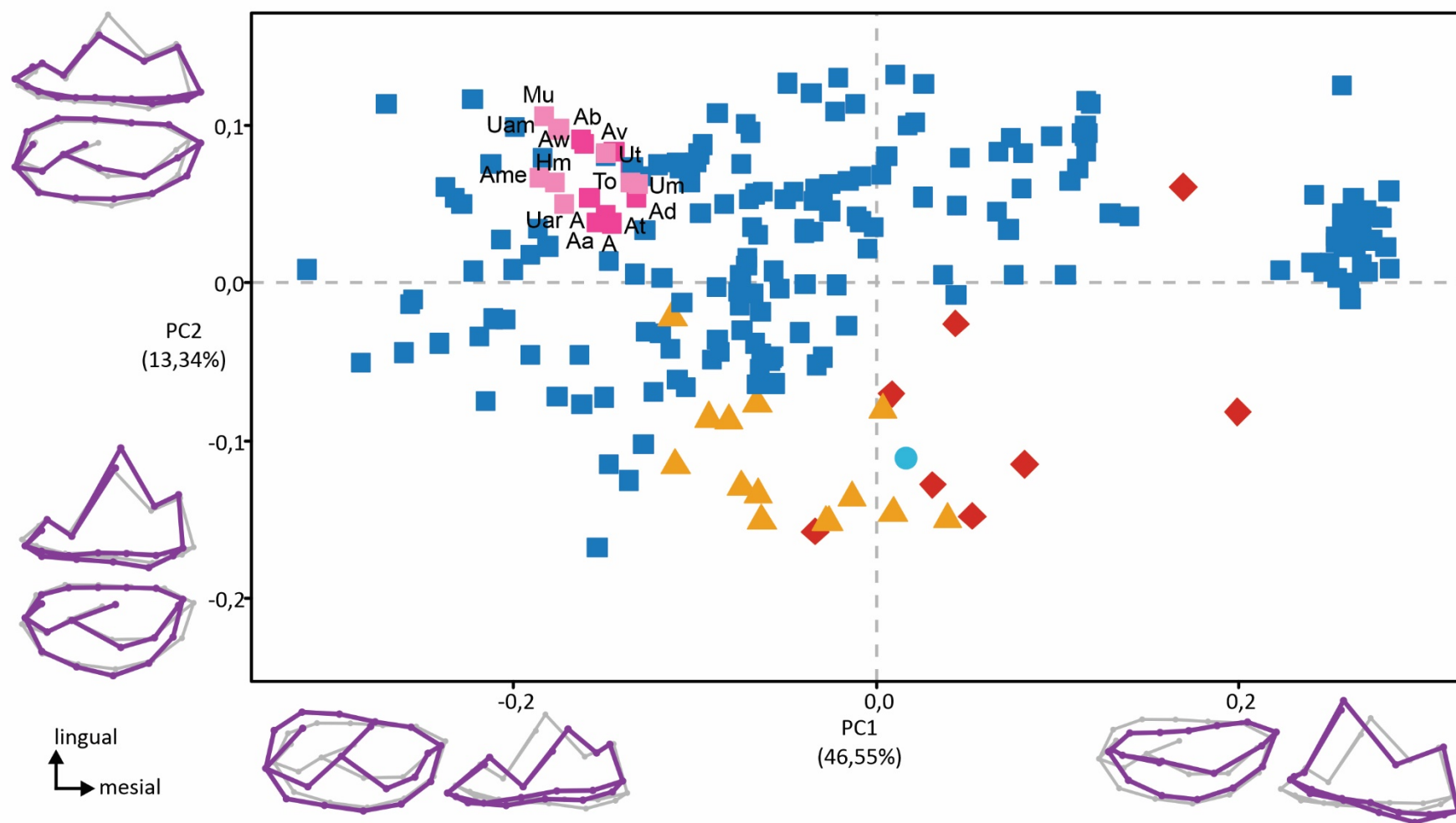


FIGURA 6.7. Gráfico de los dos primeros ejes (PC1 y PC2) del análisis de componentes principales (PCA), mostrando la distribución de los grupos taxonómicos: ■ Ursidae actuales; ■ Ursidae extintos; ■ restantes Carnivora; ◆ Dasyuromorphia; ▲ Didelphimorphia; ● Microbiotheria. Sobre los ejes está graficado el cambio en la morfología del molar en vista oclusal y labial, en gris la forma consenso y en violeta la morfología asociada a ese extremo del eje. Aa, *Arctotherium angustidens*; Ab, *Arctotherium bonariense*; Ame, *Ailuropoda melanoleuca*; At, *Arctotherium tarijense*; Av, *Arctotherium vetustum*, Aw, *Arctotherium wingei*, Ad, *Arctodus* sp.; A, *Arctotherium* sp.; Hm, *Helarctos malayanus*; Mu, *Melursus ursinus*; To, *Tremarctos ornatus*; Uam, *Ursus americanus*; Uar, *Ursus arctos*; Um, *Ursus maritimus*; Ut, *Ursus thibetanus*.

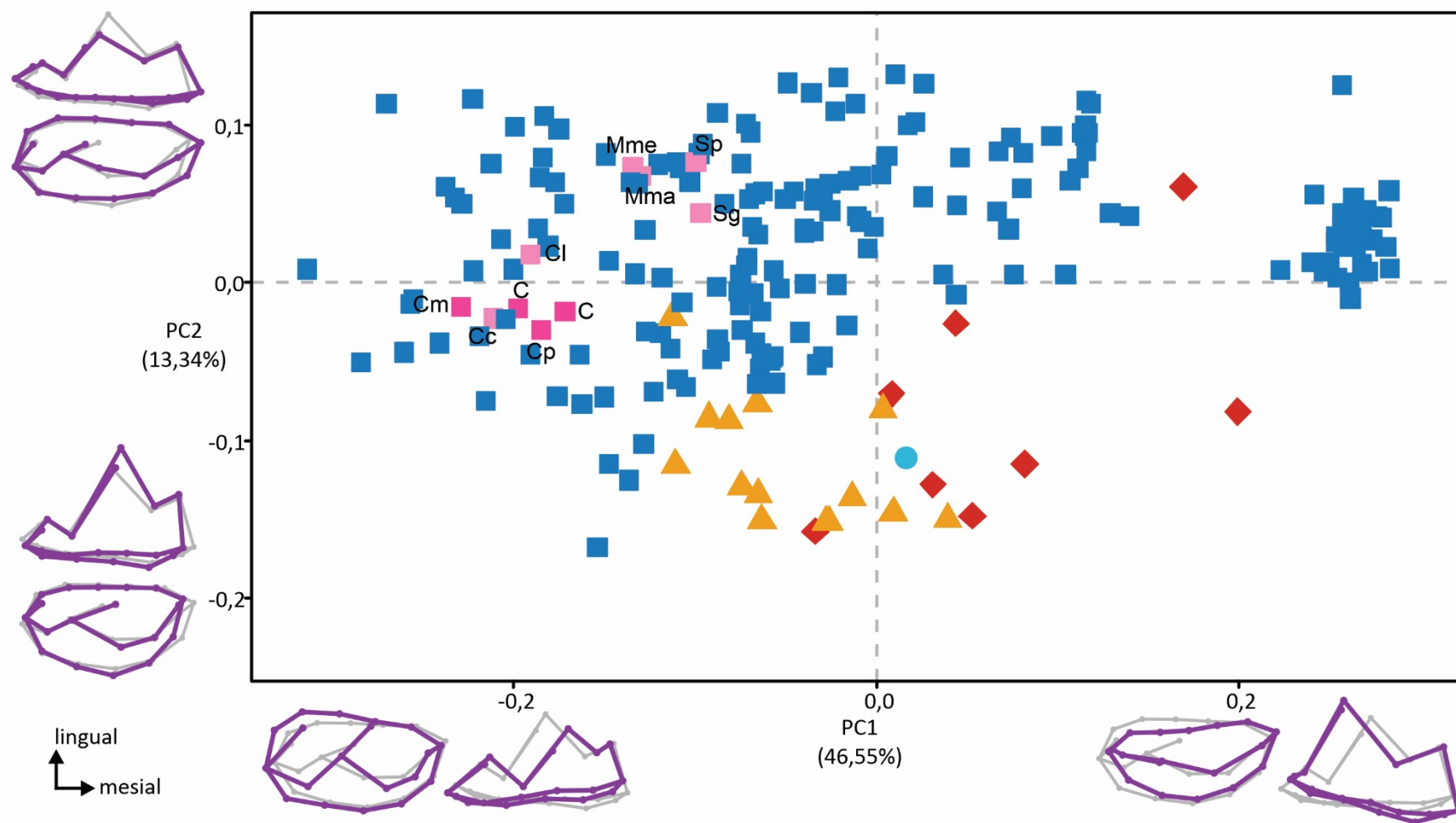


FIGURA 6.8. Gráfico de los dos primeros ejes (PC1 y PC2) del análisis de componentes principales (PCA), mostrando la distribución de los grupos taxonómicos: ■ Mephitidae actuales; ■ Mephitidae extintos; ■ restantes Carnivora; ◆ Dasyuromorphia; ▲ Didelphimorphia; ● Microbiotheria. Sobre los ejes está graficado el cambio en la morfología del molar en vista oclusal y labial, en gris la forma consenso y en violeta la morfología asociada a ese extremo del eje. Cc, *Conepatus chinga*; Cl, *Conepatus leuconotus*; Cm, *Conepatus mercedensis*; Cp, *Conepatus primaevus*; C, *Conepatus sp.*; Mma, *Mephitis macroura*; Mme, *Mephitis mephitis*; Sg, *Spilogale gracilis*; Sp, *Spilogale putorius*.

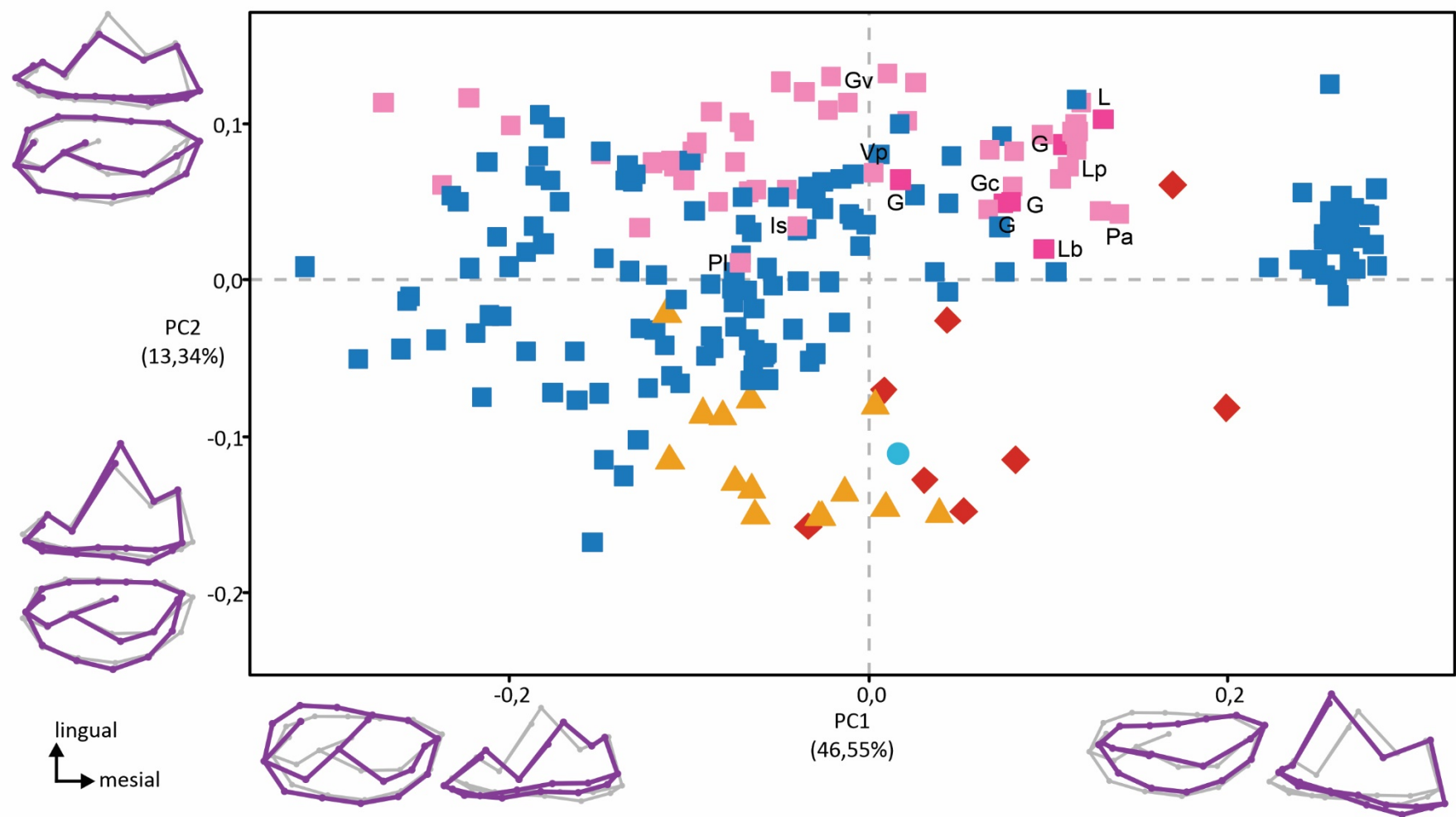


FIGURA 6.9. Gráfico de los dos primeros ejes (PC1 y PC2) del análisis de componentes principales (PCA), mostrando la distribución de los grupos taxonómicos: ■ Mustelidae actuales; ■ Mustelidae extintos; ■ restantes Carnivora; ◆ Dasyuromorphia; ▲ Didelphimorphia; ● Microbiotheria. Sobre los ejes está graficado el cambio en la morfología del molar en vista oclusal y labial, en gris la forma consenso y en violeta la morfología asociada a ese extremo del eje. Gc, *Galictis cuja*; Gv, *Galictis vittata*; G, *Galictis* sp.; Is, *Ictonyx striatus*; Lb, *Lyncodon bosei*; Lp, *Lyncodon patagonicus*; L, *Lyncodon* sp.; Pa, *Poecilogale albinucha*; Pl, *Poecilictis libyca*; Vp, *Vormela peregusna*.

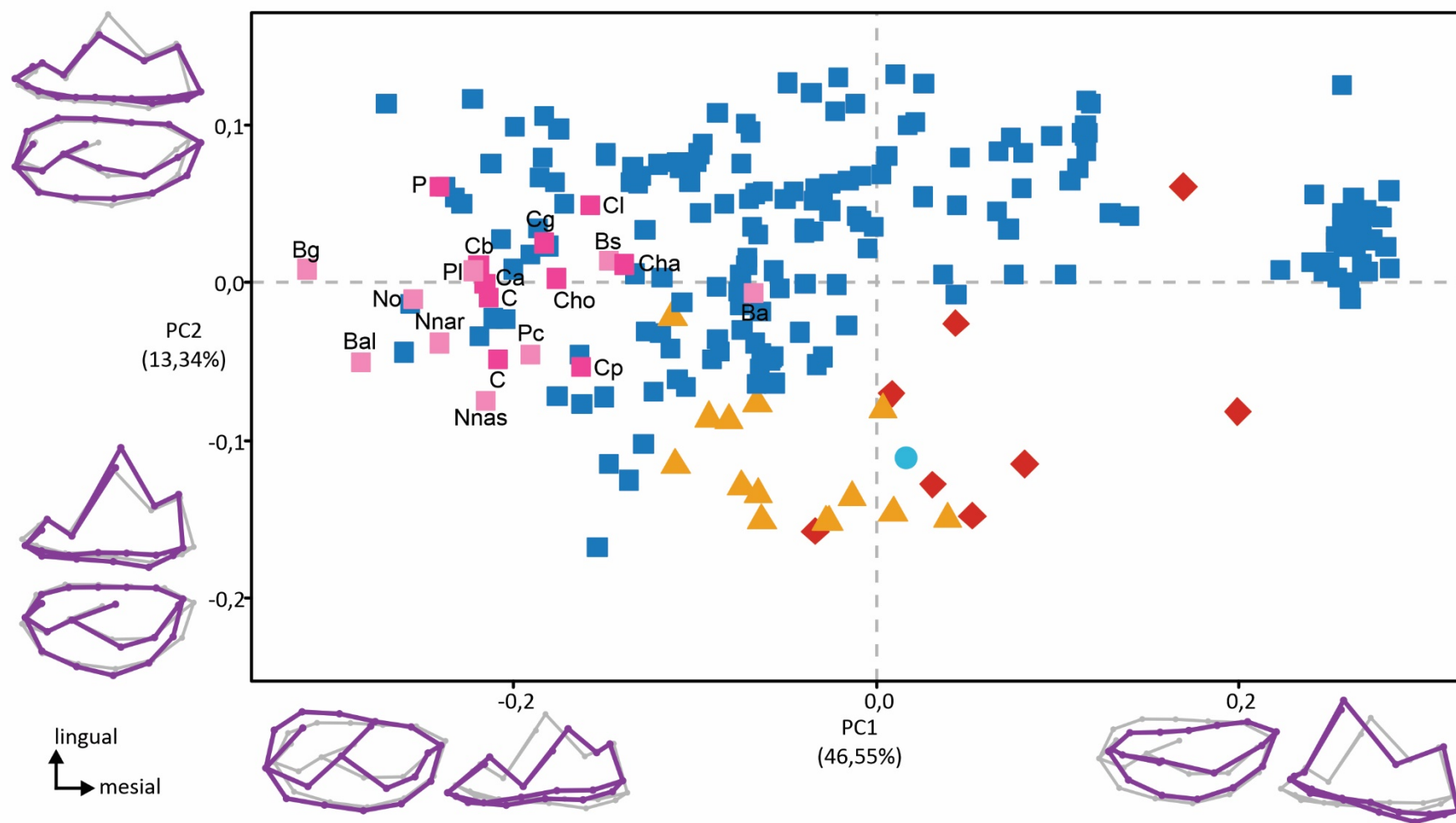


FIGURA 6.10. Gráfico de los dos primeros ejes (PC1 y PC2) del análisis de componentes principales (PCA), mostrando la distribución de los grupos taxonómicos: ■ Procyonidae actuales; ■ Procyonidae extintos; ■ restantes Carnivora; ◆ Dasyuromorphia; ▲ Didelphimorphia; ● Microbiotheria. Sobre los ejes está graficado el cambio en la morfología del molar en vista oclusal y labial, en gris la forma consenso y en violeta la morfología asociada a ese extremo del eje. Bal, *Bassaricyon alleni*; Ba, *Bassariscus astutus*; Bg, *Bassaricyon gabbii*; Bs, *Bassariscus sumichrasti*; Cha, *Chapalmalania altaefrontis*; Cho, *Chapalmalania ortognatha*; Ca, *Cyonasua argentina*; Cb, *Cyonasua brevirostris*; Cg, *Cyonasua groeberi*; Cl, *Cyonasua lutaria*; Cp, *Cyonasua pascuali*; C, *Cyonasua* sp.; Nnar, *Nasua narica*; Nnas, *Nasua nasua*; No, *Nasuella olivacea*; Pc, *Procyon cancrivorus*; Pl, *Procyon lotor*; P, Procyonidae indet.

El PC3 explica 8,02% de la varianza total. Hacia los valores positivos del PC3 se observan molares más anchos con el protocónido más bajo, desplazado labialmente y el metacónido más altos (Fig. 6.11). Hacia valores negativos del PC3 se observan molares más angostos, con protocónidos más altos y metacónidos más bajos (Fig. 6.11). El PC4 explica el 5,77% de la varianza total. Hacia los valores positivos del PC4 se observan molares con protocónidos y paracónidos más altos y entocónido desarrollado (Fig. 6.11). Hacia los valores negativos del PC4 se observan molares sin entocónido y con paracónido y protocónido más bajos (Fig. 6.11). Al observar la distribución de los ejemplares en el morfoespacio, los diferentes grupos taxonómicos presentan una dispersión y superposición muy grande en el morfoespacio lo que dificulta la interpretación de una tendencia clara (Fig. 6.11).

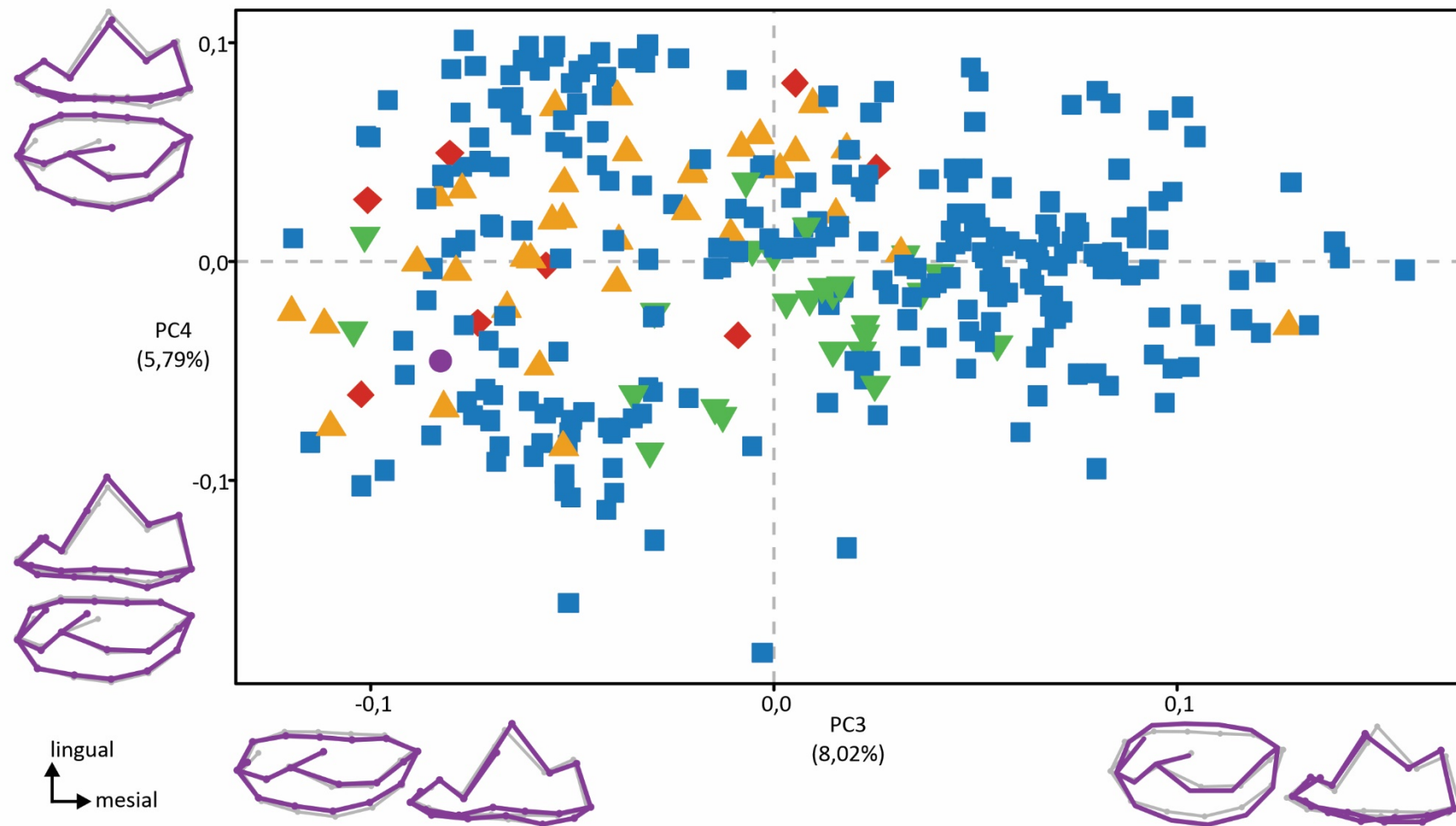


FIGURA 6.11. Gráfico del tercer y cuarto eje (PC3 y PC4) del análisis de componentes principales (PCA), mostrando la distribución de los grupos taxonómicos: ■ Carnivora; ◆ Dasyuromorphia; ▲ Didelphimorphia; ● Microbiotheria; ▼ Sparassodonta. Sobre los ejes está graficado el cambio en la morfología del molar en vista oclusal y labial, en gris la forma consenso y en violeta la morfología asociada a ese extremo del eje.

6.3.2. Correlación entre la morfología, el tamaño y la dieta en un contexto filogenético

El modelo final elegido siguiendo el criterio de Akaike para el análisis de regresión por pasos *Forward* poseía solo 55 nodos de los 143 nodos totales (AIC= -697,25), mientras que para el *Backward* poseía 69 nodos (AIC= -694,50); por esa razón se procedió con el modelo resultante del *Forward*. El modelo usando los tres factores como *constraints* (filogenia, tamaño y dieta entendida como porcentaje de ítems consumidos) explica un 92,86% de la variación total de la forma. Por su parte, la filogenia explica 91,81% de la variación total, y aun eliminando el efecto de la dieta y el tamaño explica un 42,60% (Tab. 6.1). Con respecto a la dieta, esta explica 48,65% de la variación, pero sin el aporte de la filogenia ni el tamaño sólo explica un 0,74% (Tab. 6.1). El tamaño explica siempre bajos porcentajes de variación, un 2,60% de la variación total y solo un 0,18% de la variación luego de eliminar lo explicado por filogenia y dieta (Tab. 6.1). Por otro lado, al comparar el aporte de la dieta en sus diferentes definiciones se observa que cuando se utiliza como única variable los valores más altos de correlación en comparación al usar los porcentajes de ítems consumidos son usando las categorías “dieta anterior” (49,75%) y las categorías de k-medias (49,15%) (Tab. 6.1). Sin embargo, al extraerle el aporte de la filogenia y el tamaño los valores explicados de la dieta (entendida como categorías) son menores a los explicados por la variable dieta entendida como porcentaje de ítems consumidos (Tab. 6.1).

TABLA 6.1. Porcentaje de varianza explicada por cada variable en el análisis de redundancia (RDA)

	%	P
Total	92,86	0,001***
Dieta (6 columnas)	48,65	0,001***
Dieta (var. parcial)	0,74	0,005**
Tamaño (1 columna)	2,60	0,009**
Tamaño (var. parcial)	0,18	0,014**
Filogenia (55 columnas)	91,81	0,001***
Filogenia (var. parcial)	42,60	0,001***

*%, porcentaje de la varianza explicada por cada variable; P, probabilidad de cada análisis (***, significativo con $p < 0,001$; **, significativo con $p < 0,05$); var. parcial, varianza parcial explicada por un factor (e.g., dieta) pero no por los otros (i.e., tamaño y filogenia).*

Utilizando el Procrustes ANOVA y ANOVA filogenético se observa un patrón similar, en donde al considerar la varianza aportada por la filogenia (ANOVA filogenético) la varianza explicada por la dieta es mucho menor que si se omite la información filogenética (Procrustes ANOVA). También se repite el patrón, que al comparar los valores de los ANOVA filogenético, la dieta entendida como porcentajes de ítems consumidos explica un mayor porcentaje de la varianza de la forma con respecto a la dieta entendida como variable categórica (Tab. 6.2).

TABLA 6.2. Resultados del Procrustes ANOVA y ANOVA filogenético

	Procrustes ANOVA		ANOVA filogenético	
	R ²	P	R ²	P
Dieta	0,49	0,001	0,16	0,001
Tamaño	0,02	0,001	0,02	0,001

R², coeficiente de determinación para cada término del modelo; P, probabilidad para cada análisis (todos son significativos en P < 0,05)

6.3.3. Inferencia de la dieta de los taxones fósiles

Metatheria. A partir del *dataset* completo, se seleccionaron distintas variables independientes (*i.e.*, tamaño del centroide y ejes del PCA) para las regresiones con los diferentes ítems alimentarios (véase Apéndice 6.4 para la comparación de los distintos modelos dentro de cada ítem y para todos los *dataset*). Se obtuvieron modelos regulares para la correlación con los porcentajes consumidos de vertebrados no peces (R^2 múltiple = 0,57, R^2 ajustado = 0.56 y %PE = 228,56) y artrópodos y otros invertebrados (R^2 múltiple = 0,39, R^2 ajustado = 0.36 y %PE = 166.55). Sin embargo, se obtuvieron modelos malos para los porcentajes consumidos de peces (R^2 múltiple = 0,09, R^2 ajustado = 0,06 y %PE = 608,21), moluscos (R^2 múltiple = 0,04, R^2 ajustado = 0,01 y %PE = 1112,25), frutos (R^2 múltiple = 0,08, R^2 ajustado = 0,05 y %PE = 1037,73) y otros restos vegetales (R^2 múltiple = 0,05, R^2 ajustado = 0,03 y %PE = 646,08). Utilizando el *dataset* solo con Metatheria, se obtuvieron buenos modelos para la correlación con los porcentajes consumidos de vertebrados (R^2 múltiple = 0,99, R^2 ajustado = 0,96 y %PE = 30,93), artrópodos (R^2 múltiple = 0,99, R^2 ajustado = 0,97 y %PE = 49,25), moluscos (R^2 múltiple = 0,83, R^2 ajustado = 0,55 y %PE = 232,81) y frutos (R^2 múltiple = 0,85, R^2 ajustado = 0,51 y %PE = 83,66). Aunque los modelos para peces (R^2 múltiple = 0,64, R^2 ajustado = 0,03 y %PE = 97,62) y vegetales fueron regulares (R^2 múltiple = 0,39, R^2 ajustado = 0,25 y %PE = 400,61). Si bien el desempeño de los modelos del *subdataset* Metatheria es mejor que el del *dataset* completo, se considera que para la inferencia de metaterios fósiles es mejor usar el *dataset* completo ya que la ecología y morfología de los metaterios actuales no alcanza como modelo para explicar la ecología y morfología de los metaterios extintos (véase en Apéndice 6.5 los porcentajes inferidos para los fósiles utilizando los distintos *dataset*).

A todos los esparasodonta se les infiere una dieta animalívora (más del 50% de ítems de origen animal) utilizando el *dataset* completo. En el caso de los géneros “basales”, *Patene coloradensis* basaría su dieta en artrópodos (58,62%, Tab. 6.3), mientras que *cf. Nemolestes* sp. y *Stylocynus paranensis* consumirían mayoritariamente carne de vertebrados (37,88 y 33,64% respectivamente, Tab. 6.3) complementando su dieta con proporciones semejantes de artrópodos y frutas (~20%, Tab. 6.3). Dentro de los Hathliacynidae, un 50% de las especies consumen más de un 50% de vertebrados y complementa su dieta con artrópodos y frutos (*i.e.* *Acyon* spp., *Cladosictis patagonica*, *Pseudonotictis pusillus* y *Sipalocyon obusta*, Tab. 6.3) mientras que la otra mitad si bien consumen principalmente vertebrados también se alimentan de proporciones importantes de artópodos (*i.e.*, *Borhyaenidium riggsi*, *Cladosictis centralis*,

Notogale mitis, *Perathereutes pungens* y *Sipalocyon gracilis*, Tab. 6.3). Finalmente, *Pseudothylacynus rectus* consumiría un 58,17% de vertebrados, complementando su dieta con artrópodos y futos (Tab. 6.3), mientras que los restantes *Borhyaenoidea* (i.e., *Acrocyon sectorius*, *Arctodictis* spp., *Arminiheringia auceta*, *Borhyaena tuberata*, *Callistoe vincei*, *Lycopsis viverensis*, *Pharsophorus lacerans*, *Prothylacynus patagonicus* y *Thylacosmilus atrox*) consumirían más de un 72% de vertebrados y complementarían su dieta con ítems vegetales (Tab. 6.3).

TABLA 6.3. Porcentajes de ítems inferidos consumidos para Sparassodonta utilizando el dataset completo

	Vertebrados	Peces	Artrópodos	Moluscos	Frutos	Vegetales
<i>Acrocyon sectorius</i>	75,61	6,41	0,60	0,30	9,71	7,36
<i>Acyon herrerae</i>	61,90	3,75	13,05	0,59	13,06	7,65
<i>Acyon myctoderos</i>	71,55	4,57	6,25	0,31	10,30	7,02
<i>Arctodictis munizi</i>	77,34	6,04	0,00	0,46	8,66	7,49
<i>Arctodictis sinclairi</i>	77,46	6,41	0,00	0,25	9,01	6,87
<i>Arminiheringia auceta</i>	76,76	3,07	0,00	0,29	12,04	7,84
<i>Borhyaena tuberata</i>	77,92	4,60	0,00	0,34	9,59	7,55
<i>Borhyaenidium riggsi</i>	49,89	1,65	30,70	0,56	10,55	6,67
<i>Callistoe vincei</i>	76,44	5,54	0,00	0,34	8,65	9,03
<i>Cladosictis centralis</i>	42,09	4,17	28,31	0,44	15,99	9,00
<i>Cladosictis patagonica</i>	61,67	2,67	13,67	0,42	14,30	7,27
<i>Lycopsis viverensis</i>	67,03	7,79	2,94	0,37	12,87	9,00
<i>cf Nemolestes</i> sp.	37,88	7,82	22,49	0,62	19,61	11,59
<i>Notogale mitis</i>	47,74	2,16	30,39	0,58	12,60	6,51
<i>Patene coloradensis</i>	13,55	7,80	58,62	0,47	16,12	3,44
<i>Perathereutes pungens</i>	43,86	0,00	30,45	0,29	17,40	8,00
<i>Pharsophorus lacerans</i>	67,82	4,88	0,00	0,41	22,05	4,85
<i>Prothylacynus patagonicus</i>	68,67	4,13	3,36	0,60	15,88	7,35
<i>Pseudonotictis pusillus</i>	53,13	0,00	22,25	0,52	18,92	5,17
<i>Pseudothylacynus rectus</i>	56,14	2,03	16,65	0,62	16,07	8,49
<i>Sipalocyon gracilis</i>	43,93	0,00	26,70	0,40	20,82	8,16
<i>Sipalocyon obusta</i>	51,99	0,00	19,04	0,31	21,02	7,64
<i>Stylacynus paranensis</i>	33,64	11,05	19,72	0,47	22,68	12,45
<i>Thylacosmilus atrox</i>	81,54	3,10	0,00	0,09	6,24	9,02

En el caso de los Didelphimorphia, hay especies que se les infiere una dieta basada mayoritariamente en artrópodos y complementada con frutos (e.g., *Didelphis crucialis*, *Lutreolina tracheia*, *Thylatheridium cristatum* y *Thylatheridium pascuali*, Tab. 6.4), otras especies

que consumirían principalmente artrópodos complementado con partes similares de vertebrados y frutos (e.g., *Hyperdidelphys pattersoni*, *Hyperdidelphys parvula*, *Lutreolina biforata*, *Sparassocynus bahiai* y *Thylophorops chapalmalensis*, Tab. 6.4) y otras especies que consumirían principalmente vertebrados y artrópodos (e.g., *Hyperdidelphys inexpectata*, *Sparassocynus derivatus* y *Thylophorops perplanus*, Tab. 6.4).

TABLA 6.4. Porcentajes de ítems inferidos consumidos para Didelphimorphia utilizando el *dataset* completo

	Vertebrados	Peces	Artrópodos	Moluscos	Frutos	Vegetales
Didelphidae indet.	49,44	2,77	23,63	0,00	18,38	5,78
<i>Didelphis crucialis</i>	11,69	3,57	51,89	0,23	23,02	9,60
<i>Hyperdidelphys inexpectata</i>	25,09	4,01	42,89	0,41	19,93	7,66
<i>Hyperdidelphys parvula</i>	22,71	3,67	43,91	0,41	20,46	8,82
<i>Hyperdidelphys pattersoni</i>	14,40	7,30	52,45	0,21	15,47	10,17
<i>Lutreolina biforata</i>	14,65	1,83	54,47	0,28	19,09	9,68
<i>Lutreolina tracheia</i>	9,23	3,37	61,90	0,30	18,55	6,64
<i>Sparassocynus bahiai</i>	23,94	2,91	48,76	0,47	22,38	1,54
<i>Sparassocynus derivatus</i>	38,08	5,45	32,96	0,21	19,56	3,74
<i>Sparassocynus</i> sp.	32,63	4,36	38,46	0,18	20,73	3,63
<i>Sparassocynus</i> sp.	26,28	0,00	51,00	0,39	16,53	5,81
<i>Sparassocynus</i> sp.	22,27	10,89	42,71	0,23	20,27	3,62
<i>Thylatheridium cristatum</i>	14,60	3,01	55,38	0,15	21,16	5,70
<i>Thylatheridium pascuali</i>	0,00	3,96	60,26	0,95	34,83	0,00
<i>Thylatheridium</i> sp.	1,86	1,96	67,33	0,92	27,72	0,22
<i>Thylatheridium</i> sp.	15,03	5,24	58,51	0,13	14,60	6,49
<i>Thylophorops</i> sp.	14,34	1,71	41,75	0,45	27,39	14,36
<i>Thylophorops chapalmalensis</i>	20,65	5,07	42,14	0,40	20,24	11,50
<i>Thylophorops perplanus</i>	26,59	7,67	39,56	0,08	16,27	9,84

Felidae. Utilizando el dataset solo con Carnivora se obtuvieron modelos regulares para la correlación con los porcentajes consumidos de vertebrados no peces (R^2 múltiple = 0,57, R^2 ajustado = 0,55 y %PE = 764,42) y artrópodos y otros invertebrados (R^2 múltiple = 0,41, R^2 ajustado = 0,39 y %PE = 248,41). Sin embargo, se obtuvieron modelos malos para los porcentajes consumidos de peces (R^2 múltiple = 0,08, R^2 ajustado = 0,06 y %PE = 383,4), moluscos (R^2 múltiple = 0,02, R^2 ajustado = 0,01 y %PE = 242,00), frutos (R^2 múltiple = 0,17, R^2 ajustado = 0,11 y %PE = 1520,17) y otros restos vegetales (R^2 múltiple = 0,03, R^2 ajustado = 0,02 y %PE = 2213,19). Por otro lado, utilizando el dataset solo con Felidae, se obtuvieron modelos regulares para artrópodos (R^2 múltiple = 0,59, R^2 ajustado = 0,53 y %PE = 10,46) y vegetales (R^2 múltiple = 0,54,

R^2 ajustado = 0,48 y %PE = 68,87). Sin embargo, se obtuvieron modelos malos para vertebrados (R^2 múltiple = 0,17, R^2 ajustado = 0,10 y %PE = 13,05), peces (R^2 múltiple = 0,02, R^2 ajustado = -0,15 y %PE = 65,45) y frutos (R^2 múltiple = 0,22, R^2 ajustado = 0,09 y %PE = 3,4). Los modelos de Carnivora para vertebrados y peces tuvo mejor ajuste, mientras que los modelos de Felidae para artrópodos, frutos y vegetales tuvieron mejores ajustes y además el %PE fue menor para todos los ítems. Dado que los félidos actuales no poseen una gran variación de dieta, los modelos utilizando exclusivamente félidos actuales tendría inconvenientes para detectar si en los fósiles alguna especie se escapa al patrón actual. Por dicha razón, la dieta de félidos fósiles es inferida a partir del *subdataset* Carnivora (véase en Apéndice 6.6 los porcentajes inferidos para los fósiles utilizando los distintos *dataset*). Todos los félidos extintos se infieren que basarían su dieta en carne de vertebrados (porcentajes mayores a 81%, Tab. 6.5) complementando su dieta con porcentajes bajos de vegetales (Tab. 6.5).

TABLA 6.5. Porcentajes de ítems inferidos consumidos para Felidae utilizando el *subdataset* Carnivora

	Vertebrados	Peces	Artrópodos	Frutos	Vegetales
Felidae indet.	84,48	0,71	0,00	0,00	10,19
<i>Leopardus</i> sp.	81,83	0,00	0,00	0,00	12,82
<i>Leopardus vorohuensis</i>	85,33	0,71	0,00	0,00	9,46
<i>Panthera onca mesembrina</i>	83,48	2,96	0,00	0,00	8,83
<i>Smilodon fatalis</i>	85,16	1,88	0,00	0,00	7,35
<i>Smilodon populator</i>	84,01	1,53	0,00	0,00	8,91
<i>Smilodon</i> sp.	83,80	1,47	0,00	0,00	9,41
<i>Smilodon</i> sp.	85,69	0,00	0,00	0,00	8,18

Canidae. Además del *dataset* de Carnivora, mencionado más arriba, se utilizó el *subdataset* con los cánidos exclusivamente. Con dicho *subdataset* se obtuvieron buenos modelos para vertebrados (R^2 múltiple = 0,72, R^2 ajustado = 0,68 y %PE = 244,33) y artrópodos (R^2 múltiple = 0,76, R^2 ajustado = 0,72 y %PE = 109,51). Mientras que se obtuvieron modelos regulares para frutos (R^2 múltiple = 0,35, R^2 ajustado = 0,30 y %PE = 230,99) y vegetales (R^2 múltiple = 0,47, R^2 ajustado = 0,39 y %PE = 214,76). Sin embargo, se obtuvieron malos modelos para peces (R^2 múltiple = 0,03, R^2 ajustado = -0,08 y %PE = 28,89) y moluscos (R^2 múltiple = 0,04, R^2 ajustado = 0,001 y %PE = 35,59). Excluyendo a peces y moluscos, que son ítems minoritarios en todas las especies de cánidos, en el resto de los ítems se obtuvieron mejores modelos de regresión utilizando el *subdataset* de Canidae por lo que se utilizará este mismo para inferir en los fósiles (véase en Apéndice 6.7 los porcentajes inferidos para los fósiles utilizando los distintos *dataset*). Entre los taxones extintos hay algunos que se infieren especializados en la carne de vertebrados, la cuál supera el 75% de sus respectivas dietas (e.g., *Canis dirus*, "*Canis*" *gezi*, *Procyon* spp. y *Theriodictis*, Tab. 6.6) y otros que si bien la carne de vertebrados es el ítem

mayoritario también consumen artrópodos y material de origen vegetal (e.g., *Dusicyon australis*, *Dusicyon avus*, *Lycalopex cultridens* y *Lycalopex ensenadensis*, Tab. 6.6).

TABLA 6.6. Porcentajes de ítems inferidos consumidos para Canidae utilizando el *subdataset* Canidae

	Vertebrados	Peces	Artrópodos	Moluscos	Frutos	Vegetales
Canidae indet.	54,33	0,13	12,18	0,27	27,92	5.17
<i>Canis dirus</i>	84,12	0,03	0,00	0,12	10,33	5.41
" <i>Canis</i> " <i>gezi</i>	77,00	0,13	0,00	0,13	19,03	3.70
<i>Cerdocyon</i> sp.	14,08	0,09	34,51	0,31	35,45	15.57
<i>Dusicyon australis</i>	59,89	0,00	15,88	0,19	18,42	5.62
<i>Dusicyon avus</i>	57,85	0,04	12,27	0,20	21,11	8.53
<i>Lycalopex cultridens</i>	40,99	0,18	25,58	0,25	22,91	10.08
<i>Lycalopex ensenadensis</i>	44,29	0,18	22,73	0,25	25,69	6.87
<i>Lycalopex</i> sp.	35,03	0,27	38,84	0,15	15,40	10.31
<i>Lycalopex</i> sp.	60,00	0,27	9,70	0,25	19,19	10.60
<i>Lycalopex</i> sp.	39,21	0,70	52,51	0,22	0,00	7.36
<i>Lycalopex</i> sp.	53,29	0,46	32,76	0,05	0,00	13.44
<i>Lycalopex</i> sp.	58,37	0,00	11,74	0,25	27,29	2.35
<i>Protocyon orocualensis</i>	82,71	0,00	0,00	0,11	10,50	6.68
<i>Protocyon tarijensis</i>	87,21	0,49	0,90	0,08	6,92	4.39
<i>Protocyon troglodytes</i>	91,51	0,44	0,00	0,09	6,66	1.30
<i>Protocyon</i> sp.	90,51	0,43	0,00	0,12	8,93	0.00
<i>Theriodictis platensis</i>	80,69	0,50	7,97	0,10	6,15	4.59
<i>Theriodictis</i> sp.	90,84	0,52	0,00	0,12	8,52	0.00
<i>Theriodictis</i> sp.	85,70	0,00	0,00	0,15	14,15	0.00

Ursidae. Además del dataset de Carnivora, mencionado más arriba, se utilizó el *subdataset* con los Arctoidea exclusivamente. Con dicho *subdataset* se obtuvo un modelo bueno para vertebrados (R^2 múltiple = 0,86, R^2 ajustado = 0,84 y %PE = 209,24) y un modelo regular para artrópodos (R^2 múltiple = 0,52, R^2 ajustado = 0,47 y %PE = 273,59). Sin embargo, se obtuvieron malos modelos para peces (R^2 múltiple = 0,19, R^2 ajustado = 0,10 y %PE = 274,17), moluscos (R^2 múltiple = 0,19, R^2 ajustado = 0,16 y %PE = 502,98), frutos (R^2 múltiple = 0,25, R^2 ajustado = 0,20 y %PE = 461,70) y vegetales (R^2 múltiple = 0,03, R^2 ajustado = 0,01 y %PE = 397,81). Los modelos que se realizaron a partir de este *subdataset* mostraron un mejor desempeño que al utilizar el dataset de Carnivora, por lo que se prefirió al inferir la dieta de los osos extintos (véase en Apéndice 6.8 los porcentajes inferidos para los fósiles utilizando los distintos dataset). Vale aclarar que si bien se exploró la posibilidad de realizar los análisis con un *subdataset* que solo incluya los osos, teniendo en cuenta que solo existen 8 especies actualmente se consideró que el n era muy bajo. La dieta de las especies de osos fósiles se

considera generalistas con iguales proporciones de ítems de origen animal como vegetal (Tab. 6.7).

TABLA 6.7. Porcentajes de ítems inferidos consumidos para Ursidae utilizando el *subdataset* Arctoidea

	Vertebrados	Peces	Artrópodos	Moluscos	Frutos	Vegetales
<i>Arctodus</i> sp.	54,19	0,50	0,00	0,00	41,47	3.84
<i>Arctotherium angustidens</i>	40,82	6,19	2,37	0,00	45,71	4.91
<i>Arctotherium bonariense</i>	33,50	6,36	10,92	0,00	45,11	4.11
<i>Arctotherium tarijense</i>	44,20	3,87	0,00	0,00	46,95	4.99
<i>Arctotherium vetustum</i>	44,93	2,96	0,00	0,00	48,10	4.01
<i>Arctotherium wingei</i>	46,11	0,00	8,49	0,00	40,98	4.42
<i>Arctotherium</i> sp.	49,86	1,46	1,36	0,00	43,32	4.00
<i>Arctotherium</i> sp.	32,81	5,95	9,13	0,00	48,18	3.93
<i>Arctotherium</i> sp.	28,30	5,86	9,04	0,00	52,32	4.48

Musteloidea. Además de los *datasets* de Carnivora y Arctoidea, mencionados más arriba, se utilizó el *subdataset* con los Musteloidea exclusivamente. Con dicho *subdataset* se obtuvo un modelo bueno para vertebrados (R^2 múltiple = 0,90, R^2 ajustado = 0,88 y %PE = 78,76) y modelos regulares para artrópodos (R^2 múltiple = 0,65, R^2 ajustado = 0,57 y %PE = 218,26) y frutos (R^2 múltiple = 0,54, R^2 ajustado = 0,47 y %PE = 125,86). Sin embargo, se obtuvieron modelos malos para peces (R^2 múltiple = 0,29, R^2 ajustado = 0,13 y %PE = 166,73), moluscos (R^2 múltiple = 0,26, R^2 ajustado = 0,21 y %PE = 236,04) y vegetales (R^2 múltiple = 0,10, R^2 ajustado = 0,06 y %PE = 191,00). Los modelos que se realizaron a partir de este *subdataset* mostraron un mejor desempeño que al utilizar el *dataset* de Carnivora o Arctoidea, por lo que se prefirió al inferir la dieta de los musteloideos extintos (véase en Apéndice 6.9 los porcentajes inferidos para los fósiles utilizando los distintos *dataset*).

En el caso de los Mephitidae, se infirió dietas generalistas para *Conepatus mercedensis* y *C. primaevus* con similares proporciones de vertebrados, invertebrados y restos vegetales, aunque siendo levemente mayores los valores de invertebrados (Tab. 6.8). En el caso de los Mustelidae, para los fósiles representantes de los géneros *Galictis* y *Lyncodon* se infirieron dietas basadas en carne de vertebrados, en algunos casos complementado con valores bajos de invertebrados o frutos (Tab. 6.8). Por último, para la mayoría de los Procyonidae se infirieron dietas con iguales proporciones de vertebrados y frutas, complementando con menores proporciones de invertebrados (e.g., *Chapalmalania* spp., *Cyonasua argentina*, *C. brevirostris* y *C. lutaria*, Tab. 6.8). Mientras que para *Cyonasua groeberi* se estimó que los invertebrados y los frutos serían los ítems mayoritarios (Tab. 6.8) y para *Cyonasua pascuali* el ítem prioritario sería la carne de vertebrados exclusivamente (Tab. 6.8).

TABLA 6.8. Porcentajes de ítems inferidos consumidos para Musteloidea utilizando el *subdataset* Musteloidea

	Vertebrados	Peces	Artrópodos	Moluscos	Frutos	Vegetales
<i>Conepatus mercedensis</i>	31,17	0,00	37,49	3,00	23,37	4,97
<i>Conepatus primaevus</i>	12,49	4,66	44,53	0,00	31,71	6,61
<i>Conepatus</i> sp.	55,52	0,00	3,91	0,00	33,46	7,11
<i>Conepatus</i> sp.	14,78	7,82	36,59	0,00	33,20	7,62
<i>Galictis</i> sp.	80,69	0,00	17,57	0,50	0,00	1,24
<i>Galictis</i> sp.	97,27	0,00	0,81	0,52	0,00	1,40
<i>Galictis</i> sp.	96,83	0,00	0,00	0,05	1,49	1,64
<i>Galictis</i> sp.	72,77	9,20	0,00	4,26	11,81	1,97
<i>Lyncodon bosei</i>	97,61	0,28	0,00	0,00	0,00	2,12
<i>Lyncodon</i> sp.	76,82	0,00	19,35	0,41	2,27	1,15
<i>Chapalmalania</i>	35,61	5,90	17,34	1,24	37,05	2,85
<i>altaefrontis</i>						
<i>Chapalmalania</i>	34,48	8,51	14,27	0,91	38,45	3,39
<i>ortognatha</i>						
<i>Cyonasua argentina</i>	37,35	0,00	19,90	1,00	36,79	4,96
<i>Cyonasua brevirostris</i>	34,03	1,29	16,77	1,25	42,43	4,23
<i>Cyonasua groeberi</i>	28,63	0,00	30,75	1,69	35,33	3,60
<i>Cyonasua lutaria</i>	34,72	3,91	24,63	3,29	30,19	3,27
<i>Cyonasua pascuali</i>	72,79	0,00	0,00	1,12	20,54	5,55
<i>Cyonasua</i> sp.	43,64	0,00	11,88	0,00	39,16	5,31
<i>Cyonasua</i> sp.	34,17	0,00	29,74	2,18	29,52	4,39
Procyonidae indet.	17,69	0,00	44,44	2,44	31,86	3,57

6.3.4. Inferencia de la masa corporal de los taxones fósiles

Metatheria. Utilizando el *dataset* completo se obtuvo un buen modelo de PGLS entre el tamaño del centroide del molar y la masa corporal de los taxones actuales, aunque con un porcentaje de error elevado ($R^2 = 0,80$ %PE = 102,01). En cambio, al utilizar el *subdataset* Metatheria el ajuste fue mejor y error disminuyó ($R^2 = 0,97$ %PE = 37,18), por lo que se tomará este modelo para inferir en los fósiles (véase en Apéndice 6.10 las masas corporales inferidas para los fósiles utilizando los distintos *dataset*).

A todos los esparasodonta se les infirieron masas corporales que van desde 690g hasta 69Kg (Tab. 6.9). En el caso de los géneros “basales”, *Patene coloradensis* tendría una talla pequeña (690g, Tab. 6.9), cf. *Nemolestes* sp. tendría una talla mediana (7,02Kg, Tab. 6.9) y *Stylocynus paranensis* tendría una talla grande (23,59Kg, Tab. 6.9). Dentro de los Hathliacynidae, la mayoría tendría masas pequeñas registrándose solo tres especies de talla mediana: *Cladosictis patagónica* con 7,14Kg, *Acyon herrerae* con 9,37Kg y *Acyon myctoderos* con 14,13Kg (Tab. 6.9).

Finalmente, los Borhyaenoidea tendrían masas grandes desde 17,04Kg para *Lycopsis viverensis* hasta 69,01Kg para *Arctodictis munizi* (Tab. 6.9).

TABLA 6.9. Masa corporal inferida con su intervalo de confianza para Sparassodonta utilizando el subdataset Metatheria

	Masa corporal	Intervalo de confianza	
		Límite inferior	Límite superior
<i>Acrocyon sectorius</i>	25,55	16,42	39,76
<i>Acyon herrerae</i>	9,37	6,55	13,41
<i>Acyon myctoderos</i>	14,13	9,54	20,91
<i>Arctodictis munizi</i>	69,01	40,67	117,12
<i>Arctodictis sinclairi</i>	36,02	22,47	57,73
<i>Arminiheringia auceta</i>	50,55	30,62	83,47
<i>Borhyaena tuberosa</i>	48,00	29,20	78,90
<i>Borhyaenidium riggsi</i>	3,01	2,29	3,96
<i>Callistoe vincei</i>	36,55	22,77	58,66
<i>Cladosictis centralis</i>	4,79	3,53	6,51
<i>Cladosictis patagonica</i>	7,14	5,10	10,01
<i>Lycopsis viverensis</i>	17,04	11,33	25,62
<i>cf Nemolestes</i> sp.	7,02	5,02	9,82
<i>Notogale mitis</i>	4,13	3,07	5,55
<i>Patene coloradensis</i>	0,69	0,57	0,84
<i>Perathereutes pungens</i>	1,64	1,30	2,07
<i>Pharsophorus lacerans</i>	33,66	21,12	53,63
<i>Prothylacynus patagonicus</i>	25,97	16,67	40,48
<i>Pseudonotictis pusillus</i>	1,21	0,97	1,50
<i>Pseudothylacynus rectus</i>	19,56	12,86	29,76
<i>Sipalocyon gracilis</i>	2,77	2,12	3,62
<i>Sipalocyon obusta</i>	2,52	1,94	3,27
<i>Stylocynus paranensis</i>	23,59	15,27	36,47
<i>Thylacosmilus atrox</i>	24,41	15,75	37,85

En el caso de los Didelphimorphia, todas las especies extintas tendrían masas pequeñas (Tab. 6.10). Los géneros *Didelphis* e *Hyperdidelphys* tendrían masas que rondan entre 1 y 2Kg, mientras que las especies de *Lutreolina* pesarían entre 500g y 1Kg aproximadamente (Tab. 6.10). El género *Thylatheridium* abarcaría las especies más chicas (de las inferidas en este estudio), con masas entre 200 y 400g (Tab. 6.10). En el otro extremo, el género *Thylacophorops* se alcanzarían las masas más grandes, estimándose masas desde 2 hasta 5Kg (Tab. 6.10). Por último, el género *Sparassocynus* poseerían masas entre 550 y 790g (Tab. 6.10).

TABLA 6.10. Masa corporal inferida con su intervalo de confianza para Didelphimorphia utilizando el *subdataset* Metatheria

	Masa corporal	Intervalo de confianza	
		Límite inferior	Límite superior
Didelphidae indet.	0,68	0,55	0,82
<i>Didelphis crucialis</i>	1,94	1,52	2,48
<i>Hyperdidelphys inexpectata</i>	2,26	1,75	2,91
<i>Hyperdidelphys parvula</i>	1,84	1,45	2,34
<i>Hyperdidelphys pattersoni</i>	1,01	0,82	1,25
<i>Lutreolina biforata</i>	1,24	0,99	1,54
<i>Lutreolina tracheia</i>	0,53	0,44	0,64
<i>Sparassocynus bahiai</i>	0,64	0,53	0,78
<i>Sparassocynus derivatus</i>	0,68	0,56	0,83
<i>Sparassocynus</i> sp.	0,56	0,46	0,68
<i>Sparassocynus</i> sp.	0,79	0,65	0,97
<i>Sparassocynus</i> sp.	0,76	0,62	0,93
<i>Thylatheridium cristatum</i>	0,40	0,33	0,48
<i>Thylatheridium pascuali</i>	0,21	0,17	0,25
<i>Thylatheridium</i> sp.	0,35	0,29	0,43
<i>Thylatheridium</i> sp.	0,41	0,34	0,50
<i>Thylophorops</i> sp.	5,10	3,74	6,96
<i>Thylophorops chapalmalensis</i>	5,05	3,70	6,88
<i>Thylophorops perplanus</i>	2,28	1,76	2,93

Felidae. Utilizando el *dataset* solo con Carnivora se obtuvo un buen modelo, aunque con un porcentaje de error elevado ($R^2 = 0,78$ y %PE = 132,23). En cambio, al utilizar el *subdataset* Felidae el ajuste fue mejor y error disminuyó ($R^2 = 0,95$ %PE = 13,56), por lo que se tomará este modelo para inferir en los fósiles (véase en Apéndice 6.11 las masas corporales inferidas para los fósiles utilizando los distintos *dataset*). Se infirieron masas de 4Kg para *Leopardus vorohuensis*, ~200kg para *Panthera onca mesembrina* y entre 230 y 297Kg para las especies de *Smilodon* (Tab. 6.11).

TABLA 6.11. Masa corporal inferida con su intervalo de confianza para Felidae utilizando el *subdataset* Felidae

	Masa corporal	Intervalo de confianza	
		Límite inferior	Límite superior
Felidae indet.	4,53	4,02	5,10
<i>Leopardus</i> sp.	3,65	3,21	4,16
<i>Leopardus vorohuensis</i>	4,01	3,54	4,54
<i>Panthera onca</i> <i>mesembrina</i>	198,84	151,97	260,16
<i>Smilodon fatalis</i>	296,59	219,89	400,05
<i>Smilodon populator</i>	231,34	174,79	306,17
<i>Smilodon</i> sp.	241,04	181,56	320,02
<i>Smilodon</i> sp.	217,44	165,07	286,42

Canidae. Además del *dataset* de Carnivora, mencionado arriba, se utilizó el *subdataset* con los cánidos exclusivamente con el que se obtuvo un buen modelo ($R^2 = 0,74$ y %PE = 20,73). Si bien, los R^2 se asemejan, el error utilizando solamente los cánidos es mejor por lo que se prefirió ese modelo para inferir en los fósiles (véase en Apéndice 6.12 las masas corporales inferidas para los fósiles utilizando los distintos *dataset*). Dentro de los cánidos de tamaño pequeño/mediano estarían los *Lycalopex cultridens* y *L. ensenadensis* (masas entre 5 y 7Kg) y los *Dusicyon australis* y *D. avus* (masas entre 12 y 14Kg, Tab. 6.12). El resto de las especies serían de tamaño grande. Las especies del género *Protocyon* pesarían entre 25 y 35Kg, “*Canis*” *gezi* y *Theriodictis platensis* tendrían una masa de ~40Kg, mientras que *Canis dirus* superaría los 55Kg (Tab. 6.12).

TABLA 6.12. Masa corporal inferida con su intervalo de confianza para Canidae utilizando el *subdataset* Canidae

	Masa corporal	Intervalo de confianza	
		Límite inferior	Límite superior
Canidae indet.	8,57	7,21	10,20
<i>Canis dirus</i>	55,85	33,80	92,27
<i>"Canis" gezi</i>	39,49	25,65	60,80
<i>Cerdocyon sp.</i>	6,05	5,17	7,09
<i>Dusicyon australis</i>	12,06	9,73	14,94
<i>Dusicyon avus</i>	13,91	10,98	17,61
<i>Lycalopex cultridens</i>	5,71	4,87	6,69
<i>Lycalopex ensenadensis</i>	6,74	5,75	7,91
<i>Lycalopex sp.</i>	7,33	6,23	8,63
<i>Lycalopex sp.</i>	6,41	5,47	7,52
<i>Lycalopex sp.</i>	7,01	5,97	8,23
<i>Lycalopex sp.</i>	7,08	6,03	8,32
<i>Lycalopex sp.</i>	8,05	6,81	9,53
<i>Protocyon orocualensis</i>	25,54	18,08	36,08
<i>Protocyon tarijensis</i>	34,78	23,17	52,19
<i>Protocyon troglodytes</i>	29,72	20,43	43,25
<i>Protocyon sp.</i>	30,78	21,01	45,09
<i>Theriodictis platensis</i>	41,67	26,77	64,85
<i>Theriodictis sp.</i>	24,85	17,68	34,92
<i>Theriodictis sp.</i>	34,43	22,99	51,58

Ursidae. Además del *dataset* de Carnivora, mencionado más arriba, se utilizó el *subdataset* con los Arctoidea exclusivamente con el que se obtuvo un buen modelo ($R^2 = 0,81$ y %PE = 130,24). Si bien, los %PE se asemejan, el R^2 utilizando solamente los arctoideos es mejor por lo que se prefirió ese modelo para inferir en los fósiles (véase en Apéndice 6.13 las masas corporales inferidas para los fósiles utilizando los distintos *dataset*). Dentro de los osos extintos existirían especies más pequeñas como *Arctotherium wingei* (111,79Kg) y *A. vetustum* (161,89Kg) y otras con tamaño mucho mayor como *A. tarijense* (253,02Kg), *A. bonariense* (349,54Kg) y *A. angustidens* (519,23Kg, Tab. 6.13).

TABLA 6.13. Masa corporal inferida con su intervalo de confianza para Ursidae utilizando el *subdataset* Arctoidea

	Masa corporal	Intervalo de confianza	
		Límite inferior	Límite superior
<i>Arctodus</i> sp.	205,10	122,24	344,14
<i>Arctotherium angustidens</i>	519,23	278,06	969,60
<i>Arctotherium bonariense</i>	349,54	195,96	623,49
<i>Arctotherium tarijense</i>	253,02	147,22	434,84
<i>Arctotherium vetustum</i>	161,89	99,11	264,45
<i>Arctotherium wingei</i>	111,79	71,34	175,16
<i>Arctotherium</i> sp.	302,06	172,21	529,79
<i>Arctotherium</i> sp.	521,42	279,09	974,16
<i>Arctotherium</i> sp.	634,03	331,73	1211,81

Musteloidea. Además de los *datasets* de Carnivora y Arctoidea, mencionados arriba, se utilizó el *subdataset* con los Musteloidea exclusivamente con el que se obtuvo un buen modelo ($R^2 = 0,82$ y $\%PE = 211,45$). Si bien, los R^2 se asemejan, el $\%PE$ utilizando solamente los arctoideos es mejor por lo que se prefirió ese modelo para inferir en los fósiles (véase en Apéndice 6.14 las masas corporales inferidas para los fósiles utilizando los distintos *dataset*).

En el caso de los Mephitidae, se infirió masas cercanas a 3Kg para *Conepatus mercedensis* y *C. primaevus* (Tab. 6.14). En el caso de los Mustelidae, para los fósiles representantes de los géneros *Galictis* y *Lyncodon* se infirieron masas entre 1 y 3,5Kg (Tab. 6.14). Por último, para los Procyonidae se infirieron masas entre 2 y 9Kg para las especies de *Cyonasua* y masas entre 22 y 36Kg para las especies de *Chapalmalania* (Tab. 6.14).

TABLA 6.14. Masa corporal inferida con su intervalo de confianza para Musteloidea utilizando el *subdataset* Musteloidea

	Masa corporal	Intervalo de confianza	
		Límite inferior	Límite superior
<i>Conepatus mercedensis</i>	2,94	2,46	3,51
<i>Conepatus primaevus</i>	2,84	2,38	3,39
<i>Conepatus</i> sp.	2,31	1,92	2,78
<i>Conepatus</i> sp.	2,87	2,40	3,43
<i>Galictis</i> sp.	1,10	0,88	1,38
<i>Galictis</i> sp.	3,00	2,52	3,59
<i>Galictis</i> sp.	2,33	1,94	2,80
<i>Galictis</i> sp.	3,59	3,01	4,28
<i>Lyncodon bosei</i>	0,93	0,73	1,18
<i>Lyncodon</i> sp.	1,31	1,06	1,63
<i>Chapalmalania altaefrontis</i>	22,24	16,81	29,42
<i>Chapalmalania ortognatha</i>	35,42	25,58	49,05
<i>Cyonasua argentina</i>	4,87	4,07	5,82
<i>Cyonasua brevirostris</i>	8,91	7,25	10,94
<i>Cyonasua groeberi</i>	7,19	5,93	8,72
<i>Cyonasua lutaria</i>	7,21	5,94	8,74
<i>Cyonasua pascuali</i>	2,33	1,94	2,80
<i>Cyonasua</i> sp.	7,21	5,94	8,75
<i>Cyonasua</i> sp.	3,29	2,76	3,92
Procyonidae indet.	6,13	5,09	7,38

6.3.5. Cambios faunísticos entre el Huayqueriense y Chapadmalalense

Los gráficos evidencian que los esparasodontes, didélfidos y placentarios carnívoros que convivieron durante el lapso Huayqueriense – Chapadmalalense no se solapan en el “ecoespacio” (Fig. 6.12). Los análisis de *nearest neighbours* devolvieron $R > 1$ para los tres Pisos/Edades por lo que habría un patrón de distribución hiper-disperso, aunque en ningún caso se puede descartar la hipótesis nula de patrón aleatorio (Tab. 6.15). Incluso al agregar taxones con procedencia estratigráfica dudosa, los resultados no cambiaron.

TABLA 6.15. Análisis de patrón de puntos de *nearest neighbours*

	Distancia media	Distancia esperada	R	P
Huayqueriense	0,48	0,44	1,11	0,46
Montehermosense	0,54	0,44	1,23	0,16
Chapadmalalense	0,48	0,47	1,01	0,92

R, índice entre la distancia al vecino más cercano observada y la esperada por azar. *P*, probabilidad de cada análisis (ninguno es significativo, con $p < 0,1$)

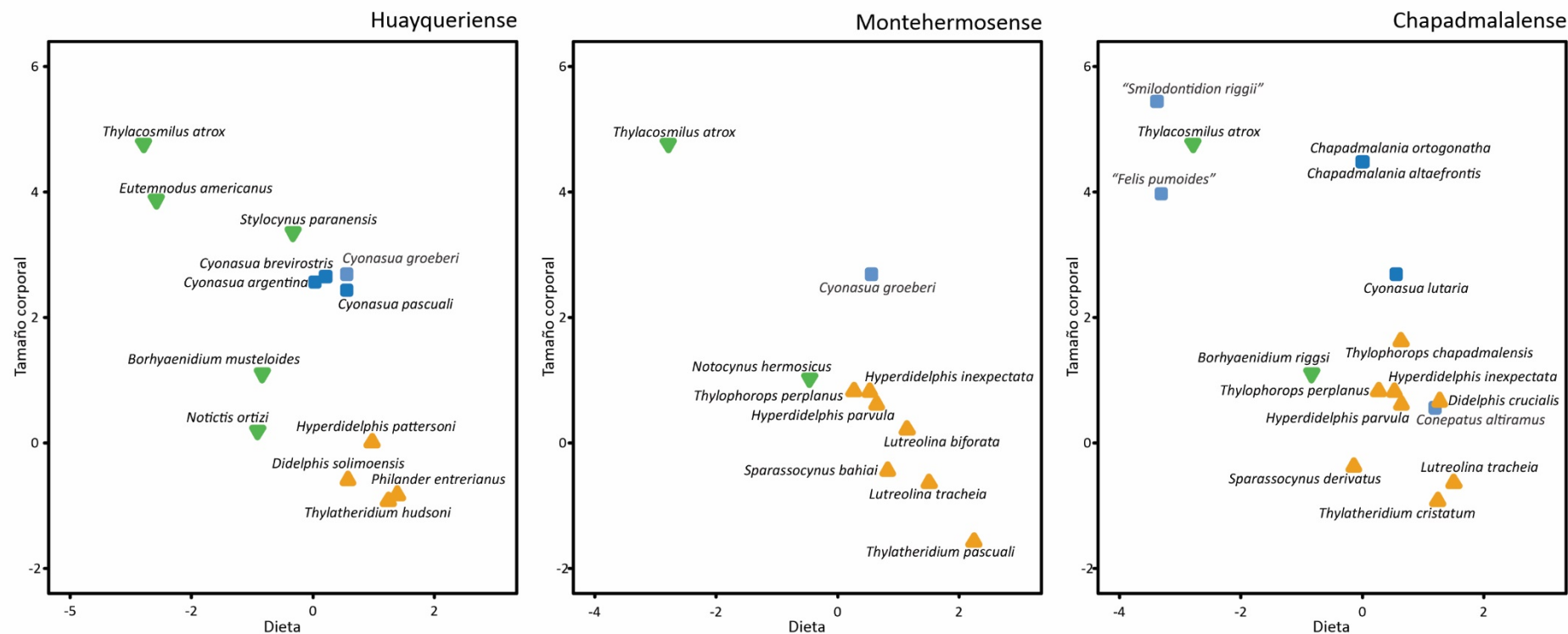


FIGURA 6.12. "Ecoespacio" generado a partir del logaritmo natural del tamaño corporal y el PC1 de la dieta, mostrando la distribución de las especies para las tres ventanas temporales: Huayqueriense, Montehermosense y Chapadmalalense. Las especies con edad incierta se encuentran atenuados.

■ Carnivora; ▲ Didelphimorphia; ▼ Sparassodonta.

6.4. DISCUSIÓN

6.4.1. Relación entre los molares carnívoros y la dieta

En los diferentes resultados obtenidos en el presente capítulo se evidencia la fuerte correlación que existe entre la morfología del molar y las relaciones filogenéticas, sumándose a la evidencia discutida en capítulos previos especialmente el capítulo 4. En los gráficos del PCA (Figs. 6.1 y 6.2) se puede observar cómo los distintos clados ocupan un morfoespacio acotado. Además, en el RDA, se observa que la filogenia explica un alto porcentaje de la varianza total (91,81% si se la considera como única variable "externa"; disminuyendo a 42,60% si se excluye lo explicado en conjunto por la dieta y el tamaño, Tab. 6.1). En el caso de la varianza de la forma de los molares carnívoros explicada por la dieta, esta se reduce cuando se excluye lo explicado en común junto a la filogenia tanto en el RDA como en el ANOVA filogenético (Tabs. 6.1 y 6.2). Esto significa que la dieta y la filogenia están actuando de forma conjunta, pero que la filogenia tiene un mayor impacto en la forma de estos molares, y que la variación de la dieta en la muestra estudiada está estructurada filogenéticamente. La correlación entre la filogenia y la morfología del molar inferior ya ha sido estudiada en otros trabajos (*e.g.*, Crusafont-Pairó y Truyols-Santonja, 1953, 1956; Van Valkenburgh, 1989; Van Valkenburgh y Koepfli, 1993; Meloro *et al.*, 2008; Meloro y Raia, 2010; Chemisquy *et al.*, 2015; Tarquini *et al.*, 2020). Por lo que ante el uso de la forma de los molares carnívoros para inferir la dieta de mamíferos extintos, es necesario considerar que la morfología molar no solo está influenciada por la dieta de los animales, sino que también se ve afectada por las trayectorias evolutivas que sesgan las inferencias (Kay y Hylander, 1978; Chemisquy *et al.*, 2015; Davis y Pineda Munoz, 2016; Tarquini *et al.*, 2020). Por lo que al tener en cuenta el patrón filogenético, la morfología molar representa un *proxy* eficiente para inferir la dieta de las especies fósiles. Por este motivo, los PGLS realizados con subconjuntos taxonómicos, como Canidae y Musteloidea, tienen generalmente mejor rendimiento (mayor R^2 y menor %PE).

Estudios previos han demostrado que existe una correlación entre la morfología de los molares inferiores y la dieta de los animales (*e.g.*, Crusafont-Pairó y Truyols-Santonja, 1953, 1956; Kay, 1975; Van Valkenburgh, 1989; Goin *et al.*, 1992; Van Valkenburgh y Koepfli, 1993; Strait, 1993; Evans *et al.*, 2005; Hogue y Ziazhakeri, 2010; Meloro y Raia, 2010; Prevosti *et al.*, 2013; Asahara *et al.*, 2016; Tarquini *et al.*, 2020). En el presente capítulo, se corroboró esta correlación tanto con los resultados del RDA como con el Procrustes ANOVA (49% de la variación del molar puede ser explicado por la dieta, Tabs. 6.1 y 6.2). Se puede evaluar de manera visual en el PCA (Fig. 6.1) por ejemplo como hacia los valores positivos del primer eje se observan molares con la cuchilla carnívora larga y alta, talónido reducido, paracristida dispuesta paralela al eje dentario (correspondiéndose con especies actuales que consumen un alto porcentaje de carne), mientras que hacia el extremo negativo la morfología es totalmente inversa y el porcentaje de carne en la dieta de dichos animales disminuye.

Resulta interesante remarcar como el PC2 tiene a separar hacia los valores positivos a Eutherios (Carnivora), asociado en sus valores extremos a molares de forma elíptica en vista oclusal y con coronas bajas, mientras que hacia valores negativos se ubican los Metatherios, asociado en sus valores extremos a molares de sección subcuadrangular en vista oclusal y con coronas más altas (Fig. 6.1). Esto es un ejemplo más de lo que se viene discutiendo acerca de la fuerte señal filogenética, pero además se puede asociar a un factor alimentario. Al observar exclusivamente a los representantes del orden Carnivora se puede observar que aquellos que tienen a tomar los valores más negativos del PC2 son por ejemplo la suricata *Suricata suricatta*, las mangostas enanas *Helogale spp.*, la mangosta amarilla *Cynictis penicillata*, la mangosta rayada *Mungos mungo*, el coatí de cola anillada *Nasua nasua*, el zorro orejudo *Otocyon megalotis*, mangosta de cola blanca *Ichneumia albicauda* (Fig. 6.2). Estas especies se suelen caracterizar por consumir un alto porcentaje de invertebrados en sus dietas, superando en muchos análisis el 75% de la composición total (Neal, 1970; Rood, 1975; Nel, 1978; Du Toit, 1980; Waser, 1980; MacDonald y Nel, 1986; Stuart y Stuart, 1998; Stuart *et al.*, 2003; Gilchrist *et al.*, 2009). En el caso del coatí si bien es considerado generalista, existen poblaciones donde la proporción de invertebrados consumida es la categoría mayoritaria (Alves-Costa *et al.*, 2004; Rodrigues, 2017). Estas especies suelen tener las cúspides del trigónido proporcionalmente altas y una larga cuchilla carnífera que le permite procesar la quitina de los insectos (Kay *et al.*, 1978; Ungar, 2010). En cuanto a los metaterios si bien existe un fuerte componente filogenético los análisis de dieta han demostrado que prácticamente todas las especies actuales poseen algún análisis donde el porcentaje de invertebrados supere el 50% (Apéndice 6.1), lo cual permite comprender porque a los metaterios fósiles se les suelen inferir también un porcentaje importante de invertebrados. Pero dado que entonces la forma de los molares no solo se asocia a la dieta, sino que también a la posición filogenética, contemplar solamente la forma resulta insuficiente y se ha visto como al incorporar también el tamaño del centroide de los molares mejora el rendimiento de las regresiones (Apéndice 6.4). Esto además ya se había discutido en el capítulo 3, al observar que el % de invertebrados era el único que se correlacionaba (y de forma negativa) con la masa corporal de los carnívoros actuales (Tab. 3.5) y en el capítulo 4, al observar que en las ramas de la filogenia que tenían cambios en el tamaño del molar también presentaban cambios en el porcentaje de invertebrados consumidos (Tabs. 4.2 y 4.3). La utilización de estimaciones de tamaño corporal conjunto a la morfología dental volvería las inferencias de dieta más sólidas (Christensen, 2014). Por un lado, las especies animalívoras que poseen una masa corporal pequeña, estarían limitados a alimentarse de insectos, siendo muy discutible cual es el tamaño límite (500g sugiere una autora, Christensen, 2014). Pero además, debido a limitaciones nutricionales, una alimentación basada en invertebrados se vuelve insostenible para especies por encima de 21,5kg (Carbone *et al.*, 1999).

6.4.2. Inferencia de la dieta en los taxones fósiles

Sparassodonta. Dentro de los Sparassodonta “basales”, *Patene coloradensis* basaría su dieta en artrópodos y otros invertebrados (~59% de su dieta, Tab. 6.3). Prevosti *et al.* (2013)

utilizando el índice RGA, clasifica las especies del género *Patene* como omnívoras. Sin embargo, el/las autor/as aclaran que existe una zona de superposición entre las categorías omnívoro y mesocarnívoro por lo que podrían llegar a ser mesocarnívoros, siendo esto consistente con lo observado en Zimicz (2012). Marshall (1977) propuso que las especies pertenecientes a este género serían parte del grupo de pequeños a medianos omnívoros/carnívoros, análogas a la comadreja colorada *Lutreolina* y al zorrino *Conepatus* actuales. Si bien se suelen clasificar a estas especies como mesocarnívora y omnívora respectivamente (Vieira y Astúa de Moraes, 2003; Prevosti *et al.*, 2013), los análisis de dieta indican un predominio de invertebrados en sus dietas superando en algunas poblaciones el 70% de sus dietas (Zapata *et al.*, 2001; Cáceres *et al.*, 2002; Donadio *et al.*, 2004; Castillo, 2011; Facure y do Nascimento Ramos, 2011; Palacios *et al.*, 2012). Por lo que los presentes resultados, apoyarían la visión clásica de Marshall (1977). En el caso de *cf. Nemolestes* sp. los resultados indicarían un consumo mayoritario de carne de vertebrados (~46%) complementando su dieta con semejante proporciones de invertebrados y frutas (~20%, Tab. 6.3). Utilizando RGA o caracteres cuantitativos esta especie es clasificada como hipercarnívora (Zimicz, 2012; Prevosti *et al.*, 2013; Croft *et al.*, 2018), mientras que Marshall (1977) la categoriza dentro del grupo de grandes carnívoros terrestres, análoga a algunos zorros *Lycalopex* actuales. Por lo que los resultados estarían indicando una dieta con menos porcentaje de carne que lo inferido previamente. Finalmente, en el caso de *Stylocynus paranensis* los resultados indicarían un consumo mayoritario de carne de vertebrados (~45%) complementando su dieta con semejante proporciones de invertebrados y frutas (~20%, Tab. 6.3), por lo que se consideraría omnívoro según la clasificación de Van Valkenburgh (1989). Utilizando RGA esta especie es clasificada como omnívora (Prevosti *et al.*, 2013), al igual que Marshall (1977) que la categoriza dentro del grupo de grandes omnívoros terrestres, categoría representada en los ecosistemas sudamericanos actuales por el oso de anteojos *Tremarctos ornatus* y el aguará guazú *Chrysocyon brachyurus*. Por lo que los resultados, apoyarían lo descrito previamente.

Dentro de Hathliacynidae, las especies *Acyon herrerae*, *A. myctoderos* y *Cladosictis patagonica* consumirían un porcentaje mayoritario de carne (*i.e.*, 66% para *A. herrerae*, 76% para *A. myctoderos* y 64% para *C. patagonica*) e incluso al adicionarse el porcentaje de invertebrados, el consumo de animales sería 80% aproximadamente (Tab. 6.3). Mediante RGA o caracteres cuantitativos se infieren hábitos hipercarnívoros para estas especies (Prevosti *et al.*, 2013; Zimicz, 2014; Croft *et al.*, 2018), pero mediante MG en 2D de la mandíbula se infirieron hábitos hipercarnívoros para *A. herrerae*, omnívoro/mesocarnívoro para *A. myctoderos* e hipercarnívoros/mesocarnívoros para *C. patagonica* (Echarri *et al.*, 2017). Se considera entonces que estas especies consumirían principalmente animales, siendo mayoritaria la proporción de vertebrados versus invertebrados consumidos. Esto es consistente también con los estudios biomecánicos aplicados sobre el cráneo de *C. patagonica* y estudios del post-cráneo, infiriéndose como posibles presas micromamíferos, reptiles, anfibios, invertebrados, aves y huevos (Argot, 2004a; Blanco *et al.*, 2011).

Por otro lado, especies como *Borhyaenidium riggsi*, *Cladosictis centralis*, *Notogale mitis*, *Perathereutes pungens* y *Pseudonotictis pusillus* serían también animalívoras (ya que consumirían entre un 75 y 83% de materia animal según la especie) aunque con una proporción de invertebrados mayor a las especies mencionadas más arriba pudiendo alcanzar el 30% (Tab. 6.3). Mediante RGA o caracteres cuantitativos se infieren hábitos hipercarnívoros para estas especies (Prevosti *et al.*, 2013; Zimicz, 2014; Croft *et al.*, 2018), y mediante MG de la mandíbula se infirieron hábitos mesocarnívoros/hipercarnívoros para *Perathereutes pungens* (Echarri *et al.*, 2017). Se considera entonces que estas especies consumirían principalmente animales y si bien es mayoritaria la proporción de vertebrados versus invertebrados consumidos, la diferencia no es tan grande.

En lo que respecta a las especies del género *Sipalocyon* los resultados indican un consumo de materia de origen vegetal mayor (~30%), aunque seguirían siendo mayoritario el consumo de vertebrados (*i.e.*, 44% para *S. gracilis* y 52% para *S. obusta*, Tab. 6.3). Mediante RGA o caracteres cuantitativos se infieren hábitos hipercarnívoros para estas especies (Prevosti *et al.*, 2013; Zimicz, 2014; Croft *et al.*, 2018), y mediante MG de la mandíbula se infirieron hábitos mesocarnívoros/omnívoros (Echarri *et al.*, 2017). Se considera entonces que estas especies consumirían principalmente animales, aunque con una mayor incorporación de materia vegetal a diferencia de los restantes hathliacynidos.

Dentro de Borhyaenoidea, prácticamente la totalidad de las especies (*i.e.*, *Acrocyon sectorius*, *Arctodictis* spp., *Arminiheringia auceta*, *Borhyaena tuberata*, *Callistoe vincei*, *Lycopsis viverensis*, *Pharsophorus lacerans*, *Prothylacynus patagonicus* y *Thylacosmilus atrox*) serían especies animalívoras, basando su alimentación casi exclusivamente en vertebrados (Tab. 6.3). Los resultados coinciden con lo estimado previamente mediante diferentes técnicas (Marshall, 1976, 1978; Argot, 2004a; Blanco *et al.*, 2011; Prevosti *et al.*, 2013; Echarri *et al.*, 2017; Croft *et al.*, 2018). Solo *Pseudothylacynus rectus* se estimó que tendría un alto porcentaje de invertebrados (~17%), aunque el porcentaje total de restos animales sería igualmente superior al 75% de su dieta (Tab. 6.3). Lo cual reivindicar la hipótesis clásica de Marshall (1977) que esta especie sería menos carnívora que el resto.

Didelphimorphia. La especie *Didelphis crucialis* tendría una dieta generalizada con un importante porcentaje de invertebrados consumidos, siendo análoga a la especie actual *D. albiventris* como se señaló anteriormente (Zimicz, 2014). En el caso de *Hyperdidelphys*, a las tres especies estudiadas aquí se les infieren dietas animalívoras con principal consumo de invertebrados (Tab. 6.4) por lo que si bien se alimentarían de proporciones semejantes de invertebrados que *D. albiventris*, las especies de *Hyperdidelphys* consumirían mayor cantidad de carne de vertebrados. Esto concuerda con lo predicho por Zimicz (2014) utilizando RGA. Estudios morfológicos clásicos (Goin y Pardiñas, 1996) reconocían a *H. pattersoni* como una especie menos carnívora que las otras dos, en los resultados aquí presentados se observan también estas diferencias (Tab. 6.4). En el caso de *Lutreolina*, tanto *L. biforata* como *L. tracheia* se infieren como especies animalívoras con consumo mayoritario de invertebrados, siendo menor el

porcentaje para *L. biforata* (Tab. 6.4). Dichas inferencias son comparables con las realizadas al comparar el ángulo de la paracristida con respecto al eje dentario (Goin y de los Reyes, 2011), por lo que estas especies tendrían una dieta similar a algunas poblaciones de la especie actual *Lutreolina crassicaudata* (Facure y do Nascimento Ramos, 2011). Por otro lado, las especies de *Thylatheridium*, tanto *T. cristatum* como *T. pascuali* se infieren como especies animalívoras con consumo mayoritario de invertebrados (Tab. 6.4). Esto concuerda con resultados previos (Goin y Montalvo, 1988; Goin *et al.*, 1992; Zimicz, 2014), por lo que las especies de *Thylatheridium* tendrían hábitos semejantes a *Lutreolina*, siendo mesocarnívoros pero consumiendo un porcentaje significativo de insectos. Por último, para *Thylophorops chapalmalensis* y *T. perplanus* se infirieron dietas animalívoras basadas en insectos (Tab. 6.4). Esto concuerda con trabajos previos que describen a las especies de este género como omnívoros que tienden a la carnivoría (Goin *et al.*, 2009; Zimicz, 2014), por lo que serían especies más carnívoras que las *Didelphis* actuales.

En cuanto a los Sparassocynidae, *Sparassocynus bahiai* poseería una dieta animalívora basadas en invertebrados mientras que *S. derivatus* posee más proporción de vertebrados (Tab. 6.4). Esto concuerda con lo inferido por otros autores mediante índices y ángulos morfométricos (Goin *et al.*, 1992; Zimicz, 2014) y tal como se propuso este género pudiera representar un papel ecológico intermedio entre el de las actuales *Lutreolina* y el de los más pequeños mustélidos carnívoros (Reig y Simpson, 1972; Beck y Taglioretti, 2020).

Felidae. Los félidos, tanto los Felinae, Machairodontinae y Pantherinae tuvieron dietas inferidas basadas en presas de vertebrados (> 80%, Tab. 6.5). Esto es consistente con lo observado tradicionalmente, debido principalmente al molar tan distintivo de esta familia, que posee el talónido muy reducido y la cuchilla carnífera extendida (RGA = 0), con cúspides del trigónido altas (Ángulo $\alpha \approx 90^\circ$) y ausencia del metacónido (Crusafont-Pairó y Truyols-Santonja, 1953, 1956; Van Valkenburgh, 1989; Van Valkenburgh y Koepfli, 1993). Por otro lado, los resultados aquí obtenidos también coinciden con lo inferido mediante análisis de isótopos estables (Prevosti y Martin, 2013; Bocherens *et al.*, 2016).

Canidae. En cuanto a los cánidos, *Canis dirus* y "*C.*" *gezi* se infirió que tendrían dietas basadas en vertebrados (84 y 77% respectivamente, Tab. 6.6). Utilizando el RGA *C. dirus* es clasificado como mesocarnívoro y "*C.*" *gezi* como hipercarnívoro. Sin embargo, al complementar el estudio con índices morfométricos que contemplan también los premolares, ambas especies se clasifican como hipercarnívoras (Van Valkenburgh, 1991), lo que coincide al combinar distintos índices morfométricos con MG en 2D sobre el cráneo (Prevosti, 2006). Por lo que tanto *C. dirus* como "*C.*" *gezi* poseerían una dieta que recordaría a la de *C. lupus* (Biknevicius y Van Valkenburgh, 1996; Prevosti, 2006), taxón al cual se acercan el morfoespacio del molar carnívoro (Fig. 6.6).

En el caso de *Dusicyon*, se infiere que sus especies (*D. australis* y *D. avus*) tendrían dietas basadas en vertebrados (~59%) complementadas con restos vegetales (~27%) e invertebrados

(~14%, Tab. 6.6). Estos resultados son coherentes con lo inferido por otras técnicas, tanto con análisis de isótopos estables como con RGA la dieta inferida de *D. avus* sería más carnívora que la de los zorros actuales (*Lycalopex* spp.; Prevosti y Vizcaíno, 2006; Prevosti y Martín, 2013; Prevosti *et al.*, 2015). En cuanto a la dieta del zorro de Malvinas *D. australis*, sólo se contaba con la observación de los naturalistas y viajeros del siglo XIX que arribaron a las Islas Malvinas y observaron que se alimentaban de focas y pingüinos (Slater *et al.*, 2009). Sin embargo, un estudio de MG en 2D, que analiza la forma del cráneo y mandíbula, muestra que la morfología de esta especie es similar a la de los chacales *Canis aureus* (Meloro *et al.*, 2017). Si bien en el PCA las especies de *Dusicyon* no se ubican cerca de *C. aureus* (Fig. 6.6), la dieta inferida es cercana a la dieta promedio del chacal (Tab. 6.6 y Apéndices 3.1 y 3.2).

En cuanto a las especies de *Lycalopex*, tanto *L. cultridens* como *L. ensenadensis* tendrían dietas generalistas (~43% de vertebrados, ~24% de invertebrados y ~33% de materia vegetal, Tab. 6.6). Por lo que serían análogos a zorros sudamericanos actuales como el zorro pampeano *L. gymnocercus*. Igualmente, si bien la dieta promedio indicaría hábitos generalistas eso no descarta que las especies tengan variación geográfica y puedan haber existido poblaciones con hábitos más carnívoros como ocurre en la actualidad (Sillero-Zubiri, 2009).

Finalmente, *Protocyon* spp. y *Theriodictis platensis* poseerían dietas basadas en vertebrados (>81%, Tab. 6.6). Esto coincide con lo observado previamente utilizando índices morfométricos (sobre los premolares y el molar carnívorico), análisis de MG 2D (sobre el cráneo y la mandíbula) e isótopos estables (Van Valkenburgh, 1991; Prevosti y Palmqvist, 2001; Prevosti, 2006; Prevosti y Schubert, 2013). Por lo tanto, estas especies, podrían tener dietas análogas a los cánidos actuales más carnívoros como el cuón *Cuon alpinus*, el licaón *Lycaon pictus* o el zorro vinagre *Speothos venaticus*, especies a las cuales están cercanas en el morfoespacio (Fig. 6.6).

Ursidae. La dieta de las especies de osos fósiles se considera generalistas con iguales proporciones de ítems de origen animal como vegetal (Tab. 6.7). Por otro lado, en el PCA del *subdataset* Ursidae, todos los ejemplares fósiles se asocian a valores positivos del PC1, más cercanos al panda gigante *Ailuropoda* y al oso de anteojos *Tremarctos* (Fig. 6.13). Si consideramos los análisis filogenéticos más recientes, Ursinae (que incluye dentro de los actuales a los géneros *Helarctos*, *Melursus* y *Ursus*) es grupo hermano de Tremarctinae (incluye a los géneros *Tremarctos*, *Arctotherium* y *Arctodus*) y estos dos a la vez, grupo hermano de Ailuropodinae (cuyo único representante actual es *Ailuropoda*; Figueirido y Soibelzon, 2010; Kutschera *et al.*, 2014; Mitchell *et al.*, 2016). Entonces, la asociación de los osos fósiles con los osos actuales herbívoros como el panda podría estar indicando el legado filogenético, donde los dientes voluminosos y robustos (morfología asociada a valores positivos del PC1; Fig. 6.13) son el carácter ancestral para el clado Ursidae (manteniéndose en Ailuropodinae y algunos Tremarctinae), mientras que en el nodo Ursinae habría un cambio en la morfología donde los dientes se vuelven más angostos (morfología asociada hacia valores negativos del PC1; Fig. 6.13), lo cual ya fue testado y comprobado en el capítulo 3. En lo que respecta a la dieta, existen diversas propuestas para los osos pleistocénicos americanos basados en distintas fuentes.

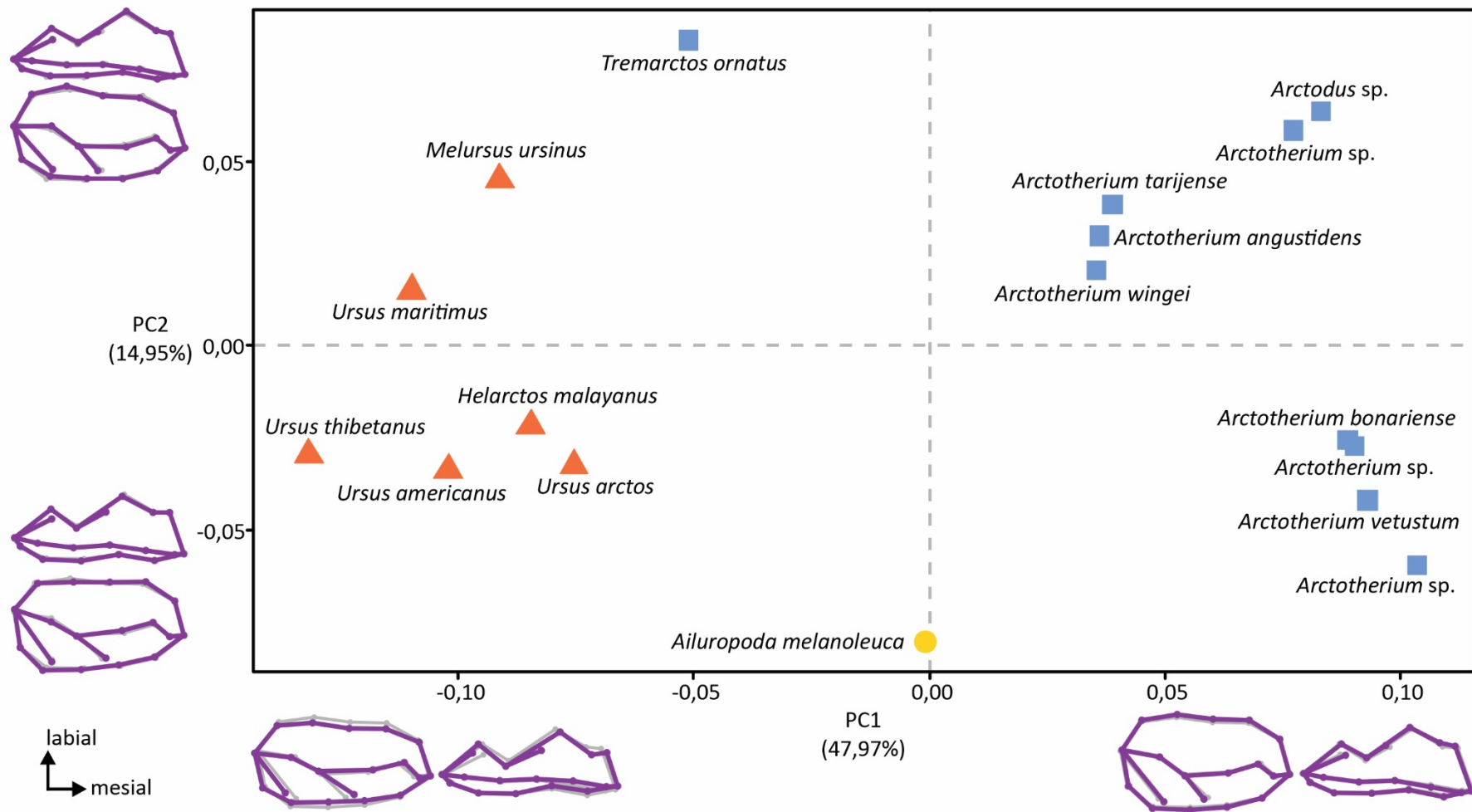


FIGURA 6.13. Gráfico de los dos primeros ejes (PC1 y PC2) del análisis de componentes principales (PCA) utilizando el *subdataset* Ursidae y mostrando la distribución de los grupos taxonómicos: ● Ailuropodinae; ■ Tremarctinae; ▲ Ursinae. Sobre los ejes está graficado el cambio en la morfología del molar en vista oclusal y labial, en gris la forma consenso y en violeta la morfología asociada a ese extremo del eje.

Por caracteres morfológicos comparables a *Tremarctos*, algunos autores propusieron que estos animales eran herbívoros (Emslie y Czaplewski, 1985; Emslie, 1995), aunque algunos agregaron que si bien eran mayoritariamente herbívoros podrían complementar su dieta con carroña (Berman, 1994; Sorkin, 2006). En base a los molares tuberculados, algunos autores sugirieron una dieta frugívora (Burmeister, 1866), mientras otros sugirieron que los molares anchos y robustos les permitían alimentarse de moluscos (Kurtén, 1967). Otra hipótesis sostiene, sobre la base de caracteres craniodentales, que serían animales totalmente generalistas y su dieta variaría según la disponibilidad de los recursos (Ameghino, 1916; Prevosti y Vizcaíno, 2006; Figueirido *et al.*, 2009, 2010; Figueirido y Soibelzon, 2010; Prevosti *et al.*, 2013). Otros autores, basándose en el microdesgaste de los molares y datos isotópicos, sostienen que eran hipercarroñeros (Matheus, 1995; Donohue *et al.*, 2013). Mientras que, utilizando caracteres del postcráneo, otros autores propusieron un gradiente en la dieta de estos animales, desde especies pequeñas herbívoras (*A. wingei*) hasta especies de mayor porte y más carnívoras (*A. angustidens*; Soibelzon y Schubert, 2011). Estudios que contemplan varios *proxies* (isótopos, morfología craniodentaria, biomecánica, patologías) sugieren que serían omnívoros carroñeros (Prevosti y Martin, 2013; Soibelzon *et al.*, 2014). Sobre la base de los resultados aquí obtenidos, y contemplando las diversas hipótesis antes mencionadas, se cree que la distribución en valores positivos del PC1 está relacionada con el legado filogenético del clado, como fue mencionado arriba, pero la asociación con *A. melanoleuca* está resaltando la robustez de los dientes, lo que podría estar indicando que estos taxones al carroñar tendrían que procesar restos óseo de forma recurrente. Esto estaría en consonancia con lo propuesto por Figueirido *et al.* (2013), quienes han estudiado las propiedades físicas del bambú y de los huesos, y determinaron que ambos ítems ejercen *constraints* biomecánicos semejantes sobre la morfología craniodental, permitiéndose observar estructuras convergentes entre los animales que comen bambú y los que rompen huesos.

Musteloidea. En cuanto a los Musteloidea, dentro de los Mephitidae los *Conepatus* spp. poseerían dietas generalistas, aunque con cierta predominancia de invertebrados (Tab. 6.8). Esto se compara a lo inferido por otros autores a partir del RGA (Prevosti *et al.*, 2013; Prevosti y Forasiepi, 2018), lo cual indicaría que las especies extintas tendrían una dieta semejante a la de los zorrinos actuales.

De forma similar ocurre en los mustélidos fósiles, dónde los fósiles representantes de los géneros *Galictis* y *Lyncodon* poseerían dietas basadas en carne de vertebrados, en algunos casos complementado con valores bajos de invertebrados o frutos (Tab. 6.8), de forma análoga a lo que ocurre con las especies actuales (Prevosti *et al.*, 2013).

Por último, para la mayoría de los Procyonidae se infirieron dietas generalistas con iguales proporciones de vertebrados y frutas, complementando con menores proporciones de invertebrados (*e.g.*, *Chapalmalania* spp., *Cyonasua argentina*, *C. brevirostris* y *C. lutaria*, Tab. 6.8). Esto coincidiría con lo inferido por descripción morfológicas, caracteres cualitativos y RDA que proponen dietas generalizadas, pero con mayor tendencia a la carnivoría que los

prociónidos actuales, siendo más análogos a los osos actuales (Kraglievich y Reig, 1954; Kraglievich y Olazabal, 1959; Berman, 1994; Soibelzon, 2011; Prevosti *et al.*, 2013; Engelman y Croft, 2019). Sin embargo, los resultados aquí obtenidos también parecen indicar que especies como *Cyonasua groeberi* no incorporarían tanta proporción de vertebrados (Tab. 6.8) por lo que sí podrían ser análogos a los coatíes *Nasua nasua*. Finalmente, para *Cyonasua pascuali* se infieren hábitos más carnívoros que los otros prociónidos fósiles mencionados, sin embargo, al observar los resultados en utilizando la fórmula de Carnivora o Arctoidea, los porcentajes son más bajos (Apéndice 6.9). A su vez, al ver la distribución en el PCA se observa que está cerca de especies insectívoras (Fig. 6.10), por lo que se concluye que la dieta no sería tan carnívora con estima el PGLS, sino más cercana a la de *C. groeberi*.

6.4.3. Relación entre los molares carnívoros y la masa corporal

Existe una fuerte relación entre el tamaño de los molares y la masa corporal (generalmente $R > 0,74$), lo cual es consistente con trabajos previos en distintos grupos de mamíferos (Kay, 1975; Van Valkenburgh, 1990; Gordon, 2003). Cabe aclarar que estudios previos han demostrado que las medidas de elementos postcraneos (especialmente los miembros), suelen ser predictores más precisos de la masa corporal que las medidas craneo-dentarias (Van Valkenburgh, 1990; Myers, 2001). Sin embargo, dado que los molares suelen ser los elementos más abundantes dentro del registro fósil de mamíferos, e incluso muchas especies de esparasodontes están descriptas exclusivamente por sus molares, es de suma importancia generar ecuaciones alométricas a partir de medidas dentarias.

Sin embargo, es sabido y no hay que perder en consideración que para úrsidos y prociónidos fósiles las estimaciones a partir de medidas dentarias subestiman las masas reales de las especies (Soibelzon y Tarantini, 2009; Prevosti *et al.*, 2013). Lo mismo parecería ocurrir para los esparasodontes que presenten molares con estructura reducida (Vizcaíno *et al.*, 2010; Prevosti *et al.*, 2012), tanto *Thylacosmilus atrox* como *Arctodictis munizi* suelen ser subestimados en masa con medidas dentarias.

6.4.4. Inferencia de la masa corporal en los taxones fósiles

Sparassodonta. En cuanto a los Sparassodonta “basales”, *Patene coloradensis* se infirió una masa de 690 g (Tab. 6.9), un poco más bajo del 1 kg estimado por Rangel *et al.* (2019) al compararlo con *P. campbelli*. Luego *cf. Nemolestes* sp. de Itaboraí se infirió una masa de 7,0 kg (Tab. 6.9), valor ligeramente mayor a los 6,5 kg inferidos previamente para este mismo espécimen con ecuaciones a partir de medidas dentarias (Zimicz, 2012). Dicho ejemplar tendría una masa mayor a la que se infiere para *Nemolestes spalacotherinus* del casamayorenses patagónico (5,0 kg; Prevosti *et al.*, 2013). Finalmente, para *Stylocynus paranensis* se infirió una masa de 23,6 kg (Tab. 6.9), lo cual es más bajo de lo inferido previamente (35,3 kg, Wroe *et al.*, 2004; 26,8 kg, Prevosti *et al.*, 2013).

Dentro de Hathliacynidae, la masa para *Acyon herrerae* (*nomen dubium*) sería de 9,4 kg (Tab. 6.9), lo cual estaría más cercano a los 9,7 kg inferidos por Wroe *et al.* (2004) que de los 7,0

kg inferidos por Prevosti *et al.* (2013). Para *Acyon myctoderos* se infirió una masa de 14,1 kg (Tab. 6.9), lo cual sería superior a lo inferido previamente con ecuaciones dentarias (12,0 kg, Prevosti *et al.*, 2013) pero estaría dentro de lo estimado mediante ecuaciones postcraneanas (13,0 - 17,5 kg, Engelman *et al.*, 2015). En lo que respecta a *Borhyaenidium riggsi* se infirió una masa de 3,0 kg (Tab. 6.9), lo cual es ligeramente superior a los 2,0 kg inferidos previamente (Prevosti *et al.*, 2013). En el caso de *Cladosictis centralis* se infieren 4,8 kg (Tab. 6.9), lo cual es ligeramente superior a lo inferido previamente con ecuaciones dentarias (4,4 kg, Wroe *et al.*, 2004; 3,4 kg, Prevosti *et al.*, 2013). En lo que respecta a *C. patagonica* el presente trabajo infirió 7,1 kg (Tab. 6.9), que si bien es superior a lo inferido por medidas dentarias (3,7 kg, Vizcaíno *et al.*, 2010; 4,7 kg, Prevosti *et al.*, 2013) y del largo del cuerpo (4,1 - 4,9 kg, Croft *et al.*, 2018), se encontraría cercano a lo inferido mediante medidas postcraneanas (3,5 - 8,0 kg, Argot, 2003a; 4,9 - 8,3 kg, Ercoli y Prevosti, 2011).

En el caso de *Notogale mitis* se infirió una masa de 4,1 kg (Tab. 6.9), superior a lo estimado con algunas ecuaciones dentarias (3,4 kg, Zimicz, 2012; 2,7 kg, Prevosti *et al.*, 2013) y en concordancia con nuevas ecuaciones con el largo de la hilera de molares (4,1 kg, Croft *et al.*, 2018). *Perathereutes pungens* se estimó que tendría una masa de 1,6 kg (Tab. 6.9), lo cual estaría en valores intermedios inferido previamente por ecuaciones dentarias (2,5 kg, Wroe *et al.*, 2004; 1,1 kg, Prevosti *et al.*, 2013; 1,2 kg, Croft *et al.*, 2018). Para *Pseudonotictis pusillus* se infirió la masa más baja para hathliacynidos, de 1,2 kg (Tab. 6.9), que es un valor similar a los obtenidos previamente tanto con ecuaciones dentarias (0,9 kg, Prevosti *et al.*, 2013; 1,0 kg, Croft *et al.*, 2018), como con medidas de poscraneo (1,2 kg, Ercoli y Prevosti, 2011). Para *Sipalocyon obusta* la estimación indica una masa de 2,5 kg para (Tab. 6.9), valor superior a lo obtenido previamente por ecuación dentarias (2,1 kg, Prevosti *et al.*, 2012, 1,8 kg, 2013). Finalmente, en lo que respecta a *Sipalocyon gracilis* la estimación indica una masa de 2,8 kg (Tab. 6.9). Estos valores son cercanos a los obtenidos por ecuaciones dentarias (1,9 kg, Vizcaíno *et al.*, 2010; 2,0 kg, Prevosti *et al.*, 2013; 1,8 - 2,7 kg, Croft *et al.*, 2018) y medidas poscraneanas (1,0 - 5,0 kg, Argot, 2003a; 2,1 kg, Ercoli y Prevosti, 2011).

Dentro de Borhyaenoidea, para *Acrocyon sectorius* se estimó una masa de 25,6 kg (Tab. 6.9), lo cual está dentro del rango estimado previamente con ecuaciones dentarias (28,7 kg, Wroe *et al.*, 2004; 11,5 kg, Prevosti *et al.*, 2012; 16,3 kg, Prevosti *et al.*, 2013). Para *Arctodictis munizi* la masa estimada fue de 69,0 kg (Tab. 6.9), valor mucho mayor a lo obtenido con las clásicas ecuaciones dentarias (51,6 kg, Wroe *et al.*, 2004; 37,0 kg, Vizcaíno *et al.*, 2010; 43,0 kg, Prevosti *et al.*, 2013). Recientemente se han obtenido nuevos valores de masa realizando comparaciones con *A. sinclairi* (62,0 - 68,6 kg, Croft *et al.*, 2018), que apoyan la idea que las ecuaciones clásicas subestimaban la masa de esta especie (Prevosti y Forasiepi, 2018). Si bien el valor aquí presentado es mayor a lo obtenido con anterioridad, la masa posiblemente siga siendo subestimada ya que al poseer un cráneo comparable en tamaño al del yaguareté *Panthera onca* más grande, se estima que *A. munizi* pesaría ~120 kg (Prevosti *et al.*, 2012). Por otro lado, se estimó para *Arctodictis sinclairi* una masa de 29,8 kg (Tab. 6.9) valor intermedio

entre lo inferido previamente con ecuaciones dentarias (23,3 kg, Wroe *et al.*, 2004; 18,3 kg, Prevosti *et al.*, 2013; 22,6 – 25,0 kg, Croft *et al.*, 2018) y medidas poscraneanas (39,7 – 39,9 kg, Ercoli y Prevosti, 2011).

En el caso de *Borhyaena tuberata* se infirió una masa de 48,0 kg (Tab. 6.9), siendo más alto que lo predicho previamente con ecuaciones dentarias (23,3 kg, Vizcaíno *et al.*, 2010; 28,5 kg, Prevosti *et al.*, 2013; Croft *et al.*, 2018) o con medidas poscraneanas (19,0 - 29,0 kg, Argot, 2003b; 21,4 kg, Wroe *et al.*, 2004; 33,1 - 39,73 kg, Ercoli y Prevosti, 2011). Para *Lycopsis viverensis* se estimó una masa de 17,0 kg (Tab. 6.9), valores dentro de las estimación previas basadas en ecuaciones dentarias (10,9 kg, Prevosti *et al.*, 2013; 18,0 kg, Suarez *et al.*, 2016). Para *Pharsophorus lacerans* se estimó una masa de 33,7 kg (Tab. 6.9), valor ligeramente superior a lo estimado previamente por medidas dentales (27,1 kg, Prevosti *et al.*, 2013). En el caso de *Prothylacynus patagonicus* se estimó una masa de 26,0 kg (Tab. 6.9), valores superiores a lo estimado por medidas dentales (13,8 kg, Vizcaíno *et al.*, 2010; 20,6 kg, Prevosti *et al.*, 2013) o del cuerpo (16,4 - 18,2 kg, Croft *et al.*, 2018) y más cercano a lo inferido por poscraneo (27,0 - 37,0 kg, Argot, 2003b; 26,8 kg, Wroe *et al.*, 2004; 29,5 - 34,1 kg, Ercoli y Prevosti, 2011). Por otro lado, se infirió 19,6kg para *Pseudothylacynus rectus* (Tab. 6.9), valor cercano a los obtenidos previamente (14,1 kg, Wroe *et al.*, 2004; 19,8 kg, Prevosti *et al.*, 2013; 13,3 - 26,3 kg, Croft *et al.*, 2018).

En lo que respecta a *Arminiheringia auceta* se infirió una masa de 50,6 kg (Tab. 6.9), valor superior a los obtenidos previamente con medidas dentarias (31,7 kg, Zimicz, 2012; 31,3 kg, Prevosti *et al.*, 2013; 40,1 kg, Croft *et al.*, 2018). Para *Callistoe vincei* la masa inferida fue de 36,6 kg (Tab. 6.9), valores superiores a lo previamente inferido por medidas dentarias (Argot y Babot, 2011; Prevosti *et al.*, 2013) o poscraneanas (Argot y Babot, 2011). Finalmente, para el dientes de sable marsupial *Thylacosmilus atrox* se infirió una masa de 24,4 kg (Tab. 6.9), valor inferior a las estimaciones previas basadas en medidas dentarias (30,2 kg, Prevosti *et al.*, 2013), craneanas (26,4 kg, Wroe *et al.*, 2003) y poscraneanas (116,0 kg, Wroe *et al.*, 1999, 58,0 kg, 2004; 59,4 - 111,8 kg, Argot, 2004b; 96,8 - 137,9 kg, Ercoli y Prevosti, 2011). Estudios previos han demostrado una gran variabilidad en las estimaciones propuestas para *Thylacosmilus*, que podría deberse a variación intraespecífica (Wroe *et al.*, 1999; Argot, 2004b). Sin embargo, la función aquí descripta subestima la masa de esta especie, que era de esperar debido al molar reducido de esta especie (Prevosti *et al.*, 2012).

Didelphimorphia. La especie *Didelphis crucialis* tendría una masa de 1,9 kg (Tab. 6.10), valor más alto que lo inferido previamente (600 g, Zimicz, 2014) lo cual era esperable ya que en el trabajo de Zimicz (2004) utiliza valores diferentes de partida para las especies actuales. La presente estimación estaría indicando una masa levemente más alta que el promedio de *D. albiventris* (1,5 kg, Astúa, 2015). En el caso del género *Hyperdidelphys* se infiere 2,3 kg para *H. inexpectata*, 1,8 kg para *H. parvula* y 1,0 kg para *H. pattersoni* (Tab. 6.10), lo cual difiere levemente de lo propuesto anteriormente (1,0 kg, 1,0 kg y 1,2 kg respectivamente, Goin *et al.*, 2009; Zimicz, 2014), aunque los resultados aquí presentes están en sintonía según lo esperado

por los estudios taxonómicos (Goin y Pardiñas, 1996). Esto indicaría que las especies *H. inexpectata* e *H. parvula* poseerían tamaños mayores que *D. albiventris*, mientras que *H. pattersoni* tendría una masa menor (Astúa, 2015). En el caso del género *Lutreolina* se infiere una masa de 1,2 kg para *L. biforata* y 530 g para *L. tracheia* (Tab. 6.10), es la primer inferencia realizada para *L. biforata* mientras que para *L. tracheia* difiere levemente de lo propuesto anteriormente (300 g, Zimicz, 2014). Entonces, *L. tracheia* sería de tamaño similar a la actual *L. crassicaudata*, pero *L. biforata* superaría el rango de la especie actual (Astúa, 2015). Por otro lado, en el caso del género *Thylatheridium* se infiere una masa de 400 g para *T. cristatum* y 210 g para *T. pascuali* (Tab. 6.10), lo cual difiere levemente de lo estimado previamente (200 g y 250 g respectivamente, Zimicz, 2014) y sería de un tamaño más comparable de los actuales *Metachirus nudicaudatus* y *Caluromys derbianus* (Astúa, 2015).

En lo que refiere a *Thylatherops*, se infiere una masa de 5,1 kg para *T. chapalmalensis* y 2,3 kg para *T. perplanus* (Tab. 6.10), lo cual difiere de lo estimado previamente (3,0 - 3,7 kg y 1,1 - 1,5 kg respectivamente, Goin et al., 2009; Zimicz, 2014). Las masas inferidas indicarían que estas especies son más grandes que los didélfidos actuales, semejándose más a algunas especies de cuoles *Dasyurus* (Astúa, 2015; Baker, 2015). Finalmente para el género *Sparassocynus*, se infiere una masa de 640 g para *S. bahiai* y 680g para *S. derivatus* (Tab. 6.10), lo cual difiere levemente de lo estimado previamente (370 g y 360 g respectivamente, Zimicz, 2014), e indicarían masas promedios semejantes a la *Lutreolina* actual (Astúa, 2015).

Felidae. Para *Leopardus vorohuensis* se infirió una masa de 4,0 kg (Tab. 6.11), lo cual arroja un resultado similar a lo esperado al promediar las masas de *L. colocolo*, *L. geoffroyi*, *L. tigrinus* y *L. wiedii* (3,8 kg, Prevosti et al., 2013). Esta especie fósil tendría un tamaño promedio entre *L. wiedii* y *L. geoffroyi* (Sunquist y Sunquist, 2009). Para el jaguar patagónico *Panthera onca mesembrina* se infirió una masa de 198,8 kg (Tab. 6.11), valor similar al publicado (190,0 kg, Prevosti y Martin, 2013), siendo mucho mayor a la mayor masa medida de las subespecies actuales (121,0 kg, Sunquist y Sunquist, 2009). Por último para las especies de tigres dientes de sable *Smilodon* se infirieron masas de 296,6 kg para *S. fatalis* y 231,3 kg para *S. populator* (Tab. 6.11), teniendo en cuenta los rangos inferidos por poscráneo, el ejemplar de *S. fatalis* sería uno de los especímenes unusually grandes mientras que los ejemplares de *S. populator* estarían hacia abajo del promedio (160,0 - 280,0 kg y 220,0 - 360,0 kg respectivamente, Christiansen y Harris, 2005).

Canidae. Para el lobo gigante *Canis dirus* se infirió una masa de 55,9 kg (Tab. 6.12), valor cercano a los estimados previamente (50,0 kg, Van Valkenburgh, 1991; 60,0 - 68,0 kg, Anyonge y Roman, 2006; 54,0 kg, Prevosti, 2006) y mayor al promedio del lobo actual *C. lupus* (49,0 kg, Sillero-Zubiri, 2009). Mientras que "*Canis*" *gezi* tendría una masa corporal menor a la del lobo, siendo de 39,5 kg (Tab. 6.12), valor levemente superior a lo inferido previamente (30,0 kg, Van Valkenburgh, 1991; 36,0 kg, Prevosti, 2006). Para las especies de *Dusicyon* se infirieron masas de 12,1 kg para *D. australis* y 13,9 kg para *D. avus* (Tab. 6.12), en el caso del zorro de Malvinas *D. australis* el valor es cercano al promediar las masas de *D. avus* y *Lycalopex culpaeus* (11,0 kg,

Prevosti *et al.*, 2013) mientras que el valor inferido para *D. avus* está dentro del rango estimado previamente (14,7 kg, Prevosti y Vizcaíno, 2006; 12,0 - 15,0 kg, Prevosti *et al.*, 2011; 15,9 kg, Prevosti y Martin, 2013). En lo que respecta a los zorros *Lycalopex* se infirieron masas de 5,7 kg para *L. cultridens* y 6,7 kg para *L. ensenadensis* (Tab. 6.12). Si bien no existían estimaciones cuantitativas sobre estas especies, los valores son mayores a lo que se creía por comparación con especies actuales (3,3 kg y 5,0 kg respectivamente, Prevosti *et al.*, 2013). Los zorros actuales más grandes que habitan en sudamerica son *L. gymnocercus* con 5,5 kg y *L. culpaeus* con 8,6 kg (Sillero-Zubiri, 2009), por lo que los *Lycalopex* fósiles tendrían porten intermedios entre esas dos especies actuales, mientras que los *Dusicyon* tendrían un porte mayor acercandose al porte promedio de los cuón *Cuon alpinus* (15,0 kg, Sillero-Zubiri, 2009).

Para el género *Protocyon* se estimaron masas de 25,5 kg para *P. orocualensis*, 29,7 para *P. troglodytes* y 34,8 kg para *P. tarijensis* (Tab. 6.12), valores levemente superiores a las inferencias previas. En el caso de *P. orocualensis* la masa promedio previa inferida había sido de 24,0 kg (Ruiz-Ramoni *et al.*, 2022), para *P. troglodytes* se había propuesto diferentes valores (16,0 kg, Van Valkenburgh, 1991; 25,0 kg, Prevosti, 2006; 23,2 kg, Ruiz-Ramoni *et al.*, 2022) y para *P. tarijensis* masas entre 30,0 y 32,0 kg (Prevosti, 2006). Finalmente, para *Theriodictis platensis* se obtuvo una masa promedio de 41,7 kg (Tab. 6.12), levemente superior a las inferencias previas (27,0 kg, Van Valkenburgh, 1991; 37,0 kg, Prevosti y Palmqvist, 2001; 36,0 - 40,0 kg, Prevosti, 2006). Por lo tanto estos grandes cánidos extintos sudamericanos estarían entre portes que van desde el licaón *Lycaon pictus* hasta el lobo *Canis lupus* (26,3 y 49,0 kg respectivamente, Sillero-Zubiri, 2009).

Ursidae. Las masas inferidas para las especies de *Arctotherium* fueron 519,2 kg para *A. angustidens*, 349,5 kg para *A. bonariense*, 253,0 kg para *A. tarijense*, 161,9 kg para *A. vetustum* y 111,8 kg para *A. wingei* (Tab. 6.13). Estos valores eran lo esperado al utilizar como *proxy* de la masa al molar, Soibelzon y Tarantini (2009) al utilizar diferentes ecuaciones con el largo del m1 habían obtenido valores medios como 661,8 kg para *A. angustidens*, 258,1 kg o 220,0 kg para *A. bonariense*, 199,2 kg o 211,7 kg para *A. tarijense*, 145,0 kg o 199,3 kg para *A. vetustum* y 72,8 kg o 86,9 kg para *A. wingei*. Sin embargo, como los autores proponen, los molares subestimarían la masa real de los animales, obteniéndose inferencias más fehacientes al utilizar el poscráneo. De esta forma se cree que las masas promedias reales rondarían los 874,6 kg para *A. angustidens*, 341,3 kg para *A. bonariense*, 333,8 kg para *A. tarijense*, 134,0 kg para *A. vetustum* y 94,3 kg para *A. wingei* (sensu Soibelzon y Tarantini, 2009; Soibelzon y Schubert, 2011) o los 900,0 kg para *A. angustidens*, 600,0 kg para *A. bonariense*, 500,0 kg para *A. tarijense*, 300,0 kg para *A. vetustum* y 250,0 kg para *A. wingei* (sensu Prevosti *et al.*, 2013). Por lo que, las especies más chicas estarían rondando la masa promedio del oso pardo *Ursus arctos*, mientras que las especies más grandes superarían incluso la masa promedio del oso viviente más grande que es el oso polar *Ursus maritimus* (315,0 y 400,0 kg respectivamente, Garshelis, 2009).

Musteloidea. En el caso de los Mephitidae, se infirió masas de 3,0 Kg para *Conepatus mercedensis* y *C. primaevus* (Tab. 6.14), valores ligeramente diferentes al utilizar masas de

especies actuales (2,4 y 4,0 kg respectivamente, Prevosti y Forasiepi, 2018) y alcanzando la masa del zorrino más grande viviente *C. leuconotus* (3,0 kg, Dragoo, 2009). En el caso de los Mustelidae, para los fósiles representantes de los géneros *Galictis* y *Lyncodon* se infirieron masas entre 0,9 y 3,5Kg (Tab. 6.14), siendo la primera vez que se realizar inferencias cuantitativas sobre material fósil en vez de utilizar los valores de las especies actuales (Prevosti y Forasiepi, 2018) pero entrando dentro del rango de las masas de las especies actuales (0,2 - 3,3 kg, Larivière y Jennings, 2009).

Por último, para los Procyonidae se infirieron masas de 4,9 kg para *Cyonasua argentina*, 8,9 kg para *C. brevirostris*, 7,2 kg para *C. groeberi*, 7,2 kg para *C. lutaria*, 2,3 kg para *C. pascuali*, 22,2 kg para *Chapalmalania altaefrontis* y 35,4 kg para *C. ortognata* (Tab. 6.14). Estos valores son cercanos a los obtenidos previamente utilizando el m1, previamente se había inferido 6,4 kg para *C. argentina*, *C. brevirostris* y *C. groeberi*, 6,7 kg para *C. lutaria*, 5,7 kg para *C. pascuali* y 22,5 kg para *C. altaefrontis* y *C. ortognata* (Prevosti et al., 2013). Sin embargo, el tamaño de los molares subestimaría la masa de estos géneros extintos, estimándose mediante medidas craneales y poscraneales que las masas de *Cyonasua* estarían dentro del rango 12,6 y 28,5 kg (Tarquini et al., 2018). Por lo que se considera que las masas reales alcanzadas por estas especies serían mucho mayores a las estimadas aquí, en base a medidas craneales y similitud geométrica se plantearon masas de 13,0 kg para *Cyonasua argentina*, 14,2 kg para *C. brevirostris*, 14,7 kg para *C. groeberi*, 14,3 kg para *C. lutaria*, 11,4 kg para *C. pascuali*, 88,1 kg para *Chapalmalania altaefrontis* y 88,1 kg para *C. ortognata* (Prevosti y Forasiepi, 2018). Todas estas masas inferidas son mayores a las de los prociénidos actuales (Kays, 2009).

6.4.5. Cambios faunísticos del Huayqueriense al Chapadmalalense

Utilizando los biocrones de las distintas especies de Sparassodonta, Carnivora y Didelphimorphia, se observa que sólo convivieron durante el lapso Huayqueriense – Chapadmalalense los prociénidos y algunos taxones de Didelphimorphia con Sparassodonta (Forasiepi et al., 2007; Prevosti et al., 2013; Prevosti y Forasiepi, 2018). Si bien en el capítulo 5 ya fue demostrado mediante análisis bayesianos que el ingreso de Carnivora no interfirió en la historia evolutiva de Sparassodonta, los resultados del presente capítulo, como se detallará a continuación, evidencian que no habría solapamiento ecológico entre las especies que convivieron (Forasiepi et al., 2007; Forasiepi, 2009; Prevosti et al., 2013; Zimicz, 2014; Prevosti y Forasiepi, 2018; Engelman y Croft, 2019).

Huayqueriense. Durante esta edad mamífero los prociénidos registrados son *Cyonasua argentina*, *C. brevirostris* y *C. pascuali* (Prevosti et al., 2013). Además, tentativamente se podría incluir a *C. groeberi* (véase sección 6.2.8 de Materiales y Métodos), que, si bien su edad es dudosa, se estima Huayqueriense – Montehermosense (Kraglievich y Reig, 1954). Todas las especies poseerían un tamaño corporal mediano como fue discutido arriba (masas entre 11,4 y 14,7 kg; Prevosti y Forasiepi, 2018) y la dieta estimada según los resultados del presente trabajo sería generalistas. En lo que respecta a los esparasodontes, para esa edad se registran *Stylocynus paranensis*, *Borhyaenidium musteloides*, *Notictis ortizi*, *E. americanus* y *Thylacosmilus atrox*

(Prevosti *et al.*, 2013). En este trabajo se infirió que *S. paranensis* tendría hábitos generalistas con consumo mayoritario de carne de vertebrados y si se considera el promedio de todas las estimaciones tendría una masa de 28,6 kg. Con respecto a *T. atrox* se alimentaría casi exclusivamente de carne y un tamaño corporal grande (117 kg). Las restantes especies no fueron analizadas en el presente trabajo (ya que no poseían el m4 o presentaba mucho desgaste), pero en trabajos previos fueron clasificadas como hipercarnívoras (Prevosti *et al.*, 2013). De todas formas, para poder incorporarlas al “ecoespacio” generado, siguiendo a Prevosti *et al.* (2013), se consideró a *Borhyaenidium riggsi* como análogo de *B. musteloides*, a *Borhyaena tuberata* como análogo de *Eutemnodus americanus* y a *Pseudonotictis pusillus* como análogo de *Notictis ortizi*. Teniendo en cuenta las diferencias de tamaño y dietas inferidas, además de evaluar el gráfico generado entre masa y dieta (Fig. 6.12) y el resultado de *nearest neighbours* (Tab. 6.15), no existiría solapamiento ecológico con las distintas especies de *Cyonasua*.

En cuanto a los Didelphimorphia, para esta edad existen registros de *Didelphis solimoensis*, *Hesperocynus dolgopola*, *Hyperdidelphys pattersoni*, *Philander entrerianus*, *Sparassocynus maimarensis* y *Thylatheridium hudsoni*. *H. pattersoni* pesaría 1,0 kg y sería animalívoro con consumo mayoritario de invertebrados. En trabajos previos, las restantes especies son clasificados como mesocarnívoros con masa menor a 1kg (Zimicz, 2014). De todas formas, para poder incorporarlas al “ecoespacio” generado, se consideró a *Thylatheridium cristatum* como análogo de *T. hudsoni*, a *Philander oposum* como análogo de *P. entrerianus* y a *Lutreolina crassicaudata* como análogo de *Didelphis solimoensis*. Debido a la diferencia de tamaño y dieta, y como se puede observar en la figura, no estarían en superposición ecológica (Figs. 6.12).

Montehermosense. Durante esta edad, los registros de prociénidos se asignan a *Cyonasua clausa* (mandíbula cuyos molares están muy desgastados y por eso no fueron incluidos en este trabajo), *Parahyaenodon argentinus* (sin molar carnívoros preservado), *Tetraprothomo argentinus* (sólo poscráneo), unos dientes de leche (Forasiepi *et al.*, 2007; Soibelzon, 2011) y tentativamente *C. groeberi* (véase sección 6.2.8 de Materiales y Métodos). En cuanto a los esparasodontes, se registran *Notocynus hermosicus* y *Thylacosmilus atrox* (Prevosti *et al.*, 2013). Como se mencionó arriba *T. atrox* no se solaparía con *C. groeberi* y en lo que respecta a *N. hermosicus*, como no se analizó aquí se lo consideró análogo a *Sipalocyon gracilis* siguiendo a Prevosti *et al.* (2013). Por lo que al tener una dieta más carnívora y una masa más chica que *C. groeberi*, no habría superposición entre Carnívora y Sparassodonta (Fig. 6.12).

Para esta edad se reconocen dentro de Didelphimorphia a *Hyperdidelphys inexpectata*, *H. parvula*, *H. pattersoni*, *Lutreolina biforata*, *L. tracheia*, *Sparassocynus bahiai*, *Sparassocynus heterotopicus* y *Thylophorops perplanus* (Goin y Pardiñas, 1996; Goin y de los Reyes, 2011; Zimicz, 2014). Los resultados de este trabajo indicarían que todas estas especies tendrían dietas animalívoras basadas en invertebrados y masas entre 530 g y 2,3 kg. Por lo tanto, *N. hermosicus* podría haberse solapado ecológicamente solamente con *Hyperdidelphys inexpectata* o *Thylophorops perplanus* (Fig. 6.12). Sin embargo, *H. inexpectata* y *T. perplanus* tendrían una

dieta más basada en invertebrados, mientras que la dieta de *N. hermosicus* estaría más basada en vertebrados.

Chapadmalalense. Los prociénidos hallados en los sedimentos sudamericanos de esta edad son *Cyonasua lutaria*, *Chapalmalania ortognatha* y *C. altaefrontis*, el primero con una masa estimada de 14 kg (Prevosti y Forasiepi, 2018) y los otros dos con un porte mayor (≈88 kg; Prevosti y Forasiepi, 2018). En este trabajo se infirió para las tres especies dietas generalistas con iguales proporciones de vertebrados y frutas, complementando con menores proporciones de invertebrados. Con respecto a los esparasodontes, se registran a *Borhyaenidium riggsi* y *Thylacosmilus atrox* (Prevosti *et al.*, 2013). En los análisis aquí presentados se estimó que *B. riggsi* tendría una dieta animalívora basada en carne de vertebrados y una masa estimada de 3 kg, por lo que no se superpondría ecológicamente con los prociénidos (Fig. 6.12). Si bien *Thylacosmilus* y *Chapalmalania* fueron animales de tamaño corporal grande y ambos consumían carne, las evidencias indicarían que *T. atrox* sería un depredador activo hipercarnívoro, mientras que *Chapalmalania* podría cazar presas pequeñas por ser más lento o restringirse a la carroña (Kraglievich y Olazabal, 1959; Marshall, 1976; Berman, 1994; Argot, 2004a; Prevosti *et al.*, 2010; de los Reyes *et al.*, 2013). Esto parecería ser evidencia suficiente para suponer que estas dos especies convivieron sin superponerse ecológicamente. Adicionalmente, se examinó la situación considerando tres carnívoros (*Conepatus altiramus*, “*Smilodontidion riggsi*” y “*Felis pumoides*”) con dudosa procedencia estratigráfica Chapadmalalense, a pesar de que posiblemente sean fósiles pleistocénicos (Berman, 1994; Cione y Tonni, 1995; Prevosti y Soibelzon, 2012; Prevosti y Forasiepi, 2018). Como se puede observar en la figura 6.12 sigue sin haber superposición y los resultados de *nearest neighbours* continúan sin mostrar indicios de agrupamiento. De manera complementaria, al evaluar ecosistemas actuales, como la sabana africana dentro del Serengeti, se observa que coexisten cinco grandes hipercarnívoros: el león *Panthera leo*, el leopardo *Panthera pardus*, el chita *Acinonyx jubatus*, el licaon *Lycaon pictus* y la hiena manchada *Crocuta crocuta* (Schaller, 1972; Sinclair y Norton-Griffiths, 1979; Sinclair y Arcese, 1995). Esta coexistencia es soportada por la separación en distintos gremios, dentro de los carnívoros, debido a diferencias en la distribución, densidad, uso del hábitat y actividad de los predadores y competidores (*e.g.*, estrategia de caza, tamaño de presa, habilidad para triturar huesos; Schaller, 1972; Sinclair y Norton-Griffiths, 1979; Sinclair y Arcese, 1995). De todas formas, esto no evita la competencia entre dichas especies; numerosos estudios han demostrado la existencia de cleptoparasitismo de las hienas y los leones sobre los licaones y los chitas, lo que provoca una disminución en la población de estos últimos en los períodos de mayor solapamiento ecológico (*e.g.*, Creel y Creel, 1996; Carbone *et al.*, 2005; Hayward *et al.*, 2006; Broekhuis *et al.*, 2013). Por lo que en el supuesto caso de que los félidos hayan convivido con los esparasodontes, se podría pensar en un escenario similar a la sabana africana actual y como se demostró en el capítulo 5 no existe evidencia que el ingreso de Carnivora haya influenciado en las tasas de especiación o extinción de Sparassodonta. Otro ejemplo de cleptoparasitismo es el de los osos negros *Ursus americanus* sobre los pumas *Puma concolor* en Norteamérica

(Elbroch *et al.*, 2015). Este caso de coexistencia posiblemente sea un mejor análogo a nuestro ejemplo del Chapadmalalense sudamericano. Mientras que los pumas son cazadores activos, los osos negros tienen hábitos omnívoros pero consumen un alto porcentaje de carroña que adquieren al robarles las presas que mataron los pumas (Murphy *et al.*, 1995; Allen *et al.*, 2014; Elbroch *et al.*, 2015). No suena ilógico pensar entonces que *Chapalmalania* (especies que, si bien consumían carne, era más bien omnívoras) pudieron haber convivido con *T. atrox* (especie hipercarnívora), sin llevar a ninguno a la extinción (Fig. 6.12).

En cuanto a los Didelphimorphia, se encuentran presentes *Didelphis crucialis*, *D. reigi*, *Hyperdidelphys inexpectata*, *H. parvula*, *H. dimartinoi*, *L. tracheia*, *Sparassocynus derivatus*, *Thylatheridium cristatum*, *T. pascuali* y *Thylophorops chapadmalensis* (Goin y Pardiñas, 1996; Goin y de los Reyes, 2011; Zimicz, 2014). De estas especies, la que se encuentra en un rango de tamaño comparable con los esparasodontes de la época es *Thylophorops chapadmalensis*, que en los análisis es clasificado como animalívora con predominancia de invertebrados. Por lo tanto, las especies de Sparassodonta y Didelphimorphia que están estudiadas en este trabajo para el Chapadmalalense no se superpondrían ecológicamente (Fig. 6.12).

6.5. CONCLUSIONES

Los resultados presentados en este capítulo son congruentes con estimaciones de dieta realizadas previamente mediante distintas metodologías y utilizando distintos tipos de *proxies* tales como isótopos y morfología craneal, mandibular y dentaria (Marshall, 1978; Goin y Montalvo, 1988; Van Valkenburgh, 1989, 1991; Goin *et al.*, 1992, 2009; Van Valkenburgh y Koepfli, 1993; Berman, 1994; Biknevicius y Van Valkenburgh, 1996; Goin y Pardiñas, 1996; Prevosti y Palmqvist, 2001; Argot, 2004a; Wroe *et al.*, 2004; Prevosti, 2006; Prevosti y Vizcaíno, 2006; Vizcaíno *et al.*, 2010; Blanco *et al.*, 2011; Goin y de los Reyes, 2011; Prevosti y Martin, 2013; Prevosti *et al.*, 2013, 2015; Soibelzon *et al.*, 2014; Zimicz, 2014; Bocherens *et al.*, 2016; Meloro *et al.*, 2017; Echarri *et al.*, 2017; Prevosti y Forasiepi, 2018; Croft *et al.*, 2018). Esto demuestra una vez más que la morfología del molar carnívor está relacionada con la dieta en las especies actuales, y por ende permite hacer inferencias acerca de la dieta de organismos fósiles (Crusafont-Pairó y Truyols-Santonja, 1953, 1956; Van Valkenburgh, 1989; Van Valkenburgh y Koepfli, 1993; Biknevicius y Van Valkenburgh, 1996; Meloro y Raia, 2010; Tarquini *et al.*, 2020).

Tanto el cráneo como la mandíbula, tienen un rol importante en la captura y procesamiento del alimento, por lo que es de esperar que posean estructuras y características especializadas sujetas a la dieta del animal. No obstante, el cráneo al ser una resultante de varias demandas funcionales (*e.g.*, alimentación, visión, sentido del olfato, procesamiento del cerebro), posee menos plasticidad que la mandíbula (Goswami, 2006; Figueirido *et al.*, 2011). Incluso dentro de la mandíbula, se ha estudiado la modularidad de la misma y los diferentes *constraints* a los que están sometidos el proceso coronoideo y la rama horizontal (Klingenberg y Leamy, 2001; Klingenberg *et al.*, 2003, 2004). Finalmente, si evaluamos la dentición, los

caninos, por ejemplo, pueden cumplir otro rol en algunos animales (e.g., rol social o comportamental; Biknevicius y Van Valkenburgh, 1996; Ungar, 2010; Chemisquy y Prevosti, 2014) por lo que pueden estar sujetos a otras demandas que disminuyen la correlación entre la forma de las estructuras y el tipo de alimentación. En cambio, los molares estudiados sólo se usan para procesar el alimento y es de esperar que tengan una mayor correlación con la dieta que la mandíbula (y esta última mayor que el cráneo), sin embargo, se vio que la “herencia” filogenética tiene una influencia preponderante en la forma de los mismos. Dicho “legado” filogenético, se evaluó de manera cualitativa en el PCA y se cuantificó al analizar mediante un RDA el efecto de la filogenia en la forma de los molares carnívoros de estos mamíferos. Allí se observó que 91,81% de la variación de la forma podía ser explicado por la filogenia, y al eliminar el efecto de la dieta y el tamaño explica un 42,60%.

En lo que respecta a las inferencias de dieta, en las estimaciones previas se clasificaba a la mayoría de los esparasodontes como hipercarnívoros (e.g., Argot, 2004; Blanco *et al.*, 2011; Prevosti *et al.*, 2013; Zimicz, 2014). Sin embargo, en este capítulo, al contemplar mayor información de la estructura de los molares y al descomponer la variable dieta en los distintos porcentajes de ítems consumidos, se pudieron inferir dietas con mayor detalle. A excepción de *cf. Nemolestes* sp. y *Stylocynus paranensis* que se les infiere dietas generalistas, el resto basarían su alimentación en ítems de origen animal (> 70%). Sin embargo, este porcentaje se alcanzaría con un equilibrio entre el consumo de carne de vertebrados y el consumo de invertebrados. Mientras las especies de mayor tamaño (i.e., la mayoría de los Borhyaenoidea y *Acyon myctoderos*) consumirían mayor proporción de vertebrados que de invertebrados, las especies de menor porte (i.e., la mayoría de los Hathliacynidae y *Pseudothylacynus rectus*) consumirían mayor proporción de invertebrados que de vertebrados. Con respecto a los didelphimorphios, existirían especies animalívoras, (*Hyperdidelphys* spp., *Lutreolina* spp., *Sparassocynus* spp. y *Thylatheridium* spp.) y generalistas (*Didelphis* spp. y *Thylorhynchops* spp.), siendo mayoritario el porcentaje de invertebrados en prácticamente todos los casos. Finalmente, en cuanto a Carnívora, a todos los félidos, mustélidos y algunos cánidos (*Canis* spp., *Dusicyon* spp., *Procyon* spp. y *Theriodictis* spp.) se les infirieron dietas con consumo mayoritario de vertebrados (> 50%), mientras que a todos los mefítidos, prociénidos y restantes cánidos (*Lycalopex* spp.), dietas generalistas. En cuanto a *Arctotherium* spp. los resultados obtenidos son congruentes con una dieta generalista carroñera, cómo ha sido propuesto en trabajos previos.

En lo que respecta a las inferencias de masa corporal, se pudo observar que existieron esparasodontes de pequeño-mediano porte (i.e., *cf. Nemolestes* sp., *Patene coloradensis* y todos los Hathliacynidae) y otros de gran porte (i.e., *Stylocynus paranensis* y todos los Borhyaenoidea). Con respecto a los didelphimorphios, todas serían especies de pequeño porte con masas que van desde los 200 g hasta los 5 kg. Finalmente, en cuanto a Carnívora, todas las especies emparentadas con especies actuales (i.e., *Conepatus*, *Galictis*, *Leopardus*, *Lyncodon*, *Lycalopex*) tuvieron masas inferidas esperadas dentro del rango de dichas especies actuales, mientras que

para otras especies extintas se obtuvieron masas superiores al rango de especies actuales para esas familias (*i.e.*, *Arctotherium*, *Cyonasua*, *Chapalmalania*, *Canis dirus*).

Los resultados obtenidos, en cuanto a las inferencias de la dieta y la masa corporal de especies fósiles, permiten comprender la evolución del gremio de mamíferos carnívoros en Sudamérica. En el presente capítulo se demostró que los últimos esparasodontes (*Borhyaenidium* spp., *Eutemnodus* spp., *Notictis ortizi*, *Notocynus hermosicus*, *Stylocynus paranensis*, *Thylacosmilus atrox*) no se solaparon ecológicamente con los carnívoros (*Cyonasua* spp., *Chapalmalania* spp.), ni con los didelphimorphia carnívoros (*Didelphis* spp., *Hyperdidelphys* spp., *Lutreolina* spp., *Sparassocynus* spp., *Thylatheridium* spp., *Thylomorphops* spp.) con los que convivieron durante el Mioceno Tardío y Plioceno. Esto es coherente con los resultados de trabajos previos (*e.g.*, Forasiepi *et al.*, 2007; Prevosti *et al.*, 2013; Zimicz, 2014) y del capítulo previo que sugieren que la extinción de los esparasodontes no fue causada por un desplazamiento competitivo por parte de otros depredadores.

6.6. REFERENCIAS

- Adams, D.C. 2014. A method for assessing phylogenetic least squares models for shape and other high-dimensional multivariate data. *Evolution* 68: 2675–2688.
- Adams, D.C. y Collyer, M.L. 2016. On the comparison of the strength of morphological integration across morphometric datasets. *Evolution* 70: 2623–2631.
- Adams, D.C., Collyer, M.L., Kaliontzopoulou, A. y Balken, E.K. 2021. *Geomorph: software for geometric morphometric analyses*. R package version 4.0. <https://cran.r-project.org/package=geomorph>.
- Allen, M.L., Elbroch, L.M., Wilmers, C.C. y Wittmer, H.U. 2014. Trophic facilitation or limitation? Comparative effects of pumas and black bears on the scavenger community. *PLoS ONE* 9: e102257.
- Alves-Costa, C.P., Da Fonseca, G.A.B. y Christófar, C. 2004. Variation in the diet of the brown-nosed coati (*Nasua nasua*) in southeastern Brazil. *Journal of Mammalogy* 85: 478–482.
- Ameghino, C. 1916. Sobre la dentadura superior de *Arctotherium* en edad juvenil. *Physis* 2: 435–437.
- Anderson, J.F., Hall-Martin, A. y Russell, D.A. 1985. Long-bone circumference and weight in mammals, birds and dinosaurs. *Journal of Zoology* 207: 53–61.
- Anyonge, W. 1993. Body mass in large extant and extinct carnivores. *Journal of Zoology* 231: 339–350.
- Anyonge, W. y Roman, C. 2006. New body mass estimates for *Canis dirus*, the extinct Pleistocene dire wolf. *Journal of Vertebrate Paleontology* 26: 209–212.
- Argot, C. 2003a. Postcranial functional adaptations in the South American Miocene borhyaenoids (Mammalia, Metatheria): *Cladosictis*, *Pseudonotictis* and *Sipalocyon*. *Alcheringa: An Australasian Journal of Palaeontology* 27: 303–356.
- Argot, C. 2003b. Functional adaptations of the postcranial skeleton of two Miocene borhyaenoids (Mammalia, Metatheria), *Borhyaena* and *Prothylacinus*, from South America. *Palaeontology* 46: 1213–1267.
- Argot, C. 2004a. Evolution of South American mammalian predators (Borhyaenoidea): Anatomical and palaeobiological implications. *Zoological Journal of the Linnean Society*

140: 487–521.

- Argot, C. 2004b. 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: 229–266.
- 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* 54: 447–480.
- Asahara, M., Saito, K., Kishida, T., Takahashi, K. y Bessho, K. 2016. Unique pattern of dietary adaptation in the dentition of Carnivora: its advantage and developmental origin. *Proceedings Of The Royal Society B* 283: 20160375.
- Astúa, D. 2015. Family Didelphidae (Opossums). En: Wilson, D.E. y R.A. Mittermeier (Eds.), *Handbook of the Mammals of the World. Vol. 5. Monotremes and Marsupials*, Lynx Edicions, Barcelona, pp. 70–186.
- Bacon, C.D., Silvestro, D., Jaramillo, C., Smith, B.T., Chakrabarty, P. y Antonelli, A. 2015. Biological evidence supports an early and complex emergence of the Isthmus of Panama. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 112: 6110–6115.
- Baken, E.K., Collyer, M.L., Kaliontzopoulou, A. y Adams, D.C. 2021. gmShiny and geomorph v4.0: new graphical interface and enhanced analytics for a comprehensive morphometric experience. *Methods in Ecology and Evolution* Submitted.
- Baker, A.M. 2015. Family Dasyuridae (Carnivorous marsupials). En: Wilson, D.E. y R.A. Mittermeier (Eds.), *Handbook of the Mammals of the World. Vol. 5. Monotremes and Marsupials*, Lynx Edicions, Barcelona, pp. 232–348.
- Beck, R.M.D. y Taglioretti, M.L. 2020. A nearly complete juvenile skull of the marsupial *Sparassocynus derivatus* from the Pliocene of Argentina, the affinities of “sparassocynids”, and the diversification of opossums (Marsupialia; Didelphimorphia; Didelphidae). *Journal of Mammalian Evolution* 27: 385–417.
- Beck, R.M.D., Voss, R.S. y Jansa, S.A. 2021. *Craniodental Morphology and Phylogeny of Marsupials*. Pre-print <https://doi.org/10.31233/osf.io/rph78>
- Berman, W.D. 1994. [Los carnívoros continentales (Mammalia, Carnivora) del Cenozoico en la provincia de Buenos Aires. Tesis doctoral, Universidad Nacional de La Plata, 411 p. Sin publicar].
- Berta, A. 1989. Quaternary evolution and biogeography of the large South American Canidae (Mammalia: Carnivora). *University of California Publication Geological. Sciences* 132: 1–149.
- Biknevicius, A.R. y Van Valkenburgh, B. 1996. Design for killing: craniodental adaptations of predators. En: Gittleman, J.L. (Ed.), *Carnivore Behavior, Ecology, and Evolution. Vol. 2*, Cornell Univerty Press, New York, pp. 393–428.
- Blanco, R.E., Jones, W.W. y Grinspan, G.A. 2011. Fossil marsupial predators of South America (Marsupialia, Borhyaenoidea): bite mechanics and palaeobiological implications. *Alcheringa: An Australasian Journal of Palaeontology* 35: 377–387.
- Bocherens, H., Cotte, M., Bonini, R., Scian, D., Straccia, P., Soibelzon, L. y Prevosti, F.J. 2016. Paleobiology of sabretooth cat *Smilodon populator* in the Pampean Region (Buenos Aires Province, Argentina) around the Last Glacial Maximum: Insights from carbon and nitrogen stable isotopes in bone collagen. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 449: 463–474.
- Bond, M. y Pascual, R. 1983. Nuevos y elocuentes restos craneanos de *Proborhyaena gigantea* Ameghino, 1897 (Marsupialia, Borhyaenidae, Proborhyaeninae) de la edad Deseadense.

Un ejemplo de coevolución. *Ameghiniana* 20: 47–60.

- Broekhuis, F., Cozzi, G., Valeix, M., McNutt, J.W. y Macdonald, D.W. 2013. Risk avoidance in sympatric large carnivores: reactive or predictive? *Journal of Animal Ecology* 82: 1098–1105.
- Burmeister, K.H.K. 1866. Lista de los mamíferos fósiles del terreno diluviano. *Anales Del Museo Público de Buenos Aires* 1: 121–232.
- Cáceres, N.C., Ghizoni-Jr., I.R. y Graipel, M.E. 2002. Diet of two marsupials, *Lutreolina crassicaudata* and *Micoureus demerarae*, in a coastal Atlantic Forest island of Brazil. *Mammalia* 66: 331–340.
- Carbone, C., Frame, L., Frame, G., Malcolm, J., Fanshawe, J., FitzGibbon, C., Schaller, G., Gordon, I.J., Rowcliffe, J.M. y Du Toit, J.T. 2005. Feeding success of African wild dogs (*Lycaon pictus*) in the Serengeti: the effects of group size and kleptoparasitism. *Journal of Zoology* 266: 153–161.
- Carbone, C., Mace, G.M., Roberts, S.C. y Macdonald, D.W. 1999. Energetic constraints on the diet of terrestrial carnivores. *Nature* 402: 286–288.
- Castillo, D.F. 2011. [Ecología espacial, temporal y tráfica del zorrino (*Conepatus chinga*) en un área natural y un área de uso agrícola. Tesis doctoral, Universidad Nacional del Sur, Bahía Blanca. Sin publicar].
- Chemisquy, M.A. y Prevosti, F.J. 2014. It Takes More Than Large Canines To Be a Sabretooth Predator. *Mastozoología Neotropical* 21: 27–36.
- Chemisquy, M.A., Prevosti, F.J., Martin, G. y Flores, D.A. 2015. Evolution of molar shape in didelphid marsupials (Marsupialia: Didelphidae): Analysis of the influence of ecological factors and phylogenetic legacy. *Zoological Journal of the Linnean Society* 173: 217–235.
- Christensen, H.B. 2014. Similar associations of tooth microwear and morphology indicate similar diet across marsupial and placental mammals. *PLoS ONE* 9: e102789.
- Christiansen, P. y Harris, J.M. 2005. Body size of *Smilodon* (Mammalia: Felidae). *Journal of Morphology* 266: 369–384.
- Cione, A.L. y Tonni, E.P. 1995. Chronostratigraphy and “Land-Mammal Ages” in the Cenozoic of southern South America: principles, practices, and the “Uquian” problem. *Journal of Paleontology* 69: 135–159.
- Cione, A.L., Gasparini, G.M., Soibelzon, E., Soibelzon, L.H. y Tonni, E.P. 2015. *The Great American Biotic Interchange: A South American Perspective*. Springer, 106 p.
- Clark, P.J. y Evans, F.C. 1954. Distance to nearest neighbor as a measure of spatial relationships in populations. *Ecology* 35: 445–453.
- Coates, A.G. y Stallard, R.F. 2013. How old is the isthmus of Panama? *Bulletin of Marine Science* 89: 801–813.
- Creel, S. y Creel, N.M. 1996. Limitation of African wild dogs by competition with larger carnivores. *Conservation Biology* 10: 526–538.
- Croft, D.A., Engelman, R.K., Dolgushina, T. y Wesley, G. 2018. Diversity and disparity of sparassodonts (Metatheria) reveal non-analogue nature of ancient South American mammalian carnivore guilds. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 285: 20172012.
- Crusafont-Pairó, M. y Truyols-Santonja, J. 1953. Un ensayo goniométrico sobre la carnífera inferior de los Fisípedos. *Estudios Geológicos* 18: 225–256.
- Crusafont-Pairó, M. y Truyols-Santonja, J. 1956. A biometric study of the evolution of fissiped carnivores. *Evolution* 10: 314–332.

- Davis, J.C. 1986. *Statistics and Data Analysis in Geology*. John Wiley & Sons, New York.
- Davis, M. y Pineda Munoz, S. 2016. The temporal scale of diet and dietary proxies. *Ecology and Evolution* 6: 1883–1897.
- Donadio, E., Di Martino, S., Aubone, M. y Novaro, A.J. 2004. Feeding ecology of the Andean hog-nosed skunk (*Conepatus chinga*) in areas under different land use in north-western Patagonia. *Journal of Arid Environments* 56: 709–718.
- Donohue, S.L., DeSantis, L.R.G., Schubert, B.W. y Ungar, P.S. 2013. Was the giant short-faced bear a hyper-scavenger? A new approach to the dietary study of ursids using dental microwear textures. *PLoS One* 8: e77531.
- Dragoo, J.W. 2009. Family Mephitidae (skunks). En: Wilson, D.E. y R.A. Mittermeier (Eds.), *Handbook of the Mammals of the World. Vol. 1. Carnivores*, Lynx Edicions, Barcelona, pp. 532–563.
- Echarri, S., Ercoli, M.D., Chemisquy, M.A., Turazzini, G. y Prevosti, F.J. 2017. Mandible morphology and diet of the South American extinct metatherian predators (Mammalia, Metatheria, Sparassodonta). *Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh* 106: 277–288.
- Elbroch, L.M., Lendrum, P.E., Allen, M.L. y Wittmer, H.U. 2015. Nowhere to hide: pumas, black bears, and competition refuges. *Behavioral Ecology* 26: 247–254.
- Emslie, S.D. 1995. The fossil record of *Arctodus pristinus* (Ursidae: Tremarctinae) in Florida. *Bulletin of the Florida Museum of Natural History* 37: 501–514.
- Emslie, S.D. y Czaplewski, N.J. 1985. A new record of the giant shortfaced bear, *Arctodus simus*, from western North America with a reevaluation of its paleobiology. *Natural History Museum of Los Angeles County Contributions in Science* 371: 1–12.
- Engelman, R.K. y Croft, D.A. 2014. A new species of small-bodied sparassodont (Mammalia, Metatheria) from the middle Miocene locality of Quebrada Honda, Bolivia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 34: 672–688.
- Engelman, R.K. y Croft, D.A. 2019. Strangers in a strange land: ecological dissimilarity to metatherian carnivores may partly explain early colonization of South America by *Cyonasua*-group procyonids. *Paleobiology* 45: 598–611.
- Engelman, R.K., Anaya, F. y Croft, D.A. 2015. New specimens of *Acyon myctoderos* (Metatheria, Sparassodonta) from Quebrada Honda, Bolivia. *Ameghiniana* 52: 204–225.
- Ercoli, M.D. y Prevosti, F.J. 2011. 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.
- Evans, A.R., Fortelius, M., Jernvall, J. y Eronen, J.T. 2005. Dental ecomorphology of extant European carnivorans. En: Żądzińska, E. (Ed.), *Current Trends in Dental Morphology Research: 13th International Symposium on Dental Morphology*, University of Łódź Press, Łódź, pp. 223–232.
- Facure, K.G. y do Nascimento Ramos, V. 2011. Food habits of the thick-tailed opossum *Lutreolina crassicaudata* (Didelphimorphia, Didelphidae) in two urban areas of southeastern Brazil. *Mammalian Biology* 76: 234–236.
- Figueirido, B. y Soibelzon, L.H. 2010. Inferring palaeoecology in extinct tremarctine bears (Carnivora, Ursidae) using geometric morphometrics. *Lethaia* 43: 209–222.
- Figueirido, B., Palmqvist, P. y Pérez-Claros, J.A. 2009. Ecomorphological correlates of craniodental variation in bears and paleobiological implications for extinct taxa: An approach based on geometric morphometrics. *Journal of Zoology* 277: 70–80.

- Figueirido, B., Tseng, Z.J. y Martín-Serra, A. 2013. Skull shape evolution in durophagous carnivorans. *Evolution* 67: 1975–1993.
- Figueirido, B., Pérez-Claros, J.A., Torregrosa, V., Martín-Serra, A. y Palmqvist, P. 2010. Demythologizing *Arctodus simus*, the ‘Short-Faced’ long-legged and predaceous bear that never was. *Journal of Vertebrate Paleontology* 30: 262–275.
- Figueirido, B., MacLeod, N., Krieger, J., De Renzi, M., Pérez-Claros, J.A. y Palmqvist, P. 2011. Constraint and adaptation in the evolution of carnivoran skull shape. *Paleobiology* 37: 490–518.
- Forasiepi, A.M. 2009. Osteology of *Arctodictis sinclairi* (Mammalia, Metatheria, Sparassodonta) and phylogeny of Cenozoic metatherian carnivores from South America. *Monogr. Mus. Argentino Cienc. Nat., n.S.* 6: 1–174.
- Forasiepi, A.M., Martinelli, A.G. y Goin, F.J. 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: 143–159.
- Forasiepi, A.M., Soibelzon, L.H., Gomez, C.S., Sánchez, R., Quiroz, L.I., Jaramillo, C. y Sánchez-Villagra, M.R. 2014. Carnivorans at the Great American Biotic Interchange: new discoveries from the northern neotropics. *Naturwissenschaften* 101: 965–974.
- Freckleton, R.P. 2009. The seven deadly sins of comparative analysis. *Journal of Evolutionary Biology* 22: 1367–1375.
- Freckleton, R.P., Harvey, P.H. y Pagel, M. 2002. Phylogenetic analysis and comparative data: a test and review of evidence. *The American Naturalist* 160: 712–726.
- Garshelis, D.L. 2009. Family Ursidae (bears). En: Wilson, D.E. y R.A. Mittermeier (Eds.), *Handbook of the Mammals of the World. Vol. 1. Carnivores*, Lynx Edicions, Barcelona, pp. 448–497.
- Gaubert, P. 2009a. Family Nandiniidae (African palm civet). En: Wilson, D.E. y R.A. Mittermeier (Eds.), *Handbook of the Mammals of the World. Vol. 1. Carnivores*, Lynx Edicions, Barcelona, pp. 50–53.
- Gaubert, P. 2009b. Family Prionodontidae (Linsangs). En: Wilson, D.E. y R.A. Mittermeier (Eds.), *Handbook of the Mammals of the World. Vol. 1. Carnivores*, Lynx Edicions, Barcelona, pp. 170–173.
- Giarla, T.C. y Jansa, S.A. 2014. The role of physical geography and habitat type in shaping the biogeographical history of a recent radiation of Neotropical marsupials (*Thylamys*: Didelphidae). *Journal of Biogeography* 41: 1547–1558.
- Gilchrist, J.S., Jennings, A.P., Veron, G. y Cavallini, P. 2009. Family Herpestidae (mongooses). En: Wilson, D.E. y R.A. Mittermeier (Eds.), *Handbook of the Mammals of the World. Vol. 1. Carnivores*, Lynx Edicions, Barcelona, pp. 262–329.
- Goin, F.J. y Montalvo, C. 1988. Revisión sistemática y reconocimiento de una nueva especie del género *Thylatheridium* Reig (Marsupialia, Didelphidae). *Ameghiniana* 25: 161–167.
- Goin, F.J. y Pardiñas, U.F.J. 1996. Revision de las especies del género *Hyperdidelphys* Ameghino, 1904 (Mammalia, Marsupialia, Didelphidae). Su significación filogenética, estratigráfica y adaptativa en el Neogeno del Cono Sur Sudamericano. *Estudios Geológicos* 52: 327–359.
- Goin, F.J. y de los Reyes, M. 2011. Contribución al conocimiento de los representantes extintos de *Lutreolina* Thomas, 1910 (Mammalia, Marsupialia, Didelphidae). *Historia Natural Tercera Serie* 1: 15–25.
- Goin, F.J., Velázquez, C. y Scaglia, O. 1992. Orientación de las crestas cortantes en el molar tribosfénico. Sus implicancias funcionales en didelfoideos (Marsupialia) fósiles y vivientes. *Revista Del Museo de La Plata (Nueva Serie)* 9: 183–198.
- Goin, F.J., Zimicz, N., de los Reyes, M. y Soibelzon, L. 2009. A new large didelphid of the genus

- Thylophorops* (Mammalia: Didelphimorphia: Didelphidae), from the late Tertiary of the Pampean Region (Argentina). *Zootaxa* 2005: 35–46.
- Goin, F.J., Woodburne, M.O., Zimicz, A.N., Martin, G.M. y Chornogubsky, L. 2016. *A Brief History of South American Metatherians: Evolutionary Contexts and Intercontinental Dispersals*. Springer, 245 p.
- Goodall, C. 1991. Procrustes methods in the statistical analysis of shape. *Journal of the Royal Statistical Society, Series B (Methodological)* 53: 285–339.
- Goodman, S.M. 2009. Family Eupleridae (Madagascar carnivores). En: Wilson, D.E. y R.A. Mittermeier (Eds.), *Handbook of the Mammals of the World. Vol. 1. Carnivores*, Lynx Edicions, Barcelona, pp. 330–351.
- Gordon, C.L. 2003. A first look at estimating body size in dentally conservative marsupials. *Journal of Mammalian Evolution* 10: 1–21.
- Goswami, A. 2006. Morphological integration in the carnivoran skull. *Evolution* 60: 169.
- Grafen, A. 1989. The Phylogenetic Regression. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 326: 119–157.
- Hammer, Ø., Harper, D.A.T. y Ryan, P.D. 2001. Past: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica* 4: 4.
- Hayward, M.W., Hofmeyr, M., O'Brien, J. y Kerley, G.I.H. 2006. Prey preferences of the cheetah (*Acinonyx jubatus*) (Felidae: Carnivora): morphological limitations or the need to capture rapidly consumable prey before kleptoparasites arrive? *Journal of Zoology* 270: 615–627.
- Helgen, K.M. y Veatch, E.G. 2015. Recently extinct Australian marsupials and monotremes. En: Wilson, D.E. y R.A. Mittermeier (Eds.), *Handbook of the Mammals of the World. Vol. 5. Monotremes and Marsupials*, Lynx Edicions, Barcelona, pp. 17–31.
- Hogue, A.S. y Ziashakeri, S. 2010. Molar crests and body mass as dietary indicators in marsupials. *Australian Journal of Zoology* 58: 56–68.
- Jansa, S.A., Barker, F.K. y Voss, R.S. 2013. The early diversification history of didelphid marsupials: a window into South America's 'splendid isolation'. *Evolution* 68: 684–695.
- Jennings, A.P. y Veron, G. 2009. Family Viverridae (civets, genets and oiyans). En: Wilson, D.E. y R.A. Mittermeier (Eds.), *Handbook of the Mammals of the World. Vol. 1. Carnivores*, Lynx Edicions, Barcelona, pp. 174–233.
- Kay, R.F. 1975. The functional adaptations of primate molar teeth. *American Journal of Physical Anthropology* 43: 195–216.
- Kay, R.F. y Hylander, W.L. 1978. The dental structure of mammalian folivores with special reference to Primates and Phalangeroidea (Marsupialia). En: Montgomery, G.G. (Ed.), *The Ecology of arboreal folivores*, Smithsonian Institution Press, Washington D. C., pp. 173–191.
- Kay, R.F., Sussman, R.W. y Tattersall, I. 1978. Dietary and dental variations in the genus *Lemur*, with comments concerning dietary-dental correlations among Malagasy primates. *American Journal of Physical Anthropology* 49: 119–127.
- Kays, R. 2009. Family Procyonidae (raccons). En: Wilson, D.E. y R.A. Mittermeier (Eds.), *Handbook of the Mammals of the World. Vol. 1. Carnivores*, Lynx Edicions, Barcelona, pp. 504–531.
- Klingenberg, C.P. y Leamy, L.J. 2001. Quantitative Genetics of Geometric Shape in the Mouse Mandible. *Evolution* 55: 2342–2352.
- Klingenberg, C.P., Mebus, K. y Auffray, J.-C. 2003. Developmental integration in a complex morphological structure: how distinct are the modules in the mouse mandible? *Evolution*

and Development 5: 522–531.

- Klingenberg, C.P., Leamy, L.J. y Cheverud, J.M. 2004. Integration and Modularity of Quantitative Trait Locus Effects on Geometric Shape in the Mouse Mandible. *Genetics* 166: 1909–1921.
- Kraglievich, J.L. y Reig, O.A. 1954. Un nuevo procionido del Plioceno de Las Playas (Provincia de Córdoba). *Revista de La Asociación Geológica Argentina* 9: 210–231.
- Kraglievich, J.L. y Olazabal, A.G. de 1959. Los procionidos extinguidos del género *Chapalmalania* Ameghino. *Revista Del Museo Argentino de Ciencias Naturales 'Bernardino Rivadavia', Ciencias Zoológicas* 6: 1–59.
- Kurtén, B. 1967. Pleistocene bears of North America 2. *Acta Zoologica Fennica* 117: 1–60.
- Kutschera, V.E., Bidon, T., Hailer, F., Rodi, J.L., Fain, S.R. y Janke, A. 2014. Bears in a forest of gene trees: Phylogenetic inference is complicated by incomplete lineage sorting and gene flow. *Molecular Biology and Evolution* 31: 2004–2017.
- Larivière, S. y Jennings, A.P. 2009. Family Mustelidae (weasels and relatives). En: Wilson, D.E. y R.A. Mittermeier (Eds.), *Handbook of the Mammals of the World. Vol. 1. Carnivores*, Lynx Edicions, Barcelona, pp. 564–656.
- Legendre, P. y Legendre, L. 1998. *Numerical Ecology*, 2nd ed. Elsevier, Amsterdam, 870 p.
- Leigh, E.G., O'Dea, A. y Vermeij, G.J. 2014. Historical biogeography of the isthmus of Panama. *Biological Reviews* 89: 148–172.
- de los Reyes, M., Poiré, D., Soibelzon, L., Zurita, A.E. y Arrouy, M.J. 2013. First evidence of scavenging of a *Glyptodont* (Mammalia, Glyptodontidae) from the Pliocene of the Pampean region (Argentina): taphonomic and paleoecological remarks. *Palaeontologia Electronica* 16: 1–13.
- Lund, P.W. 1839. Cuop-d'oeil sur les espèces éteintes de Mammifères du Brésil; extrait de quelques mémoires présentés à l'Académie royal des Sciences de Copenhague. *Annales Des Sciences Naturelles, Zoologie* 11: 214–234.
- MacDonald, J.T. y Nel, J.A.J. 1986. Comparative diets of sympatric small carnivores. *South African Journal of Wildlife Research* 16: 115–121.
- Marshall, L.G. 1976. Evolution of the Thylacosmilidae, extinct saber-tooth marsupials of South America. *PaleoBios* 23: 1–31.
- Marshall, L.G. 1977. Evolution of the carnivorous adaptive zone in South America. En: Hecht, M.K., P.C. Goody y B.M. Hecht (Eds.), *Major patterns in vertebrate evolution*, Springer US, Boston, MA, pp. 709–721.
- Marshall, L.G. 1978. Evolution of the Borhyaenidae, extinct south american predaceous marsupials. *University of California Publications in Geological Science* 17: 1–89.
- Marshall, L.G. 1979. Review of the Prothylacyninae, an extinct subfamily of South American 'Dog-like' Marsupials. *Fieldiana Geology* 3: 1–50.
- Marshall, L.G. 1981. Review of the Hathylacyninae, an extinct subfamily of South American 'Dog-like' Marsupials. *Fieldiana Geology* 7: 1–120.
- Martins, E.P. y Hansen, T.F. 1997. Phylogenies and the Comparative Method: a General Approach to Incorporating Phylogenetic Information into the Analysis of Interspecific Data. *The American Naturalist* 149: 646–667.
- Martins, E.P., Diniz-Filho, J.A.F. y Housworth, E.A. 2002. Adaptive constraints and the phylogenetic comparative method: a computer simulation test. *Evolution* 56: 1–13.
- Matheus, P.E. 1995. Diet and co-ecology of Pleistocene short-faced bears and brown bears in Eastern Beringia. *Quaternary Research* 44: 447–453.
- Meloro, C. y Raia, P. 2010. Cats and dogs down the tree: the tempo and mode of evolution in

- the lower carnassial of fossil and living Carnivora. *Evolutionary Biology* 37: 177–186.
- Meloro, C., Raia, P., Piras, P., Barbera, C. y O'Higgins, P. 2008. The shape of the mandibular corpus in large fissiped carnivores: Allometry, function and phylogeny. *Zoological Journal of the Linnean Society* 154: 832–845.
- Meloro, C., Hunter, J., Tomsett, L., Portela Miguez, R., Prevosti, F.J. y Brown, R.P. 2017. Evolutionary ecomorphology of the Falkland Islands wolf *Dusicyon australis*. *Mammal Review* 1–5.
- Mitchell, K.J., Bray, S.C., Bover, P., Soibelzon, L., Schubert, B.W., Prevosti, F., Prieto, A., Martin, F., Austin, J.J. y Cooper, A. 2016. Ancient mitochondrial DNA reveals convergent evolution of giant short-faced bears (Tremarctinae) in North and South America. *Biology Letters* 12: 20160062.
- Montes, C., Cardona, A., Jaramillo, C., Pardo, A., Silva, J.C., Valencia, V., Ayala, C., Pérez-Angel, L.C., Rodríguez-Parra, L.A., Ramirez, V. y Niño, H. 2015. Middle Miocene closure of the Central American Seaway. *Science* 348: 226–229.
- Montes, C., Cardona, A., McFadden, R., Morón, S.E., Silva, C.A., Restrepo-Moreno, S., Ramírez, D.A., Hoyos, N., Wilson, J., Farris, D., Bayona, G.A., Jaramillo, C.A., Valencia, V., Bryan, J. y Flores, J.A. 2012. Evidence for middle Eocene and younger land emergence in central Panama: Implications for Isthmus closure. *Bulletin of the Geological Society of America* 124: 780–799.
- Muizon, C. de y Ladevèze, S. 2020. Cranial anatomy of *Andinodelphys cochabambensis*, a stem metatherian from the early Palaeocene of Bolivia. *Geodiversitas* 42: 597–739.
- Muizon, C. de, Ladevèze, S., Selva, C., Vignaud, R. y Goussard, F. 2018. *Allqokirus australis* (Sparassodonta, Metatheria) from the early Palaeocene of Tiupampa (Bolivia) and the rise of the metatherian carnivorous radiation in South America. *Geodiversitas* 40: 363.
- Murphy, K.M., Felzien, G.S., Hornocker, M.G. y Ruth, T.K. 1995. Encounter competition between bears and cougars: some ecological implications. *Ursus* 10: 55–60.
- Myers, T.J. 2001. Prediction of marsupial body mass. *Australian Journal of Zoology* 49: 99.
- Neal, E. 1970. The banded mongoose, *Mungos mungo* Gmelin. *East African Wildlife Journal (African Journal of Ecology)* 71: 63–71.
- Nel, J.A.J. 1978. Notes on the food and foraging behavior of the bat-eared fox, *Otocyon megalotis*. *Bulletin of Carnegie Museum of Natural History* 6: 132–137.
- Orme, D., Freckleton, R., Thomas, G., Petzoldt, T., Fritz, S., Isaac, N. y Pearse, W. 2018. *caper: Comparative Analyses of Phylogenetics and Evolution in R*. R package version 1.0.1. <https://CRAN.R-project.org/package=caper>
- Palacios, R., Walker, R.S. y Novaro, A.J. 2012. Differences in diet and trophic interactions of Patagonian carnivores between areas with mostly native or exotic prey. *Mammalian Biology* 77: 183–189.
- Palma, R.E. y Valladares-Gómez, A. 2015. Family Microbiotheriidae (monito del monte). En: Wilson, D.E. y R.A. Mittermeier (Eds.), *Handbook of the Mammals of the World. Vol. 5. Monotremes and Marsupials*, Lynx Edicions, Barcelona, pp. 200–209.
- Patterson, B. y Pascual, R. 1968. The fossil mammal fauna of South America. *The Quarterly Review of Biology* 43: 409–451.
- Patterson, B.D. 2015. Family Caenolestidae (shrew-oposums). En: Wilson, D.E. y R.A. Mittermeier (Eds.), *Handbook of the Mammals of the World. Vol. 5. Monotremes and Marsupials*, Lynx Edicions, Barcelona, pp. 188–199.
- Prevosti, F.J. 2006. [Grandes cánidos (Carnivora, Canidae) del Cuaternario de la República Argentina: sistemática, filogenia, bioestratigrafía y paleoecología. Tesis Doctoral,

Universidad Nacional de La Plata, 501 p. Sin publicar].

- Prevosti, F.J. y Palmqvist, P. 2001. Análisis ecomorfológico del cánido hipercarnívoro *Theriodictis platensis* Mercerat (Mammalia, Carnivora), basado en un nuevo ejemplar del Peistoceno de Argentina. *Ameghiniana* 38: 375–384.
- Prevosti, F.J. y Vizcaíno, S.F. 2006. Paleoecology of the large carnivore guild from the late Pleistocene of Argentina. *Acta Palaeontologica Polonica* 51: 407–422.
- Prevosti, F.J. y Soibelzon, L.H. 2012. Evolution of the South American carnivores (Mammalia, Carnivora): a paleontological perspective. En: Patterson, B.D. y L.P. Costa (Eds.), *Bones, Clones, and Biomes: The History and Geography of Recent Neotropical Mammals*, University of Chicago Press, Chicago, pp. 102–122.
- Prevosti, F.J. y Martin, F.M. 2013. Paleoecology of the mammalian predator guild of Southern Patagonia during the latest Pleistocene: Ecomorphology, stable isotopes, and taphonomy. *Quaternary International* 305: 74–84.
- Prevosti, F.J. y Schubert, B.W. 2013. First taxon date and stable isotopes (^{13}C , ^{15}N) for the large hypercarnivorous South American canid *Protocyon troglodytes* (Canidae, Carnivora). *Quaternary International* 305: 67–73.
- Prevosti, F.J. y Forasiepi, A.M. 2018. *Evolution of South American Mammalian Predators during the Cenozoic: Paleobiogeographic and Paleoenvironmental Contingencies*. Springer International Publishing, Cham, 358 p.
- Prevosti, F.J., Turazzini, G.F. y Amelia Chemisquy, M. 2010. Morfología craneana en tigres dientes de sable: Alometría, función y filogenia. *Ameghiniana* 47: 239–256.
- Prevosti, F.J., Forasiepi, A. y Zimicz, N. 2013. The evolution of the cenozoic terrestrial mammalian predator guild in South America: competition or replacement? *Journal of Mammalian Evolution* 20: 3–21.
- Prevosti, F.J., Santiago, F., Prates, L. y Salemme, M. 2011. Constraining the time of extinction of the South American fox *Dusicyon avus* (Carnivora, Canidae) during the late Holocene. *Quaternary International* 245: 209–217.
- Prevosti, F.J., Forasiepi, A.M., Ercoli, M.D. y Turazzini, G.F. 2012. Paleoecology of the mammalian carnivores (Metatheria, Sparassodonta) of the Santa Cruz Formation (late Early Miocene). En: Vizcaino, S.F., R.F. Kay y M.S. Bargo (Eds.), *Early Miocene paleobiology in Patagonia*, Cambridge University Press, Cambridge, pp. 173–193.
- Prevosti, F.J., Ramírez, M.A., Schiaffini, M., Martin, F., Udrizar Sauthier, D.E., Carrera, M., Sillero-Zubiri, C. y Pardiñas, U.F.J. 2015. Extinctions in near time: new radiocarbon dates point to a very recent disappearance of the South American fox *Dusicyon avus* (Carnivora: Canidae). *Biological Journal of the Linnean Society* 116: 704–720.
- R Core Team. 2021. *R: a language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. World Wide Web: <http://www.R-project.org>
- Raia, P., Carotenuto, F., Meloro, C., Piras, P. y Pushkina, D. 2010. The shape of contention: Adaptation, history, and contingency in ungulate mandibles. *Evolution* 64: 1489–1503.
- Rangel, C., Carneiro, L., Paglarelli Bergqvist, L., Olivera, É., Goin, F. y Babot, M. 2019. Diversity, affinities and adaptations of the basal sparassodont *Patene* Simpson, 1935 (Mammalia, Metatheria). *Ameghiniana* 56: 263–289.
- Revell, L.J. 2012. phytools: An R package for phylogenetic comparative biology (and other things). *Methods in Ecology and Evolution* 3: 217–223.
- Reig, O.A. y Simpson, G.G. 1972. *Sparassocynus* (Marsupialia, Didelphidae), a peculiar mammal from the late Cenozoic of Argentina. *Journal of Zoology* 167: 511–539.
- Reig, O.A., Kirsch, J.A.W. y Marshall, L.G. 1987. Systematic relationships of the living and

- neocenoico American 'opossumlike' marsupials (suborder Didelphimorphia), with comments on the classification of these and the Cretaceous and Paleogene New World and European Metatherians. En: Archer, M. (Ed.), *Possums and opossums: studies in evolution*, Surrey Beatty & Son and the Royal Zoological Society of New South Wales, Sydney, pp. 1–89.
- Rodrigues, D.H.D. 2017. [*Dieta de quatis (Procyonidae: Nasua nasua Linnaeus, 1766) em áreas de visitação pública no Parque Nacional do Caparaó e Parque Municipal das Mangabeiras*. Tesis de Maestría, Universidade Federal de Viçosa, 73p. Sin publicar].
- Rood, J.P. 1975. Population dynamics and food habits of the banded mongoose. *East African Wildlife Journal (African Journal of Ecology)* 13: 89–111.
- Ruiz-Ramoni, D., Wang, X. y Rincón, A.D. 2022. Canids (Caninae) from the past of Venezuela. *Ameghiniana* 59: 97–116.
- Savage, R.J.G. 1977. Evolution in carnivorous mammals. *Palaeontology* 20: 237–271.
- Schaller, G.B. 1972. *The Serengeti Lion: A Study of Predator-Prey Relations*. The University of Chicago Press, Chicago y London, 480 p.
- Sillero-Zubiri, C. 2009. Family Canidae (dogs). En: Wilson, D.E. y R.A. Mittermeier (Eds.), *Handbook of the Mammals of the World. Vol. 1. Carnivores*, Lynx Edicions, Barcelona, pp. 352–447.
- Simpson, G.G. 1950. History of the fauna of Latin America. *American Scientist* 38: 361–389.
- Simpson, G.G. 1969. South American mammals. En: Fittkau, E.J., J. Illies, H. Klinge y G.H. Schwabe (Eds.), *Biogeography and Ecology in South America. Vol. 2*, Dr. W. Junk N.V., The Hague, pp. 876–909.
- Simpson, G.G. 1971. The evolution of marsupials in South America. *Anais Da Academia Brasileira de Ciências* 43: 103–118.
- Simpson, G.G. 1980. *Splendid Isolation: The Curious History of South American Mammals*. Yale University Press, New Haven, 266 p.
- Sinclair, A.R.E. y Norton-Griffiths, M. 1979. *Serengeti: Dynamics of an Ecosystem*. The University of Chicago Press, Chicago y London, 389 p.
- Sinclair, A.R.E. y Arcese, P. 1995. *Serengeti II: Dynamics, Management, and Conservation of an Ecosystem*. The University of Chicago Press, Chicago y London, 663 p.
- Slater, G.J., Thalmann, O., Leonard, J.A., Schweizer, R.M., Koepfli, K.P., Pollinger, J.P., Rawlence, N.J., Austin, J.J., Cooper, A. y Wayne, R.K. 2009. Evolutionary history of the Falklands wolf. *Current Biology* 19: R937–R938.
- Smith, R.J. 1984. Allometric scaling in comparative biology: problems of concept and method. *American Journal of Physiology-Regulatory, Integrative and Comparative Physiology* 246: R152–R160.
- Soibelzon, L. y Tarantini, V. 2009. Body mass estimation of extinct and extant South American bears (Ursidae, Tremarctinae). *Revista Del Museo Argentino de Ciencias Naturales* 11: 243–254.
- Soibelzon, L.H. 2011. First description of milk teeth of fossil South American procyonid from the lower Chapadmalalan (Late Miocene-Early Pliocene) of 'Farola Monte Hermoso,' Argentina: paleoecological considerations. *Palaontologische Zeitschrift* 85: 83–89.
- Soibelzon, L.H. y Prevosti, F.J. 2007. Los carnívoros (Carnivora, Mammalia) terrestres del Cuaternario de América del Sur. En: Pons, G.X. y D. Vicens (Eds.), *Geomorfología Litoral i Quaternari. Homenatge a Joan Cuerda Barceló. Mon. Soc. Hist. Nat.*, Palma de Mallorca, vol. 14. pp. 49–68.

- Soibelzon, L.H. y Schubert, B.W. 2011. The largest known bear, *Arctotherium angustidens*, from the Early Pleistocene Pampean Region of Argentina: with a discussion of size and diet trends in bears. *Journal of Paleontology* 85: 69–75.
- Soibelzon, L.H., Grinspan, G.A., Bocherens, H., Acosta, W.G., Jones, W., Blanco, E.R. y Prevosti, F. 2014. South American giant short-faced bear (*Arctotherium angustidens*) diet: evidence from pathology, morphology, stable isotopes, and biomechanics. *Journal of Paleontology* 88: 1240–1250.
- Sorkin, B. 2006. Ecomorphology of the giant short-faced bears *Agriotherium* and *Arctodus*. *Historical Biology* 18: 1–20.
- Strait, S.G. 1993. Molar morphology and Food texture among small-bodied insectivorous mammals. *Journal of Mammalogy* 74: 391–402.
- Stuart, C. y Stuart, T. 1998. Notes on the diet of four species of viverrid in a limited area of southern Namaqualand, Northern Cape, South Africa. *Small Carnivore Conservation. The Newsletter and Journal of the IUCN/SSC Mustelid, Viverrid and Procyonid Specialist Group* 19: 9–10.
- Stuart, C.T., Stuart, T. y Pereboom, V. 2003. Diet of the bat-eared fox (*Otocyon megalotis*), based on scat analysis, on the Western Escarpment, South Africa. *Canid News* 6: 2.
- Suarez, C., Forasiepi, A.M., Goin, F.J. 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: e1029581.
- Sunquist, M.E. y Sunquist, F.C. 2009. Family Felidae (cats). En: Wilson, D.E. y R.A. Mittermeier (Eds.), *Handbook of the Mammals of the World. Vol. 1. Carnivores*, Lynx Edicions, Barcelona, pp. 54–169.
- Tarquini, J., Toledo, N., Soibelzon, L.H. y Morgan, C.C. 2018. Body mass estimation for †*Cyonasua* (Procyonidae, Carnivora) and related taxa based on postcranial skeleton. *Historical Biology* 30: 496–506.
- Tarquini, S.D., Chemisquy, M.A. y Prevosti, F.J. 2020. Evolution of the carnassial in living mammalian carnivores (Carnivora, Didelphimorphia, Dasyuromorphia): diet, phylogeny, and allometry. *Journal of Mammalian Evolution* 27: 95–109.
- Therrien, F. 2005. Feeding behaviour and bite force of sabretoothed predators. *Zoological Journal of the Linnean Society* 145: 393–426.
- Du Toit, C.F. 1980. The yellow mongoose *Cynictis penicillata* and other small carnivores in the Mountain Zebra National Park. *Koedoe* 23: 179–184.
- Ungar, P.S. 2010. *Mammal Teeth: Origin, Evolution, and Diversity*. The Johns Hopkins University Press, Baltimore, 304 p.
- Van Valkenburgh, B. 1989. Carnivore dental adaptations and diet: a study of trophic diversity within guilds. En: Gittleman, J.L. (Ed.), *Carnivore Behavior, Ecology, and Evolution. Vol. 1*, Springer US, New York, pp. 410–436.
- Van Valkenburgh, B. 1990. Skeletal and dental predictors of body mass in carnivores. En: Damuth, J. y B.J. MacFadden (Eds.), *Body size in Mammalian paleobiology: estimation and biological implications*, Cambridge University Press, Cambridge, pp. 181–205.
- Van Valkenburgh, B. 1991. Iterative evolution of hypercarnivory in canids (Mammalia: Carnivora): evolutionary interactions among sympatric predators. *Paleobiology* 17: 340–362.
- Van Valkenburgh, B. y Koepfli, K.-P. 1993. Cranial and dental adaptations to predation in canids. *Symposia of the Zoological Society of London* 65: 15–37.
- Vieira, E.M. y Astúa de Moraes, D. 2003. Carnivory and insectivory in Neotropical marsupials.

- En: Jones, M.E., C.R. Dickman y M. Archer (Eds.), *Predators with pouches*, CSIRO Publishing, Collingwood, pp. 271–284.
- Vizcaíno, S.F., Bargo, M.S., Kay, R.F., Fariña, R.A., Di Giacomo, M., Perry, J.M.G., Prevosti, F.J., Toledo, N., Cassini, G.H. y Fernicola, J.C. 2010. A baseline paleoecological study for the Santa Cruz Formation (late–early Miocene) at the Atlantic coast of Patagonia, Argentina. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 292: 507–519.
- Vizcaíno, S.F., Bargo, M.S., Cassini, G.H. y Toledo, N. 2016. *Forma y Función En Paleobiología de Vertebrados*. EDULP, La Plata, 268 p.
- Voss, R.S., Gutiérrez, E.E., Solari, S., Rossi, R. V. y Jansa, S.A. 2014. Phylogenetic relationships of mouse opossums (Didelphidae, Marmosa) with a revised subgeneric classification and notes on sympatric diversity. *American Museum Novitates* 3817: 1–27.
- Waser, P.M. 1980. Small nocturnal carnivores: ecological studies in the Serengeti. *African Journal of Ecology* 18: 167–185.
- Wei, F. y Zhang, Z. 2009. Family Ailuridae (red panda). En: Wilson, D.E. y R.A. Mittermeier (Eds.), *Handbook of the Mammals of the World. Vol. 1. Carnivores*, Lynx Edicions, Barcelona, pp. 498–503.
- Werdelin, L. 1987. Jaw geometry and molar morphology in Marsupial carnivores: Analysis of a constraint and its macroevolutionary consequences. *Paleobiology* 13: 342–350.
- Westerman, M., Krajewski, C., Kear, B.P., Meehan, L., Meredith, R.W., Emerling, C.A. y Springer, M.S. 2016. Phylogenetic relationships of dasyuromorphian marsupials revisited. *Zoological Journal of the Linnean Society* 176: 686–701.
- Woodburne, M.O., Goin, F.J., Bond, M., Carlini, A.A., Gelfo, J.N., López, G.M., Iglesias, A. y Zimicz, A.N. 2014. Paleogene land Mammal faunas of South America; a response to global climatic changes and indigenous floral diversity. *Journal of Mammalian Evolution* 21: 1–73.
- 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 Royal Society of London B* 271: 1203–1211.
- Wroe, S., Myers, T.J., Wells, R.T. y Gillespie, A. 1999. Estimating the weight of the Pleistocene marsupial lion, *Thylacoleo carnifex* (Thylacoleonidae: Marsupialia): implications for the ecomorphology of a marsupial super-predator and hypotheses of impoverishment of Australian marsupial carnivore faunas. *Australian Journal of Zoology* 47: 489–498.
- Wroe, S., Chamoli, U., Parr, W.C.H., Clausen, P., Ridgely, R. y Witmer, L. 2013. Comparative biomechanical modeling of metatherian and placental saber-teeth: a different kind of bite for an extreme pouched predator. *PLoS ONE* 8: e66888.
- Wroe, S., Myers, T., Seebacher, F., Kear, B., Gillespie, A., Crowther, M. y Salisbury, S. 2003. An alternative method for predicting body mass: the case of the Pleistocene marsupial lion. *Paleobiology* 29: 403–411.
- Zapata, S.C., Travaini, A. y Martínez-Peck, R. 2001. Seasonal feeding habits of the Patagonian hog-nosed skunk *Conepatus humboldtii* in southern Patagonia. *Acta Theriologica* 46: 97–102.
- Zimicz, A.N. 2012. [Ecomorfología de los marsupiales paleógenos de América del Sur. Tesis doctoral, Universidad Nacional de La Plata, 424 p. Sin publicar].
- Zimicz, N. 2014. Avoiding competition: the ecological history of late Cenozoic metatherian carnivores in South America. *Journal of Mammalian Evolution* 21: 383–393.

Conclusiones generales

Capítulo 7



CAPÍTULO 7

CONCLUSIONES GENERALES

En esta tesis se evaluó cuantitativamente el poder de diferentes *proxies* para describir la morfología molar de los mamíferos carnívoros existentes y cómo ésta se relaciona con la dieta. Los resultados demostraron que la morfometría geométrica 3D es una herramienta más poderosa que la morfometría tradicional para predecir los hábitos de alimentación, ya que el uso de *landmarks* proporciona más información que trabajar con medidas aisladas o ángulos de dientes.

Las especies actuales de Carnivora presentan dietas muy variadas. El 49,66% de las especies consumen más de un 50% de vertebrados (no peces), el 17,24% poseen como ítem prioritario artrópodos y un 25,52% de las especies son generalistas. Si bien existen especies cuyo ítem prioritario son restos vegetales, son las minoritarias ya que al ser un grupo esencialmente animalívoro las transiciones hacia dietas más herbívoras son complejas. Por lo que existiría un fuerte componente filogenético en las dietas.

La dieta se puede comprender como una variable continua a lo largo de donde las especies se distribuyen. En el caso de ser posible se recomienda entonces trabajar con porcentajes de ítems consumidos, sin adoptar sistemas de clasificaciones discretos.

Existe una correlación entre la masa corporal de Carnivora y el porcentaje de artrópodos consumidos, que se detectó a lo largo de diferentes análisis en los capítulos 3, 4 y 6. Si bien se observa que las especies pequeñas consumen niveles variables de este ítem, existen pocas especies de gran tamaño que basen sus dietas en artrópodos. Esto podría estar relacionado a limitaciones nutricionales, siendo los invertebrados insuficientes para satisfacer la alta demanda nutricional requerida por los Carnivora de gran tamaño. Esta correlación se extrapoló a Sparassodonta.

Basado en la filogenia utilizada, la optimización ha mostrado que los nodos ancestrales de Carnivora, Caniformia y Feliformia poseerían una dieta animalívora, dónde más del 78% de ítem consumidos serían restos de vertebrados no peces y artrópodos y otros invertebrados. Sin embargo, al analizar la optimización de los molares, se observaron diferencias en las morfologías optimizadas siendo molares generalizados para Caniformia y molares levemente reducidos sin entocónido para Carnivora y Feliformia. Razón por la cual los entocónidos de las especies de Caniformia y Feliformia no pueden considerarse homólogos. Existe una fuerte direccionalidad de cambio desde fenotipos generalistas (*i.e.*, molares con todas las estructuras) hacia fenotipos especializados en la carnivoría (*i.e.*, molares con ausencia de estructuras). Sin embargo, hay que considerar que es posible que haya reaparición de estructuras, como sería el caso del entocónido.

Una vez más quedó demostrado que la morfología del molar carnicero inferior está relacionada con la dieta de las especies, como se vio a lo largo de los capítulos 2, 4 y 6. Esto avalaría el uso de los molares para realizar inferencia en la dieta de organismos extintos. Sin embargo, a la vez, el tamaño del molar también tendría una fuerte relación con la dieta. Por lo tanto, tamaño y forma se deberían considerar a la hora de inferir dietas.

Se encontró que los esparasodontes siguen un modelo de evolución mixto multinivel, donde la historia evolutiva de Sparassodonta está impulsada por una combinación de factores bióticos intrínsecos (*i.e.*, los cambios en la masa corporal y la diversidad de los esparasodontes), factores bióticos extrínsecos (*i.e.*, la diversidad de presas potenciales como Astrapotheria, Litopterna, otros Metatheria y Rodentia) y factores abióticos extrínsecos (*i.e.*, CO₂, nivel del mar, temperatura y elevación de los Andes). La evolución opera de manera pluralista, donde todos los factores pueden prevalecer de diferentes maneras y en diferentes momentos. Aunque no se puede afirmar si todos estos factores actúan de forma independiente o están interconectados como se espera, todos fueron cruciales en la historia evolutiva de los esparasodontes.

No hay evidencia de competencia entre Sparassodonta y otros depredadores, y el efecto de la competencia frente a la extinción de especies fósiles debe probarse y no asumirse. Posiblemente, el argumento repetido de que los euterios siempre desplazan competitivamente a los metaterios no sea confiable. Esto fue observado al estudiar los cambios en las tasas evolutivas de los esparasodontes, así como también mediante el solapamiento ecológico al comparar las dietas y las masas corporales.

En lo que respecta a las inferencias de dieta, en las estimaciones previas se clasificaba a la mayoría de los esparasodontes como hipercarnívoros. Sin embargo, en esta tesis, al contemplar mayor información de la estructura de los molares y al descomponer la variable dieta en los distintos porcentajes de ítems consumidos, se pudieron inferir dietas con mayor detalle. A excepción de *cf. Nemolestes* sp. y *Stylocynus paranensis* que se les infiere dietas generalistas, el resto basarían su alimentación en ítems de origen animal (> 70%). Sin embargo, este porcentaje se alcanzaría con un equilibrio entre el consumo de carne de vertebrados y el consumo de invertebrados. Mientras las especies de mayor tamaño (*i.e.*, la mayoría de los Borhyaenoidea y *Acyon myctoderos*) consumirían mayor proporción de vertebrados que de invertebrados, las especies de menor porte (*i.e.*, la mayoría de los Hathliacynidae y *Pseudothylacynus rectus*) consumirían mayor proporción de invertebrados que de vertebrados. Con respecto a los didelphimorphios, existirían especies animalívoras, (*Hyperdidelphys* spp., *Lutreolina* spp., *Sparassocynus* spp., y *Thylatheridium* spp.) y generalistas (*Didelphis* spp. y *Thylophorops* spp.), siendo mayoritario el porcentaje de invertebrados en prácticamente todos los casos. Finalmente, en cuanto a Carnivora, a todos los félidos, mustélidos y algunos cánidos (*Canis* spp., *Dusicyon* spp., *Procyon* spp. y *Theriodictis* spp.) se les infirieron dietas con consumo mayoritario de vertebrados (> 50%), mientras que a todos los mefitidos, prociénidos y restantes cánidos (*Lycalopex* spp.), dietas generalistas. En cuanto a *Arctotherium* spp. los

resultados obtenidos son congruentes con una dieta generalista carroñera, cómo ha sido propuesto en trabajos previos.

En lo que respecta a las inferencias de masa corporal, se pudo observar que existieron esparasodontes de pequeño-mediano porte (*i.e.*, *cf. Nemolestes* sp., *Patene coloradensis* y todos los Hathliacynidae) y otros de gran porte (*i.e.*, *Stylocynus paranensis* y todos los Borhyaenoidea). Con respecto a los didelphimorphios, todas serían especies de pequeño porte con masas que van desde los 200 g hasta los 5 kg. Finalmente, en cuanto a Carnivora, todas las especies emparentadas con especies actuales (*i.e.*, *Conepatus*, *Galictis*, *Leopardus*, *Lyncodon*, *Lycalopex*) tuvieron masas inferidas esperadas dentro del rango de dichas especies actuales, mientras que para otras especies extintas se obtuvieron masas superiores al rango de especies actuales para esas familias (*i.e.*, *Arctotherium*, *Cyonasua*, *Chapalmalania*, *Canis dirus*).



Apéndices



APÉNDICE 2.1

Abreviaturas institucionales de las colecciones a las que pertenecen los ejemplares consultados para esta tesis.

Acrónimo	Colección
AMNH	Department of Vertebrate Paleontology, American Museum of Natural History, Nueva York, EUA
AMNH(M)	Department of Mammalogy, American Museum of Natural History, Nueva York, EUA
ANSP	Academy of Natural Sciences of Philadelphia, EUA
BM	British Museum, Londres, Reino Unido
CEHA-CDM	Colección Cueva del Medio, Centro de Estudios del Hombre Austral, Instituto de la Patagonia, Punta Arenas, Chile
EPN	Escuela Politécnica Nacional de Quito, Ecuador
F:AM	Frick Collection, Department of Vertebrate Paleontology, American Museum of Natural History, Nueva York, EUA
FCS	Facultad de Ciencias Sociales - INCUAPA, Olavarría, Buenos Aires, Argentina
FMNH	Field Museum of Natural History, Chicago, EUA
MACH	Museo Arqueológico Condor Huasi, Belén, Catamarca, Argentina
MACN A	Colección Nacional Ameghino, Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", CABA, Argentina
MACN-MA	Colección Nacional de Mastozoología, Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", CABA, Argentina
MACN-PV	Colección Nacional de Paleovertebrados, Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", CABA, Argentina
MACNU	Museo de Arqueología y Ciencias Naturales, Salto, Uruguay
MCA	Museo "Carlos Ameghino", Mercedes, Argentina
MCNL	Museo de Ciencias Naturales de Lobería "Gesué Pedro Nosedá", Buenos Aires, Argentina
MLF	Museo de Ciencias Naturales, Las Flores, Buenos Aires, Argentina
MLP-A	Colección de Antropología, Museo de La Plata, Buenos Aires, Argentina
MLP-Ma	Colección de Mastozoología, Museo de La Plata, Buenos Aires, Argentina
MLP-PV	Colección de Paleontología de Vertebrados, Museo de La Plata, Buenos Aires, Argentina
MLS	Museo Legado del Salado, Junín, Buenos Aires, Argentina
MMH	Museo Municipal de Ciencias Naturales "Vicente Di Martino", Monte Hermoso, Argentina
MMP	Museo de Mar del Plata, Buenos Aires, Argentina
MNCN-LB	Colección La Barranca, Museo Nacional de Ciencias Naturales-CSIC, Madrid, España
MNHN_BOL	Museo Nacional de Historia Natural, La Paz, Bolivia
MNHN-F	Collection de Paléontologie, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, Francia
MNHN-ZM	Collection de Mammifères, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, Francia
MNRJ	Museu Nacional e Universidade Federal do Rio de Janeiro, Brasil
MPH-P	Museo de Ciencias Naturales de Miramar -Punta Hermengo, Buenos Aires, Argentina

Acrónimo	Colección
MPM	Museo Regional Provincial "Padre Manuel Jesús Molina", Santa Cruz, Argentina
MPS	Museo Paleontológico de San Pedro, Buenos Aires, Argentina
NHMK-ZOO	Museo de Historia Natural, Londres, Reino Unido
NMB	Museo de Historia Natural de Basilea, Suiza
NRM	Collection of Mammalogy, Naturhistoriska riksmuseet, Estocolmo, Suecia
NRPS	Collection of Palaeozoology, Naturhistoriska riksmuseet, Estocolmo, Suecia
OR	Colección El Breal de Orocual, Laboratorio de Paleontología, IVIC, San Antonio de los Altos, Venezuela
PU	Princeton University, Princeton, EUA
PVL	Colección de Paleontología de Vertebrados, Instituto-Fundación Miguel Lillo, Tucumán, Argentina
TMM	Department of Geological Sciences, University of Texas, Austin, EUA
UCMP	Museum of Paleontology, University of California, Berkeley, EUA
UF	Vertebrate Paleontology Collection, Florida Museum of Natural History, Gainesville, EUA
UM-ACQ	Collection du Quercy, Université de Montpellier, Francia
UMMZ-MA	Collection of Mammalogy, University of Michigan Museum of Zoology, EUA
UMZC-VE	University Museum of Zoology, Cambridge, EUA
YPM	Yale Peabody Museum of Natural History, Yale University, New Haven, EUA
ZMK	Collection of Quaternary Zoology, Statens Naturhistoriske Museum, Københavns Universitet, Copenhagen, Dinamarca
ZMUC-MAM	Collection of Mammalogy, Statens Naturhistoriske Museum, Københavns Universitet, Copenhagen, Dinamarca

APÉNDICE 2.2

Tabla con los ejemplares actuales y fósiles consultados para esta tesis.

Especie	N° colección	Molar digitalizado	Sexo	Procedencia	Edad	Capítulo utilizado
Eutheria						
Carnivora						
Ailuridae						
<i>Ailurus fulgens</i>	MNHN-ZM-1960-84	m1	♀	Asia	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-1963-358	m1	♀	Asia	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-MO-1874-496	m1	-	Moupin, China	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1998-1972	m1	♂	Zoológico de Palmyre, Francia	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-MO-1969-523	m1	-	Menagerie Jardin de Plantes, Francia	Actual	4 y 6
<i>Simocyon primigenius</i>	MNHN-F-PIK 3017	m1	-	Pikermi, Grecia	Mioceno tardío	4
Amphicyonidae						
<i>Amphicyon ambiguus</i>	MNHN-F-QU 2003-1	m1	-	Fosforitas de Quercy, Francia	Eoceno tardío – Oligoceno temprano	4
<i>Amphicyon major</i>	MNHN-F-SI 172	m1	-	Simorre, Francia	Mioceno	4
<i>Cynelos crassidens</i>	MNHN-F-QU 9254	m1	-	Fosforitas de Quercy, Francia	Eoceno tardío – Oligoceno temprano	4
<i>Cynodictis lacustris</i>	MACN-PV 12496	m1	-	Fosforitas de Quercy, Francia	Eoceno tardío – Oligoceno temprano	4
	MNHN-F-QU 8912	m1	-	Fosforitas de Quercy, Francia	Eoceno tardío – Oligoceno temprano	4
	MNHN-F-QU 8950	m1	-	Fosforitas de Quercy, Francia	Eoceno tardío – Oligoceno temprano	4
	MNHN-F-QU 8995	m1	-	Fosforitas de Quercy, Francia	Eoceno tardío – Oligoceno temprano	4
<i>Cynodictis peignei</i>	MNHN-F-QU 9008	m1	-	Fosforitas de Quercy, Francia	Eoceno tardío – Oligoceno temprano	4
<i>Ysengrinia gerandiana</i>	MNHN-F-SG 10111	m1	-	St Gerand Le Puy, Francia	Mioceno	4
Canidae						
<i>Canidae indet.</i>	MLP-PV 84-X-1-1	m1	-	Capital Federal, Argentina	Ensenadense	6
Borophaginae						
<i>Epicyon saevus</i>	MLP-PV P15799-615-1	m1	-	-	-	4
Caninae						
<i>Atelocynus microtis</i>	MNHN-ZM-CG-1979-407	m1	-	-	Actual	4 y 6
<i>Canis aureus</i>	MLP-MA 1035	m1	-	-	Actual	2, 4 y 6

Especie	N° colección	Molar digitalizado	Sexo	Procedencia	Edad	Capítulo utilizado
<i>Canis aureus</i>	MNHN-ZM-CG-1861-80	m1	-	Menagerie Jardin de Plantes, Francia	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1879-206	m1	-	-	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1920-128	m1	♂	Menagerie Jardin de Plantes, Francia	Actual	4 y 6
<i>Canis dirus</i>	MACN-PV 500	m1	-	Lujan, Bs. As., Argentina	Lujanense	4 y 6
	MNHN-F-TAR 751	m1	-	Quebrada Puente Alto, Tarija, Bolivia	Pleistoceno	4 y 6
	MNHN-F 1961-21	m1	-	Rancho La Brea	Pleistoceno	4 y 6
	ORS-20-418	m1	-	Breal de Orocuá ORS20, Venezuela	Pleistoceno tardío	4 y 6
<i>"Canis" gezi</i>	MACN-PV 5120	m1	-	Wilde, Bs. As., Argentina	Ensenadense	4 y 6
<i>Canis latrans</i>	MACN-MA 25123	m1	-	América del Norte	Actual	2, 4 y 6
	MLP-MA 57	m1	-	Dakota del Sur, Estados Unidos	Actual	2, 4 y 6
	MLP-MA 1027	m1	-	Canadá	Actual	2, 4 y 6
	MNHN-ZM-CG-2007-454	m1	-	Santa Bárbara, Estados Unidos	Actual	4 y 6
	NRM A585000	m1	-	-	Actual	4 y 6
	NRM A586547	m1	♂	Ontario, Lake Erie District, Canadá	Actual	4 y 6
<i>Canis lupus</i>	MLP-MA 30	m1	-	-	Actual	2, 4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1974-339	m1	-	Akinlou, Kurdistan iraní	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1974-340	m1	♂	Soubachi, Iran	Actual	4 y 6
	MACN-MA 4256	m1	-	Rusia	Actual	2
	MACN-MA 23.15	m1	-	Europa	Actual	2
	MNHN-ZM-CG-1988-206	m1	♂	Fontan, Francia	Actual	4 y 6
<i>Canis simensis</i>	MNHN-ZM-CG-1930-54	m1	-	Etiopia	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1962-1510	m1	-	-	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1969-474	m1	♂	Dinsho, Etiopia	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-2007-432	m1	-	Abisinia	Actual	4 y 6
	NRM A581851	m1	♀	Abisinia	Actual	4 y 6
<i>Cerdocyon sp.</i>	BM 18893	m1	-	Minas Gerais, Brasil	Pleistoceno tardío	6
<i>Cerdocyon thous</i>	MACN-MA 14322	m1	♀	Salta, Argentina	Actual	2, 4 y 6
	MACN-MA 14681	m1	♀	Salta, Argentina	Actual	2, 4 y 6
	MACN-MA 16189	m1	♂	Santa Fe, Argentina	Actual	2, 4 y 6

Especie	N° colección	Molar digitalizado	Sexo	Procedencia	Edad	Capítulo utilizado
<i>Cerdocyon thous</i>	MACN-MA 20456	m1	♂	Misiones, Argentina	Actual	2, 4 y 6
	MACN-MA 48.10	m1	♂	Salta, Argentina	Actual	2, 4 y 6
	MACN-MA 50.61	m1	♀	Bolivia	Actual	2, 4 y 6
<i>Chrysocyon brachyurus</i>	MACN-MA 19146	m1	-	-	Actual	2, 4 y 6
	MACN-MA 23984	m1	-	-	Actual	2, 4 y 6
	MACN-MA 24043	m1	-	Corrientes, Argentina	Actual	2, 4 y 6
	MACN-MA 24750	m1	♀	Corrientes, Argentina	Actual	2, 4 y 6
	MACN-MA 3.73	m1	-	Paraguay	Actual	2, 4 y 6
	MACN-MA 53.49	m1	-	-	Actual	4 y 6
	ZMK 1/1845-13004	m1	-	Lapa da Escrivania Nr. 5, Lagoa Santa, Brasil	Lujanense	4 y 6
	AMNH(M) S/N	m1	-	-	Actual	4 y 6
	NRM A585618	m1	♀	Museo Indio, Central Kolkata	Actual	4 y 6
<i>Cuon alpinus</i>	NRM A591242	m1	♀	Nam Sham, Hong Kong	Actual	4 y 6
	NRM A605577	m1	-	China	Actual	4 y 6
	NRM A642091	m1	-	-	Actual	4 y 6
	ANSP 588	m1	-	Islas Malvinas, Argentina	Holoceno	4 y 6
	NRM A581570	m1	♂	Islas Malvinas, Argentina	Holoceno	4 y 6
<i>Dusicyon australis</i>	FCS-P 46-1	m1	-	Arroyo Tapalqué, Bs. As., Argentina	Holoceno	4 y 6
	FCS.C.8	m1	-	Sitio La Calera, Bs. As., Argentina	Holoceno tardío	4 y 6
<i>Dusicyon avus</i>	FCS.PO4-2320	m1	-	Paso Otero, Bs. As., Argentina	Holoceno	4 y 6
	MACN-PV 51	m1	-	Río Salado, Bs. As., Argentina	Lujanense	4 y 6
	MLS-250	m1	-	Río Salado, Bs. As., Argentina	Lujanense	6
	MLS-251	m1	-	Río Salado, Bs. As., Argentina	Lujanense	6
	MACN-PV 6728	m1	-	Tapalqué, Bs. As., Argentina	Lujanense	4 y 6
	MACN-PV 6240	m1	-	Balcarce, Bs. As., Argentina	Lujanense	4 y 6
	MACN-PV 6729	m1	-	Tapalqué, Bs. As., Argentina	Lujanense	4 y 6
	MACN-A 11663	m1	-	La Plata, Bs. As., Argentina	Lujanense	4 y 6
	MACNU 73	m1	-	Salto, Uruguay	Lujanense	4 y 6
	MCA-81-V-1-1	m1	-	Mercedes, Bs. As., Argentina	Lujanense	4 y 6
	MCNL 5/4	m1	-	Partido de Lobería, Bs. As., Argentina	Lujanense-Platense	4 y 6

Especie	N° colección	Molar digitalizado	Sexo	Procedencia	Edad	Capítulo utilizado
<i>Dusicyon avus</i>	MLP-PV 10-53	m1	-	Argentina	Pleistoceno	4 y 6
	MLP-PV 10-60	m1	-	Mercedes, Bs. As., Argentina	Lujanense	4 y 6
	MLP-PV 10-62-83	m1	-	Fontezuelas, Bs. As., Argentina	Lujanense	4 y 6
	MLP-PV 81-V-3-1	m1	-	Necochea, Bs. As., Argentina	Holoceno	4 y 6
	MLP-PV 84-X-20-10	m1	-	Necochea, Bs. As., Argentina	Holoceno	4 y 6
	MLP-PV 96-V-2-1	m1	-	Mercedes, Bs. As., Argentina	Lujanense	4 y 6
	MLP-A LM1.82.2	m1	-	Tierra del Fuego, Argentina	Platense	4 y 6
	MLP-PV 81-V-1-1	m1	-	Mercedes, Bs. As., Argentina	Lujanense	4 y 6
	MNHN-F-PAM 38	m1		Lujan, Bs. As., Argentina	Lujanense	4 y 6
<i>Lupulella adusta</i>	NRM A580126	m1	♀	Kilimanjaro, Tanzania	Actual	4 y 6
	NRM A580163	m1	-	Kilimanjaro, Tanzania	Actual	4 y 6
	NRM A580278	m1	-	Kakamega, Kenia	Actual	4 y 6
	NRM A580577	m1	♂	Yale river, Uganda	Actual	4 y 6
	NRM A590003	m1	♂	África Oriental Británica	Actual	4 y 6
<i>Lupulella mesomelas</i>	NRM A580162	m1	-	Sudáfrica	Actual	4 y 6
	NRM A580202	m1	♀	Kenia	Actual	4 y 6
	NRM A580287	m1	♂	Mt Elgon, Kenia	Actual	4 y 6
	NRM A581335	m1	♂	Provincia Cabo Oriental, Sudáfrica	Actual	4 y 6
	NRM A590301	m1	♂	Kenia	Actual	4 y 6
	NRM A605599	m1	♂	Botsuana	Actual	4 y 6
<i>Lycalopex culpaeus</i>	MACN-MA 15109	m1	♂	Neuquén, Argentina	Actual	2, 4 y 6
	MACN-MA 20813	m1	-	-	Actual	2, 4 y 6
	MACN-MA 23719	m1	♂	Neuquén, Argentina	Actual	2, 4 y 6
	MACN-MA 23915	m1	-	-	Actual	2, 4 y 6
	MACN-MA 31.59	m1	♀	Ecuador	Actual	2, 4 y 6
	MACN-MA 38.39	m1	♂	Jujuy, Argentina	Actual	2, 4 y 6
	NRPSS M1904	m1	-	Casa del Diablo, Tirapata, Perú	Lujanense	4 y 6
	MNHN-F-PUN 181	m1	-	Quebrada de Chalán, Punín, Ecuador	Pleistoceno tardío	6
	MNHN-F-PUN 217	m1	-	Quebrada de Chalán, Punín, Ecuador	Pleistoceno tardío	4 y 6

Especie	N° colección	Molar digitalizado	Sexo	Procedencia	Edad	Capítulo utilizado
<i>Lycalopex cultridens</i>	MLP-PV 10-65	m1	-	CABA, Argentina	Ensenadense	4 y 6
	MLP-PV 91-IV-5-2	m1	-	Miramar, Bs. As., Argentina	Vorohuense	4 y 6
<i>Lycalopex ensenadensis</i>	MCA 1094	m1	-	Arroyo Frías, Mercedes, Argentina	Lujanense	4 y 6
	MLP-PV 10-56	m1	-	La Plata, Argentina	Ensenadense	4 y 6
<i>Lycalopex cf. ensenadensis</i>	PVL 532	m1	-	Bs. As., Argentina	Ensenadense	4 y 6
<i>Lycalopex griseus</i>	MACN-MA 15186	m1	♂	Neuquén, Argentina	Actual	2, 4 y 6
	MACN-MA 20205	m1	♀	Río Negro, Argentina	Actual	2, 4 y 6
	MACN-MA 20207	m1	♂	Río Negro, Argentina	Actual	2, 4 y 6
	MACN-MA 20278	m1	♀	Río Negro, Argentina	Actual	2, 4 y 6
	MACN-MA 20814	m1	♂	Río Negro, Argentina	Actual	2, 4 y 6
	MACN-MA 36480	m1	♀	Salta, Argentina	Actual	2, 4 y 6
<i>Lycalopex gymnocercus</i>	MACN-MA 14319	m1	♀	Salta, Argentina	Actual	2, 4 y 6
	MACN-MA 16041	m1	♀	La Pampa, Argentina	Actual	2, 4 y 6
	MACN-MA 16049	m1	♂	La Pampa, Argentina	Actual	2, 4 y 6
	MACN-MA 29.35	m1	♂	Córdoba, Argentina	Actual	2, 4 y 6
	MACN-MA 49134	m1	♀	La Pampa, Argentina	Actual	2, 4 y 6
	MACN-MA 49148	m1	♂	La Pampa, Argentina	Actual	2, 4 y 6
	MACN-PV 1450	m1	-	Tarija, Bolivia	Pleistoceno	4 y 6
	MACN-PV 50	m1	-	Argentina	Ensenadense	4 y 6
	MACN-PV 6811	m1	-	Río Salado, Bs. As., Argentina	Lujanense	4 y 6
	MACN-PV 8835	m1	-	Bs. As., Argentina	Ensenadense	4 y 6
	MACN-PV 8844	m1	-	Bs. As., Argentina	Ensenadense	4 y 6
	MACN-A 814	m1	-	La Plata, Bs. As., Argentina	Ensenadense	4 y 6
	MCA 1095	m1	-	Mercedes, Bs. As., Argentina	Lujanense	4 y 6
	MCA s/n	m1	-	Mercedes, Bs. As., Argentina	Lujanense	4 y 6
	MLP-PV 10-57	m1	-	Lujan, Bs. As., Argentina	Lujanense	4 y 6
	MLP-PV 10-58	m1	-	Lujan, Bs. As., Argentina	Lujanense	4 y 6
	MLP-PV 10-59	m1	-	Cañada de Rocha, Bs. As., Argentina	Lujanense	4 y 6
	MLP-PV 10-78	m1	-	Lujan, Bs. As., Argentina	Lujanense	4 y 6

Especie	N° colección	Molar digitalizado	Sexo	Procedencia	Edad	Capítulo utilizado
<i>Lycalopex gymnocercus</i>	MNHN-F-PAM 33	m1	-	Región Pampeana, Argentina	-	4 y 6
	MNHN-F-TAR 644	m1	-	Tarija, Bolivia	Pleistoceno	4 y 6
	MNHN-F-TAR 757	m1	-	Tarija, Bolivia	Pleistoceno	4 y 6
	MNHN-F-PAM 34	m1	-	Mercedes, Bs. As., Argentina	Lujanense	4 y 6
<i>Lycalopex sechurae</i>	MNHN-F-LAR 83	m1	-	La Carolina, Ecuador	Lujanense	4 y 6
<i>Lycalopex sp.</i>	FCS.LSU1.452	m1	-	La Susana 1, Bs. As., Argentina	Platense	6
	FCS.LSU1.61	m1	-	La Susana 1, Bs. As., Argentina	Platense	6
	MPS-3	m1	-	San Pedro, Bs. As., Argentina	Ensenadense	6
	MPS-4	m1	-	San Pedro, Bs. As., Argentina	Ensenadense	6
	MLS-254	m1	-	Río Salado, Bs. As., Argentina	Lujanense	6
	NRPSS M4502	m1	-	Tarija, Bolivia	Pleistoceno	6
<i>Lycalopex vetulus</i>	BM S/N a	m1	-	Minas Gerais, Brasil	Lujanense	4 y 6
	BM S/N b	m1	-	Minas Gerais, Brasil	Lujanense	4 y 6
	BM S/N c	m1	-	Minas Gerais, Brasil	Lujanense	4 y 6
	BM S/N d	m1	-	Minas Gerais, Brasil	Lujanense	4 y 6
	MLP-MA 1258	m1	-	-	Actual	2, 4 y 6
<i>Lycaon pictus</i>	AMNH(M) S/N	m1	-	África	Actual	2, 4 y 6
	MACN-MA 38249	m1	-	África	Actual	2, 4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1930-237	m1	-	-	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1974-302	m1	-	PN del Manovo-Gounda, República Centroafricana	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1974-303	m1	-	PN del Manovo-Gounda, República Centroafricana	Actual	4 y 6
	NRM A585380	m1	♂	África del Sudoeste Alemana	Actual	4 y 6
<i>Nyctereutes procyonoides</i>	MNHN-ZM-CG-1900-515	m1	-	Lac Hauka, Maudchourie, China	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-2007-437	m1	♂	Siberia	Actual	4 y 6
	NRM 20065251	m1	♀	Norrbottn, Pajala, Pääjärvi, Suecia	Actual	4 y 6
	NRM 20065252	m1	♂	Norrbottn, Pajala, Pääjärvi, Suecia	Actual	4 y 6
	NRM 20065425	m1	♂	Norrbottn, Haaparanda, Sandskär, Suecia	Actual	4 y 6
	NRM 20075196	m1	♀	Norrbottn, Pitea, Sjulsmark, Suecia	Actual	4 y 6
<i>Otocyon megalotis</i>	MACN-MA 26115	m1	-	África	Actual	2, 4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1933-2794	m1	-	Mojo, Etiopía	Actual	4 y 6

Especie	N° colección	Molar digitalizado	Sexo	Procedencia	Edad	Capítulo utilizado
<i>Otocyon megalotis</i>	MNHN-ZM-CG-1969-480	m1	♂	Lago Abaya, Etiopía	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1977-19	m1	♂	Etiopía	Actual	4 y 6
	ZMUC-MAM-CN 4315	m1	♂	Masái Mara, Narok, Kenia	Actual	4 y 6
	ZMUC-MAM-CN 4316	m1	♀	Masái Mara, Narok, Kenia	Actual	4 y 6
<i>Protocyon orocualensis</i>	OR-1332	m1	-	Breal de Orocuál ORS16, Venezuela	Plioceno tardío- Pleistoceno temprano	6
<i>Protocyon tarijensis</i>	MNHN-F-TAR 658	m1	-	Tarija, Bolivia	Pleistoceno	4 y 6
	NRPS M4500	m1	-	Tarija, Bolivia	Pleistoceno	4 y 6
	UF 27889	m1	-	Tarija, Bolivia	Pleistoceno	4 y 6
<i>Protocyon troglodytes</i>	EPN V 2871	m1	-	La Carolina, Ecuador	Pleistoceno tardío	4 y 6
	MACNU 95	m1	-	Salto, Uruguay	Lujanense	4 y 6
	MLP-PV 89-XI-20-1	m1	-	Mercedes, Bs. As., Argentina	Pleistoceno	4 y 6
	MLP-PV 04-VII-10-1	m1	-	Mar Chiquita, Bs.As., Argentina	Ensenadense	4 y 6
	MNHN-F-LAR 241	m1	-	La Carolina, Ecuador	Pleistoceno tardío	4 y 6
	MNHN-F-LAR 46	m1	-	La Carolina, Ecuador	Pleistoceno tardío	4 y 6
	MNHN-F-NUA 91	m1	-	Ñuapa I, Bolivia	Pleistoceno	4 y 6
	UF 26911	m1	-	Tarija, Bolivia	Pleistoceno	4 y 6
	ZMK L5700	m1	-	Lagoa Santa, Brasil	Lujanense	4 y 6
	MNHN-F-EQN 20	m1	-	Guamote, Ecuador	Pleistoceno	6
<i>Speothos venaticus</i>	AMNH(M) S/N	m1	-	-	Actual	2, 4 y 6
	BM 1811	m1	-	Minas Gerais, Brasil	Bonaerense - Lujanense	4 y 6
	MACN-MA 16510	m1	♂	Misiones, Argentina	Actual	2, 4 y 6
	MACN-MA 50.67	m1	♂	Bolivia	Actual	2, 4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1998-588	m1	♂	Parc Zoologique de Mulhouse, Francia	Actual	4 y 6
	ZMK 1/1845-2033	m1	-	Lapa dos Tatus, Lagoa Santa, Brasil	Bonaerense - Lujanense	4 y 6
	ZMUC-MAM-CN 285	m1	-	Minas Gerais, Brasil	Actual	4 y 6
	ZMUC-MAM-L-30	m1	♂	Minas Gerais, Brasil	Actual	4 y 6
<i>Theriodictis platensis</i>	MLP-PV 10-51	m1	-	Capital Federal, Argentina	Lujanense	4 y 6
	MLP-PV 10-80	m1	-	Mar del Plata, Argentina	Pleistoceno medio	4 y 6
	MLP-PV 96-IX-1-1	m1	-	Ramallo, Bs. As., Argentina	Ensenadense	4 y 6

Especie	N° colección	Molar digitalizado	Sexo	Procedencia	Edad	Capítulo utilizado
<i>Theriodictis platensis</i>	MPS-2	m1	-	San Pedro, Bs. As., Argentina	Ensenadense	4 y 6
<i>Theriodictis sp.</i>	MNHN-F-TAR 662	m1	-	Tarija, Bolivia	Pleistoceno	6
	ORS-20-266	m1	-	Breal de Orocuál ORS20, Venezuela	Pleistoceno tardío	6
<i>Urocyon cinereoargenteus</i>	MACN-MA 6.33	m1	-	Estados Unidos	Actual	2, 4 y 6
	MLP-MA 73	m1	-	Massachusetts, Estados Unidos	Actual	2, 4 y 6
	MNHN-ZM-AC-1927-522	m1	♂	Menagerie Jardin de Plantes, Francia	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-2007-467	m1	-	Massachusetts, Estados Unidos	Actual	4 y 6
	ZMUC-MAM-CN 3686	m1	♀	Lansing New York, Estados Unidos	Actual	4 y 6
	ZMUC-MAM-CN 3687	m1	♀	Ithaca, Nueva York, Estados Unidos	Actual	4 y 6
	ZMUC-MAM-CN 3689	m1	♀	Delaware Country, New York, Estados Unidos	Actual	4 y 6
	ZMUC-MAM-M-7654	m1	-	Zoológico de Copenhague, Dinamarca	Actual	4 y 6
<i>Vulpes bengalensis</i>	MNHN-ZM-CG-1917-252	m1	-	-	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1922-13	m1	-	-	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1922-21	m1	-	-	Actual	4 y 6
	NRM A590204	m1	-	Museo Indio, Central Kolkata	Actual	4 y 6
<i>Vulpes chama</i>	NRM A581344	m1	♀	Transvaal, Sudáfrica	Actual	4 y 6
	NRM A581978	m1	♂	Namibia	Actual	4 y 6
	NRM A581979	m1	♀	Namibia	Actual	4 y 6
<i>Vulpes corsac</i>	MNHN-ZM-CG-1880-712	m1	-	Puducherry, India	Actual	4 y 6
	NRM A590020	m1	-	Mongolia	Actual	4 y 6
	NRM A590021	m1	♀	Mongolia	Actual	4 y 6
	NRM A606075	m1	-	Asia	Actual	4 y 6
<i>Vulpes ferrilata</i>	MNHN-ZM-CG-1891-399	m1	-	China	Actual	4 y 6
<i>Vulpes lagopus</i>	MNHN-ZM-CG-1869-72	m1	-	Spitsbergen, Noruega	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1962-1549	m1	♂	St Paul Pribilof, Rusia	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-2007-443	m1	-	Labrador, Estados Unidos	Actual	4 y 6
	NRM A591188	m1	-	Kvickjokk, Suecia	Actual	4 y 6
	MACN-MA 35203	m1	-	Rusia	Actual	2
	MACN-MA 4.1	m1	-	Rusia	Actual	2

Especie	N° colección	Molar digitalizado	Sexo	Procedencia	Edad	Capítulo utilizado
<i>Vulpes lagopus</i>	NRM A601251	m1	♂	Tillberga, Suecia	Actual	4 y 6
<i>Vulpes pallida</i>	MNHN-ZM-CG-1962-1543	m1	-	Mauritania	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1962-4166	m1	-	-	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1968-954	m1	♂	Menagerie Jardin de Plantes, Francia	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1994-588	m1	-	Ségou, Mali	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1996-409	m1	-	Bamako, Mali	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-2009-602	m1	-	Boticor, Benín	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1913-87	m1	♀	Menagerie Jardin de Plantes, Francia	Actual	4 y 6
<i>Vulpes rueppellii</i>	MNHN-ZM-CG-1922-264	m1	♂	Gafsa, Túnez	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1922-266	m1	♂	Gafsa, Túnez	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1930-73	m1	-	Etiopía	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1957-588	m1	♂	Agadez, Níger	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1970-286	m1	-	Somalia	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1924-444	m1	♂	Lago Rush, Pakistán	Actual	4 y 6
<i>Vulpes velox</i>						
<i>Vulpes vulpes</i>	MACN-MA 25149	m1	-	Alemania	Actual	2, 4 y 6
	MLP-MA 744	m1	-	Roma, Italia	Actual	2, 4 y 6
	MLP-PV S/N	m1	♂	Massachusetts, Estados Unidos	Actual	2, 4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1931-172	m1	-	Bizerte, Túnez	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1956-1258	m1	-	La Tour du Valat, Francia	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1962-307	m1	♂	Luzy, Haute Marne, Francia	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1962-311	m1	-	Sassis, Francia	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1993-4245	m1	-	Tembaine, Túnez	Actual	4 y 6
<i>Vulpes zerda</i>	MACN-MA 9.14	m1	-	África	Actual	2, 4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1936-20	m1	-	-	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1952-534	m1	♀	Béni Abbès, Argelia	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1952-540	m1	♂	Hassi Fal, près fort Miribel, Argelia	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1954-329	m1	♂	El Golea, Argelia	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1995-460	m1	-	Nasri, Mauritania	Actual	4 y 6
<i>Xenocyon lycaonoides</i>	F:AM 67180	m1	-	Fairbanks, Alaska, EUA	Irvingtoniano	4
<i>Xenocyon texanus</i>	YPM 10058	m1	-	Rock Creek, Texas, EUA	Irvingtoniano	4

Especie	N° colección	Molar digitalizado	Sexo	Procedencia	Edad	Capítulo utilizado
Eupleridae						
<i>Cryptoprocta ferox</i>	MNHN-ZM-1933-31	m1	-	Madagascar	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1932-3553	m1	♂	Madagascar	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1940-1211	m1	♂	Tsimbazaza Zoo, Madagascar	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1977-554	m1	♂	Madagascar	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1977-555	m1	♂	Madagascar	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1992-1667	m1	-	Madagascar	Actual	4 y 6
<i>Eupleres goudotii</i>	MNHN-ZM-CG-1962-1121	m1	-	Madagascar	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1962-1602	m1	-	Sihanaka, Madagascar	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1962-1604	m1	-	Madagascar	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1962-2091	m1	-	Madagascar	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1962-2105	m1	♂	Sihanaka, Madagascar	Actual	4 y 6
<i>Fossa fossana</i>	MNHN-ZM-CG-1882-1589	m1	♂	Madagascar	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1932-3556	m1	-	Madagascar	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1932-3557	m1	♂	Madagascar	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1962-1597	m1	-	Madagascar	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1962-1598	m1	♂	Madagascar	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1962-1599	m1	♀	Madagascar	Actual	4 y 6
<i>Galidia elegans</i>	MNHN-ZM-CG-1932-3527	m1	♂	Andapa, Madagascar	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1932-3530	m1	♂	Maroantsetra, Madagascar	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1932-3534	m1	♀	Madagascar	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1962-2109	m1	♂	Madagascar	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1992-1677	m1	♀	Tana, Madagascar	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1992-1680	m1	♀	Tana, Madagascar	Actual	4 y 6
<i>Galidictis fasciata</i>	MNHN-ZM-CG-1880-1962	m1	-	Madagascar	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1882-1613	m1	♂	Madagascar	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1882-1615	m1	♂	Madagascar	Actual	4 y 6
<i>Mungotictis decemlineata</i>	MNHN-ZM-CG-1881-288	m1	-	Mauranelassa, Madagascar	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1961-975	m1	-	Madagascar	Actual	4 y 6

Especie	N° colección	Molar digitalizado	Sexo	Procedencia	Edad	Capítulo utilizado
<i>Mungotictis decemlineata</i>	MNHN-ZM-CG-1961-976	m1	-	Ménabé, Madagascar	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1964-236	m1	-	Morondawa, Madagascar	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1992-1670	m1	♂	Madagascar	Actual	4 y 6
<i>Salanoia concolor</i>	MNHN-ZM-CG-1866-233	m1	♀	Nossibé, Madagascar	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1882-1611	m1	♂	Manakana, Madagascar	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1962-2107	m1	-	Sihanaka, Madagascar	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1962-2110	m1	-	Madagascar	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1962-2111	m1	-	Madagascar	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1992-1687	m1	♀	Mananara, Madagascar	Actual	4 y 6
Felidae						
<i>Felidae indet.</i>	MLP-PV 91-IV-15-1	m1	-	Centinela del Mar, Bs. As., Argentina	Bonaerense?	6
Felinae						
<i>Acinonyx jubatus</i>	MACN-MA 49.36	m1	-	África	Actual	2, 4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1901-541	m1	♂	Abyssinie, Etiopía	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1960-3664	m1	♂	Menagerie Jardin de Plantes, Francia	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1962-2952	m1	♀	Kuando Kubango, Angola	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-MO-2006-433	m1	♂	Chad	Actual	4 y 6
<i>Caracal caracal</i>	MNHN-ZM-CG-1915-46	m1	-	Esauira, Marruecos	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1952-535	m1	-	Senegal	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1995-459	m1	♂	Foret de Kassas, Senegal	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-2001-1998	m1	-	Tagant, Mauritania	Actual	4 y 6
<i>Catopuma temminckii</i>	MNHN-ZM-CG-1865-488	m1	-	Penang Island, Malasia	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1881-1591	m1	-	Sumatra, Indonesia	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1939-2152	m1	♀	Menagerie Jardin de Plantes, Francia	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1962-2927	m1	♂	Menagerie Jardin de Plantes, Francia	Actual	4 y 6
<i>Felis bieti</i>	MNHN-ZM-CG-1893-151	m1	-	Sichuan, China	Actual	4 y 6
<i>Felis chaus</i>	MNHN-ZM-CG-1845-120	m1	-	Himalaya, India	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1872-72	m1	-	India	Actual	4 y 6
<i>Felis margarita</i>	MNHN-ZM-CG-1891-584	m1	-	Sahara, Algeria	Actual	4 y 6

Especie	N° colección	Molar digitalizado	Sexo	Procedencia	Edad	Capítulo utilizado
<i>Felis margarita</i>	MNHN-ZM-CG-2013-30	m1	-	-	Actual	4 y 6
<i>Felis nigripes</i>	ZMUC-MAM-CN 3143	m1	♀	Zoológico de Copenhague, Dinamarca	Actual	4 y 6
<i>Felis silvestris</i>	MNHN-ZM-CG-1951-1019	m1	-	Chad	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1953-392	m1	♂	-	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1992-2016	m1	♀	Châteauvillain, Francia	Actual	4 y 6
<i>Herpailurus yagouaroundi</i>	MACN-MA 17254	m1	♂	Salta, Argentina	Actual	2, 4 y 6
	MACN-MA 23692	m1	♂	Mendoza, Argentina	Actual	2, 4 y 6
	MACN-MA 25772	m1	♂	Misiones, Argentina	Actual	2, 4 y 6
	MACN-MA 33.4	m1	♂	-	Actual	2, 4 y 6
	MACN-MA 50104	m1	♀	Bolivia	Actual	2, 4 y 6
	MACN-MA 50555	m1	♀	Misiones, Argentina	Actual	2, 4 y 6
	MNHN-F-TAR 483	m1	-	Tarija, Bolivia	Pleistoceno	4 y 6
<i>Leopardus colocolo</i>	MACN-MA 16489	m1	♂	Neuquén, Argentina	Actual	2, 4 y 6
	MACN-MA 22928	m1	-	Santa Cruz, Argentina	Actual	2, 4 y 6
	MACN-MA 22934	m1	-	La Pampa, Argentina	Actual	2, 4 y 6
	MACN-MA 23176	m1	-	Neuquén, Argentina	Actual	2, 4 y 6
	MACN-MA 30103	m1	-	Salta, Argentina	Actual	2, 4 y 6
	MLP-PV 52-X-2-82	m1	-	Miramar, Bs. As., Argentina	Holoceno	4 y 6
<i>Leopardus geoffroyi</i>	MACN-MA 15425	m1	♀	Neuquén, Argentina	Actual	2, 4 y 6
	MACN-MA 22022	m1	♀	La Pampa, Argentina	Actual	2, 4 y 6
	MACN-MA 23329	m1	♀	La Pampa, Argentina	Actual	2, 4 y 6
	MACN-MA 24214	m1	-	Bs. As., Argentina	Actual	2, 4 y 6
	MACN-MA 34337	m1	♂	La Rioja, Argentina	Actual	2, 4 y 6
	MACN-MA 39209	m1	♂	Cordoba, Argentina	Actual	2, 4 y 6
<i>Leopardus guigna</i>	MLP-MA 1297	m1	-	Chubut, Argentina	Actual	2, 4 y 6
<i>Leopardus pardalis</i>	MACN-MA 13464	m1	♂	Santa Fe, Argentina	Actual	2, 4 y 6
	MACN-MA 13465	m1	♀	Tucumán, Argentina	Actual	2, 4 y 6
	MACN-MA 50.98	m1	♀	Bolivia	Actual	2, 4 y 6
	MACN-MA 50101	m1	♂	Bolivia	Actual	2, 4 y 6

Especie	N° colección	Molar digitalizado	Sexo	Procedencia	Edad	Capítulo utilizado
<i>Leopardus pardalis</i>	MACN-MA 50540	m1	♂	Misiones, Argentina	Actual	2, 4 y 6
	MACN-MA 51132	m1	♀	Misiones, Argentina	Actual	2, 4 y 6
<i>Leopardus sp.</i>	MACN-PV 6749	m1	-	Río Dulce, Santiago del Estero, Argentina	Platense	6
<i>Leopardus tigrinus</i>	MACN-MA 23709	m1	-	Misiones, Argentina	Actual	2, 4 y 6
	MACN-MA 51121	m1	♂	Misiones, Argentina	Actual	2, 4 y 6
	MACN-MA 52.57	m1	♂	Misiones, Argentina	Actual	2, 4 y 6
<i>Leopardus vorohuensis</i>	MMP 1047	m1	-	Bs. As., Argentina	Ensenadense	4 y 6
<i>Leopardus wiedii</i>	MACN-MA 23694	m1	-	Misiones, Argentina	Actual	2, 4 y 6
	MACN-MA 24899	m1	-	Misiones, Argentina	Actual	2, 4 y 6
	MACN-MA 50.94	m1	♂	Bolivia	Actual	2, 4 y 6
	MACN-MA 50.95	m1	♂	Bolivia	Actual	2, 4 y 6
	MACN-MA 50.97	m1	♂	Bolivia	Actual	2, 4 y 6
	MACN-MA 51137	m1	♀	Misiones, Argentina	Actual	2, 4 y 6
<i>Leptailurus serval</i>	MNHN-ZM-CG-1958-164	m1	♂	Yamena, Chad	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1962-987	m1	-	Lualaba, República Democrática del Congo	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-2006-518	m1	-	Senegal	Actual	4 y 6
<i>Lynx canadensis</i>	MNHN-ZM-CG-2006-535	m1	♂	Cave Creek, British Columbia, Canadá	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-2006-536	m1	-	British Columbia, Canadá	Actual	4 y 6
	ZMUC-MAM-CN 1484	m1	♀	Zoológico de Copenhague, Dinamarca	Actual	4 y 6
	ZMUC-MAM-CN 4174	m1	♀	Aklavik, Canadá	Actual	4 y 6
<i>Lynx lynx</i>	MNHN-ZM-CG-2006-532	m1	-	Polonia	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-2006-567	m1	-	Alpes, Francia	Actual	4 y 6
<i>Lynx rufus</i>	MACN-MA 25.118	m1	♂	México	Actual	2, 4 y 6
	MLP-PV S/N	m1	♂	Millbridge, Maine, EUA	Actual	2, 4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1997-445	m1	♂	América del Norte	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-2004-303	m1	-	América del Norte	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1865-188	m1	-	América septentrional	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1879-268	m1	-	Santa Barbara, California, USA	Actual	4 y 6
<i>Otocolobus manul</i>	MNHN-ZM-CG-2009-251	m1	♀	Nesles Francia	Actual	4 y 6

Especie	N° colección	Molar digitalizado	Sexo	Procedencia	Edad	Capítulo utilizado
<i>Otocolobus manul</i>	MNHN-ZM-CG-2010-646	m1	♂	Domaine de la Fortelle, Francia	Actual	4 y 6
<i>Pardofelis marmorata</i>	MNHN-ZM-CG-1869-424	m1	-	India	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1886-25	m1	-	Palembang, Sumatra, Indonesia	Actual	4 y 6
	ZMUC-MAM-CN 1391	m1	♀	Zoológico de Copenhague, Dinamarca	Actual	4 y 6
<i>Prionailurus bengalensis</i>	MNHN-ZM-CG-1869-425	m1	-	India	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1988-162	m1	♀	Mueang, Tailandia	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1995-1243	m1	-	Mongolia	Actual	4 y 6
<i>Prionailurus planiceps</i>	MNHN-ZM-CG-1873-228	m1	-	Malaca, Malasia	Actual	4 y 6
	ZMUC-MAM-CN 1783	m1	♂	Zoológico de Copenhague, Dinamarca	Actual	4 y 6
	ZMUC-MAM-CN 2126	m1	♂	Zoológico de Copenhague, Dinamarca	Actual	4 y 6
<i>Prionailurus rubiginosus</i>	MNHN-ZM-CG-1872-70	m1	-	Chennai, India	Actual	4 y 6
<i>Prionailurus viverrinus</i>	MNHN-ZM-CG-1882-2948	m1	-	Tailandia	Actual	4 y 6
	ZMUC-MAM-CN 1043	m1	♂	Zoológico de Copenhague, Dinamarca	Actual	4 y 6
	ZMUC-MAM-CN 2148	m1	♀	Zoológico de Copenhague, Dinamarca	Actual	4 y 6
<i>Profelis aurata</i>	MNHN-ZM-CG-1917-8	m1	-	Alépé, Costa de Marfil	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1940-1213	m1	♂	Río Cavalla, Liberia	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1962-2937	m1	-	Ituri, República Democrática del Congo	Actual	4 y 6
<i>Puma concolor</i>	MACN-MA 13339	m1	-	San Luis, Argentina	Actual	2, 4 y 6
	MACN-MA 20629	m1	-	La Pampa, Argentina	Actual	2, 4 y 6
	MACN-MA 30250	m1	♂	Neuquén, Argentina	Actual	2, 4 y 6
	MACN-MA 32.80	m1	♀	San Luis, Argentina	Actual	2, 4 y 6
	MACN-MA 36614	m1	♂	Santa Cruz, Argentina	Actual	2, 4 y 6
	MACN-MA 49295	m1	-	Salta, Argentina	Actual	2, 4 y 6
	MACN-PV 1456	m1	-	Tarija, Bolivia	Pleistoceno	4 y 6
	MACN-PV 852	m1	-	Laguna Adela, Bs. As., Argentina	Lujanense	4 y 6
	MMP 417	m1	-	Parque Camet, Bs. As., Argentina	Ensenadense	4 y 6
	MNHN-F-TAR 490	m1	-	Tarija, Bolivia	Pleistoceno	4 y 6
Machairodontinae						
<i>Amphimachairodus giganteus</i>	MNHN-F-PIK 3387	m1	-	Pikermi, Grecia	Mioceno tardío	4

Especie	N° colección	Molar digitalizado	Sexo	Procedencia	Edad	Capítulo utilizado
<i>Machairodus aphanistus</i>	MNHN-F-SLQ 936	m1	-	Salónica, Grecia	Mioceno	4
<i>Megantereon sp.</i>	MNHN-F-PET 2001b	m1	-	Perrier, Francia	Pleistoceno	4
<i>Smilodon fatalis</i>	MACN-PV 11264	m1	-	Rancho La Brea, EUA	Rancholabreano (NALMA)	4 y 6
<i>Smilodon populator</i>	MACN-PV 11554	m1	-	Río Carcaraña, Santa Fe, Argentina	Pleistoceno	4 y 6
	MACN-PV 12532	m1	-	Córdoba, Argentina	Pleistoceno	4 y 6
	MACN-PV 13199	m1	-	Paraná, Entre Ríos, Argentina	Pleistoceno	4 y 6
	MACN-PV 1460	m1	-	Tarija, Bolivia	Pleistoceno	4 y 6
	MACN-PV 18057	m1	-	Carmen de Areco, Bs. As., Argentina	Pleistoceno	4 y 6
	MACN-PV 2354	m1	-	Mar del Plata, Bs. As., Argentina	Ensenadense	4 y 6
	MACN-PV 46	m1	-	Luján, Bs. As., Argentina	Lujanense	4 y 6
	MACN-PV 5010	m1	-	Bs. As., Argentina	Ensenadense	4 y 6
	MACN-PV 6210	m1	-	Bs. As., Argentina	Ensenadense	4 y 6
	MCA 2004	m1	-	Mercedes, Bs. As., Argentina	Pleistoceno	4 y 6
	MLP-PV 10-2	m1	-	-	Pleistoceno	4 y 6
	MNHN-F-LAR 72	m1	-	La Carolina, Ecuador	Pleistoceno tardío	6
<i>Smilodon sp</i>	MLF 902	m1	-	La Chumbeada, Bs. As., Argentina	Pleistoceno	6
	MPH-P 075	m1	-	Bs. As., Argentina	Pleistoceno	6
Pantherinae						
<i>Neofelis nebulosa</i>	MNHN-ZM-CG-1879-2133	m1	♂	Borneo	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1940-305	m1		Indochina	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1961-217	m1	♀	Menagerie Jardin de Plantes, Francia	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-2006-430	m1	♂	Indochina	Actual	4 y 6
<i>Panthera leo</i>	MACN-MA 23.1	m1	-	África	Actual	2, 4 y 6
	MACN-MA 25158	m1	-	África	Actual	2, 4 y 6
	MACN-MA 29904	m1	♀	África	Actual	2, 4 y 6
	MACN-MA 4254	m1	-	África	Actual	2, 4 y 6
	MACN-MA 4330	m1	-	África	Actual	2, 4 y 6
	MACN-MA 4337	m1	-	África	Actual	2, 4 y 6
<i>Panthera leo spelaea</i>	MACN-PV 12984	m1	-	Caverna delle Fate, Italia	Pleistoceno tardío	4
<i>Panthera onca</i>	MACN-MA 21622	m1	-	Misiones, Argentina	Actual	2, 4 y 6

Especie	N° colección	Molar digitalizado	Sexo	Procedencia	Edad	Capítulo utilizado
<i>Panthera onca</i>	MACN-MA 25.66	m1	-	Misiones, Argentina	Actual	2, 4 y 6
	MACN-MA 25769	m1	♀	Tucumán, Argentina	Actual	2, 4 y 6
	MACN-MA 4301	m1	-	América del Sur	Actual	2, 4 y 6
	MACN-MA 7.8	m1	-	Bolivia	Actual	2, 4 y 6
	MACN-MA 8.43	m1	-	Bolivia	Actual	2, 4 y 6
	MLP-PV 10-11	m1	-	Mar del Plata, Bs. As., Argentina	-	4 y 6
	MLP-PV 10-9	m1	-	Luján, Bs. As., Argentina	Lujanense	4 y 6
	MLP-PV 53-III-19-4	m1	-	Bs. As., Argentina	Lujanense	4 y 6
	MNHN-F-PUN 218	m1	-	Quebrada de Chalán, Ecuador	Pleistoceno tardio	4 y 6
	MNHN-F-TAR 1275	m1	-	Tarija, Bolivia	Pleistoceno	4 y 6
	MNHN-F-TAR 482	m1	-	Tarija, Bolivia	Pleistoceno	4 y 6
<i>Panthera onca mesembrina</i>	CEHA-CDM S/N	m1	-	Cueva del Medio, Chile	Pleistoceno tardio	4 y 6
	MLP-PV 94-VIII-10-91	m1	-	Cueva del Milodon, Chile	Pleistoceno tardio	4 y 6
<i>Panthera pardus</i>	MLP-MA 1040	m1	-	África	Actual	2, 4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1880-460	m1	-	África	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1931-583	m1	-	África	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1934-12	m1	-	Camerún	Actual	4 y 6
<i>Panthera tigris</i>	MACN-MA 25.54	m1	-	Sumatra	Actual	2, 4 y 6
	MACN-MA 26.83	m1	-	India	Actual	2, 4 y 6
	MLP-MA 1048	m1	-	-	Actual	2, 4 y 6
	MLP-MA 1051	m1	-	-	Actual	2, 4 y 6
	MLP-MA 11-IV-48-1	m1	-	-	Actual	2, 4 y 6
	MLP-MA 112	m1	-	India	Actual	2, 4 y 6
<i>Panthera uncia</i>	MACN-MA 8.23	m1	-	Asia	Actual	2, 4 y 6
	ZMUC-MAM-CN 5216	m1	♀	Zoológico de Copenhague, Dinamarca	Actual	4 y 6
	ZMUC-MAM-1367	m1	♀	Zoológico de Copenhague, Dinamarca	Actual	4 y 6
	ZMUC-MAM-1394	m1	♂	Zoológico de Copenhague, Dinamarca	Actual	4 y 6
“Hemicyonidae”						
<i>Cephalogale bonali</i>	NMB-LM 541	m1	-	-	-	4
<i>Cephalogale depereti</i>	NMB-MA 7698	m1	-	-	-	4

Especie	N° colección	Molar digitalizado	Sexo	Procedencia	Edad	Capítulo utilizado
<i>Filholictis filholi</i>	MNHN-F-QU 17756	m1	-	Fosforitas de Quercy, Francia	Oligoceno	4
<i>Hemicyon sansaniensis</i>	MNCN-LB 28	m1	-	Zaragoza, Aragón, España	Mioceno medio	4
Herpestidae						
Herpestinae						
<i>Atilax paludinosus</i>	MNHN-ZM-CG-1933-2319	m1	♂	Gondar, Etiopía	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1936-993	m1	♀	Sierra Leona	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1950-266	m1	♂	Lomé, Togo	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1995-426	m1	♀	Dakar-Hann, Senegal	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1995-427	m1	♂	Dakar-Hann, Senegal	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-2003-130	m1	-	Punto Negro, República del Congo	Actual	4 y 6
<i>Bdeogale crassicauda</i>	MNHN-ZM-CG-1881-1521	m1	♂	Cañón - Coudoa, Kenia	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1921-29	m1	-	Kenia	Actual	4 y 6
	ZMUC-MAM-M 6730	m1	-	Mwanza, lago Victoria, Tanzania	Actual	4 y 6
<i>Bdeogale nigripes</i>	MNHN-ZM-CG-1885-220	m1	-	Gabón	Actual	4 y 6
<i>Cynictis penicillata</i>	MNHN-ZM-CG-1536-1535	m1	-	Sudáfrica	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1962-2116	m1	-	Cabo de Buena Esperanza, Sudáfrica	Actual	4 y 6
	ZMUC-MAM-CN 1777	m1	♂	Zoológico de Copenhague, Dinamarca	Actual	4 y 6
	ZMUC-MAM-CN 208	m1	-	-	Actual	4 y 6
<i>Galerella pulverulenta</i>	MNHN-ZM-CG-1962-1113	m1	-	Ménagerie du Jardin des plantes, Francia	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1962-357	m1	-	Cabo de Buena Esperanza, Sudáfrica	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1962-358	m1	-	Cabo de Buena Esperanza, Sudáfrica	Actual	4 y 6
<i>Galerella sanguinea</i>	MACN-MA 22.30	m1	-	África	Actual	2, 4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1875-286	m1	-	Zanzíbar, Tanzania	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1902-529	m1	♀	Región de los Grandes Lagos, África Oriental	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1902-533	m1	♀	Región de los Grandes Lagos, República Centroafricana	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1982-213	m1	♀	Kivu/Kayongide, República Democrática del Congo	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1996-1540	m1	-	Imbo, Ruzizi, Burundi	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-2000-1072	m1	-	República de Costa de Marfil	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1860-467	m1	-	Trípoli, Líbano	Actual	4 y 6

Especie	N° colección	Molar digitalizado	Sexo	Procedencia	Edad	Capítulo utilizado
<i>Herpestes ichneumon</i>	MNHN-ZM-CG-1911-1030	m1	♀	Meseta de Kiyuyu, África Oriental	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1939-190	m1	-	Kadjudju, República Democrática del Congo	Actual	4 y 6
	MLP-MA 1029	m1	-	África tropical	Actual	2
	MLP-MA 1323	m1	-	África	Actual	2
	MNHN-ZM-CG-1981-665	m1	-	Mugerero, Busumbura, Burundí	Actual	4 y 6
<i>Ichneumia albicauda</i>	MNHN-ZM-CG-1939-186	m1	-	Región del Kiri, República Democrática del Congo	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1968-147	m1	-	Parque del Nikolo-Koba, Senegal	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1981-668	m1	♂	Saboya, Senegal	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1981-675	m1	♂	Bandafassi, Kédougou, Senegal	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1981-677	m1	♂	Sidiali, Kédougou, Senegal	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1995-412	m1	♀	Saboya, Senegal	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1902-531	m1	♀	Nienga, Región de los Grandes Lagos, África central	Actual	4 y 6
<i>Rynchogale melleri</i>	MNHN-ZM-CG-1872-278	m1	-	Malaca, Malasia	Actual	4 y 6
<i>Urva brachyurus</i>	MNHN-ZM-CG-1884-1818	m1	♀	Puerto Princesa, isla de Palawan, Filipinas	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1965-406	m1	♀	Borneo, Malasia	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1974-309	m1	-	-	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1959-187	m1	♀	Irán central	Actual	4 y 6
<i>Urva edwardsii</i>	MNHN-ZM-CG-1970-87	m1	♂	Antioquía, Turquía	Actual	4 y 6
	ZMUC-MAM-CN 1327	m1	♀	Zoológico de Copenhague, Dinamarca	Actual	4 y 6
	ZMUC-MAM-CN 1713	m1	♂	Zoológico de Copenhague, Dinamarca	Actual	4 y 6
	ZMUC-MAM-CN 1789	m1	♂	Zoológico de Copenhague, Dinamarca	Actual	4 y 6
	ZMUC-MAM-CN 1893	m1	-	Zoológico de Copenhague, Dinamarca	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1882-12	m1	-	Conchinchina, Vietnam	Actual	4 y 6
<i>Urva javanicus</i>	MNHN-ZM-CG-1929-379	m1	♀	Annam, Vietnam	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1982-107	m1	♀	Camboya	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1982-162	m1	♀	Bogor, Java Occidental	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-2000-133	m1	-	Anman, Vietnam	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-2004-621	m1	-	Chiang Khan, Tailandia	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1929-381	m1	♂	Tokín, Bac Kan, Vietnam	Actual	4 y 6
<i>Urva urva</i>	MNHN-ZM-CG-1929-381	m1	♂	Tokín, Bac Kan, Vietnam	Actual	4 y 6

Especie	N° colección	Molar digitalizado	Sexo	Procedencia	Edad	Capítulo utilizado
<i>Urva urva</i>	MNHN-ZM-CG-1929-383	m1	♀	Langson, Tonkín, Vietnam	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1929-384	m1	♀	Tonkín, Bac Kan, Vietnam	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1929-386	m1	♀	Tonkín, Bac Kan, Vietnam	Actual	4 y 6
<i>Xenogale naso</i>	MNHN-ZM-CG-1933-2337	m1	♀	Ménagerie du Jardin des plantes, Francia	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1970-20	m1	-	La Maboke, República Centroafricana	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1990-89	m1	♂	Mikouna, Lastournille, Gabón	Actual	4 y 6
Mungotinae						
<i>Crossarchus obscurus</i>	MNHN-ZM-CG-1895-17	m1	-	Agui Aonseu, República de Costa de Marfil	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1911-857	m1	-	Agouagou, Benín	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1939-152	m1	♂	Kivu, Ruanda	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1976-333	m1	♀	Lamto, República de Costa de Marfil	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-2000-1062	m1	-	República de Costa de Marfil	Actual	4 y 6
<i>Dologale dybowski</i>	MNHN-ZM-CG-1892-1570	m1	♀	Kémo, República Centroafricana	Actual	6
	MNHN-ZM-CG-1892-1571	m1	♀	Sangha, República del Congo	Actual	6
	MNHN-ZM-CG-1892-2054	m1	♂	Kémo, República Democrática del Congo	Actual	6
<i>Helogale hirtula</i>	MNHN-ZM-CG-1977-20	m1	♂	Somalia	Actual	4 y 6
<i>Helogale parvula</i>	MNHN-ZM-CG-1962-1056	m1	-	República Democrática del Congo	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1962-327	m1	-	África austral	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1969-72	m1	♂	Tamapupi, República de Zimbabue	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1969-73	m1	♀	Tamapupi, República de Zimbabue	Actual	4 y 6
<i>Mungos gambianus</i>	MNHN-ZM-CG-1970-287	m1	♂	Lamto, República de Costa de Marfil	Actual	4 y 6
<i>Mungos mungo</i>	MNHN-ZM-CG-1892-2059	m1	♂	Puesto de la Misión, República Centroafricana	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1904-2004	m1	-	Fuerte Archambault, Chad	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1904-2005	m1	-	Fuerte Archambault, Chad	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1926-255	m1	-	Chad	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-2005-865	m1	-	África austral	Actual	4 y 6
<i>Suricata suricatta</i>	MNHN-ZM-CG-1992-1850	m1	♀	Zoológico de la Palmyre, Francia	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1998-112	m1	♀	Zoológico de la Palmyre, Francia	Actual	4 y 6
	ZMUC-MAM-CN 212	m1	-	-	Actual	4 y 6

Especie	N° colección	Molar digitalizado	Sexo	Procedencia	Edad	Capítulo utilizado
Hyaenidae						
<i>Adcrocuta eximia</i>	MNHN-F-MAR-3367	m1	-	Maraghe, Irán	Mioceno	4
<i>Crocuta crocuta</i>	MNHN-ZM-CG-1962-1533	m1	-	Lago Magadi, Kenia	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1962-1536	m1	-	Bagunda, Malí	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1972-399	m1	♂	Jijiga, Etiopía	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1973-125	m1	♂	Arero, Lavello, Etiopía	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1986-1090	m1	-	Menagerie Jardin de Plantes, Francia	Actual	4 y 6
	MACN-MA 24525	m1	-	-	Actual	2
	MACN-MA 33277	m1	-	África	Actual	2
	MNHN-ZM-CG-2006-421	m1	-	Senegal	Actual	4 y 6
	MLP-MA 1039	m1	-	-	Actual	2, 4 y 6
<i>Hyaena hyaena</i>	MNHN-ZM-A 1533	m1	-	Lago Magadi, Kenia	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-A 1540	m1	-	Imbo, Ruzizi, Burundí	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-A 1542	m1	-	-	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1906-10	m1	♂	-	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1932-445	m1	♀	Menagerie Jardin de Plantes, Francia	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1934-318	m1	-	Parc Zoologique de Vincennes, Francia	Actual	4 y 6
	MACN-MA 15.28	m1	-	África	Actual	2
	MACN-MA 25103	m1	-	África	Actual	2
	MACN-MA 4.6	m1	-	África	Actual	2
<i>Ictitherium intuberculatum</i>	MNHN-F-TRQ 1014	m1	-	Yassioreni, Turquía	Mioceno	4
<i>Ictitherium viverrinum</i>	MNHN-F-PIK 3010	m1	-	Pikermi, Grecia	Mioceno	4
<i>Lycyaena chaeretic</i>	MNHN-F-PIK 3384	m1	-	Pikermi, Grecia	Mioceno	4
<i>Parahyaena brunnea</i>	MNHN-ZM-CG-1872-84	m1	-	Río Orange, África austral	Actual	4 y 6
<i>Protictitherium gaillardi</i>	MNHN-F-SEP 165	m1	-	Pejouan Simorre, Gers, Francia	Mioceno	4
	MNHN-F-SEP 58	m1	-	Pejouan, Simorre, Gers, Francia	Mioceno	4
	MNHN-F-SML 1194	m1	-	Malartic, Simorre, Gers, Francia	Mioceno	4
Mephitidae						
Mephitinae						
<i>Conepatus chinga</i>	MACN-MA 13499	m1	♂	Catan-Lil, Neuquén, Argentina	Actual	2, 4 y 6

Especie	N° colección	Molar digitalizado	Sexo	Procedencia	Edad	Capítulo utilizado
<i>Conepatus chinga</i>	MACN-MA 13714	m1	♀	Corrientes, Argentina	Actual	2, 4 y 6
	MACN-MA 23992	m1	-	Río Negro, Argentina	Actual	2, 4 y 6
	MACN-MA 24002	m1	-	Río Negro, Argentina	Actual	2, 4 y 6
	MACN-MA 24006	m1	-	Río Negro, Argentina	Actual	2, 4 y 6
	MACN-MA 24719	m1	-	Uruguay	Actual	2, 4 y 6
	MACN-MA 30393	m1	♂	Salta, Argentina	Actual	2, 4 y 6
	MLP-PV 52-X-2-80	m1	-	Miramar, Bs. As., Argentina	Platense	6
	MNHN-F-TAR 546	m1	-	-	Fósiles	4 y 6
	MNHN-F-TAR 592	m1	-	Tarija, Bolivia	Fósiles	4 y 6
<i>Conepatus leuconotus</i>	MNHN-ZM-CG-1968-1045	m1	♂	Guatemala	Actual	4 y 6
<i>Conepatus mercedensis</i>	MLP-PV 10-68	m1	-	Mercedes, Bs. As., Argentina	Bonaerense	4 y 6
<i>Conepatus primaevus</i>	MNHN-F-PAM 555	m1	-	Bs. As., Argentina	-	4 y 6
	MPS 1	m1	-	San Pedro, Bs. As., Argentina	Ensenadense	4 y 6
<i>Conepatus sp.</i>	MACN-PV 5248	m1	-	Bs. As., Argentina	Ensenadense	6
	MLS 245	m1	-	Río Salado, Bs. As., Argentina	Lujanense	6
<i>Mephitis macroura</i>	MNHN-ZM-CG-1901-588	m1	-	Guadalajara, México	Actual	4 y 6
	ZMUC-MAM-CN 491	m1	-	México	Actual	4 y 6
	ZMUC-MAM-CN 492	m1	♂	Texas	Actual	4 y 6
<i>Mephitis mephitis</i>	MNHN-ZM-CG-1879-2424	m1	-	California, EUA	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1880-704	m1	-	-	Actual	4 y 6
	MACN-MA 23520	m1	♀	EUA	Actual	2
	MACN-MA 23521	m1	♂	EUA	Actual	2
	MLP-MA 65	m1	♀	Massachusetts, EUA	Actual	2
	MNHN-ZM-CG-2005-653	m1	♀	Los Ángeles, California, EUA	Actual	4 y 6
<i>Spilogale gracilis</i>	MACN-MA 34552	m1	♂	EUA	Actual	2, 4 y 6
	MACN-MA 34551	m1	♀	EUA	Actual	2
	MNHN-ZM-CG-2005-656	m1	-	Los Ángeles, California, EUA	Actual	4 y 6
<i>Spilogale putorius</i>	MNHN-ZM-CG-1885-399	m1	-	California, EUA	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1962-961	m1	♂	Oregón, EUA	Actual	4 y 6
<i>Spilogale putorius</i>	MNHN-ZM-CG-2005-657	m1	-	Douglas CO, Kansas, EUA	Actual	4 y 6

Especie	N° colección	Molar digitalizado	Sexo	Procedencia	Edad	Capítulo utilizado
Mustelidae						
Guloninae						
<i>Eira barbara</i>	MACN-MA 20457	m1	♂	Misiones, Argentina	Actual	2, 4 y 6
	MACN-MA 31.61	m1	♂	Ecuador	Actual	2, 4 y 6
	MACN-MA 47202	m1	♂	Salta, Argentina	Actual	2, 4 y 6
	MACN-MA 50.90	m1	♀	Bolivia	Actual	2, 4 y 6
	MACN-MA 50.92	m1	♀	Bolivia	Actual	2, 4 y 6
	MACN-MA 52.38	m1	♀	Misiones, Argentina	Actual	2, 4 y 6
<i>Gulo gulo</i>	MNHN-ZM-A 1934	m1	-	-	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1873-39	m1	♂	Lago Baikal, Siberia	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1902-1022	m1	-	Rusia	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1967-37	m1	♂	Ménagerie du Jardin des plantes, Francia	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1967-54	m1	♀	Ménagerie du Jardin des plantes, Francia	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-2005-853	m1	-	Columbia Británica, Canadá	Actual	4 y 6
<i>Martes americana</i>	MNHN-ZM-CG-1987-422	m1	♀	Lac St Jean, Quebec, Canadá	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-2003-479	m1	♂	Región des Laurentides, Canadá	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-2005-614	m1	♀	Labrador, Canadá	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-2005-615	m1	-	Tobique river, New Brunswick, Canadá	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1870-47	m1	-	Moupin, Yunnan, China	Actual	4 y 6
<i>Martes flavigula</i>	MNHN-ZM-CG-1962-1627	m1	-	Tibet	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-2004-633	m1	-	-	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1938-846	m1	♀	Savoie, Francia	Actual	4 y 6
<i>Martes foina</i>	MNHN-ZM-CG-1938-847	m1	♀	Savoie, Francia	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1962-1708	m1	-	Indre, Francia	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1963-1392	m1	♂	Bazemont, Francia	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1986-460	m1	♀	Saint-Pée-sur-Nivelle, Francia	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-2001-2087	m1	♂	Les Matelles, Francia	Actual	4 y 6
<i>Martes martes</i>	MACN-MA 4.50	m1	-	-	Actual	2, 4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1914-328	m1	-	Cerdeña	Actual	4 y 6

Especie	N° colección	Molar digitalizado	Sexo	Procedencia	Edad	Capítulo utilizado
<i>Martes martes</i>	MNHN-ZM-CG-1962-1702	m1	♀	Indre, Francia	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1990-78	m1	-	Lozère, Francia	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1994-809	m1	♂	Saint-Thibault, Francia	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-2005-616	m1	-	Baja Austria	Actual	4 y 6
<i>Martes melampus</i>	NRM A584517	m1	-	Japón	Actual	4 y 6
<i>Martes zibellina</i>	MNHN-ZM-CG-1872-294	m1	-	Corea	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1902-1026	m1	♂	Extremo Oriente	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-2001-298	m1	-	Iyengra, Sajá, Rusia	Actual	4 y 6
	ZMUC-MAM-386	m1	-	Siberia	Actual	4 y 6
<i>Pekania pennantii</i>	ZMUC-MAM-CN 795	m1	-	América del Norte	Actual	4 y 6
Helictidinae						
<i>Melogale everetti</i>	MNHN-ZM-CG-1896-1	m1	-	Kinabalu, Borneo, Malasia	Actual	4 y 6
	ZMUC-MAM-CN 1052	m1	-	Borneo, Malasia	Actual	4 y 6
<i>Melogale moschata</i>	MNHN-ZM-CG-1874-492	m1	-	Kiangsi, China	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1874-493	m1	-	Fokien occidental, China	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1929-377	m1	-	Xien Quang-Koo, Laos	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-2005-660	m1	-	Cochinchina, Vietnam	Actual	4 y 6
<i>Melogale orientalis</i>	ZMUC-MAM-CN 496	m1	-	India oriental	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1902-1405	m1	-	Ménagerie Jardin des Plantes, Francia	Actual	4 y 6
<i>Melogale personata</i>	MNHN-ZM-CG-1929-374	m1	♀	Huê Annam, Vietnam	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1962-4157	m1	-	Vietnam	Actual	4 y 6
Ictonychinae						
<i>Galictis cuja</i>	MACN-MA 13498	m1	♀	Catan-Lil, Neuquén, Argentina	Actual	2, 4 y 6
	MACN-MA 13965	m1	♂	El Bolsón, Rio Negro, Argentina	Actual	2, 4 y 6
	MACN-MA 16254	m1	♀	Bs. As., Argentina	Actual	2, 4 y 6
	MACN-MA 16520	m1	♂	Cushamen, Chubut, Argentina	Actual	2, 4 y 6
	MACN-MA 23291	m1	-	Bs. As., Argentina	Actual	2, 4 y 6
	MACN-MA 23793	m1	♂	Bs. As., Argentina	Actual	2, 4 y 6
<i>Galictis vittata</i>	MACN-MA 50.91	m1	♀	Bolivia	Actual	2, 4 y 6

Especie	N° colección	Molar digitalizado	Sexo	Procedencia	Edad	Capítulo utilizado
<i>Galictis vittata</i>	MNHN-ZM-CG-1985-1864	m1	-	-	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1985-205	m1	-	-	Actual	4 y 6
<i>Galictis sp.</i>	MACN-PV S/N [39-2013 número de campo]	m1	-	Necochea, Bs. As., Argentina	Lujanense?	6
	MLP-PV S/N	m1	-	Centinela del Mar, Bs. As., Argentina	Ensenadense	6
	MLP-PV 94-VIII-10-19	m1	-	Cueva del Milodon - Ultima esperanza	Actual	6
	MRPSS M5031	m1	-	Tarija, Bolivia	Pleistoceno	6
<i>Ictonyx striatus</i>	MNHN-ZM-CG-1924-1028	m1	-	-	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1939-193	m1	-	Narosura, Kenia	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1949-515	m1	-	Ménagerie du Jardin des plantes, Francia	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1981-657	m1	♀	Ruzizi, Burundi	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-2001-1600	m1	♀	Nigeria	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-2005-659	m1	-	Dakar, Senegal	Actual	4 y 6
<i>Lyncodon bosei</i>	MLP-PV 54-III-5-1	m1	-	CABA, Argentina	Ensenadense	4 y 6
<i>Lyncodon patagonicus</i>	MACN-MA 31214	m1	♂	Patquia, La Rioja, Argentina	Actual	2, 4 y 6
	MLP-MA 29-XII-00-17	m1	-	Rio Negro, Argentina	Actual	2, 4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1897-1249	m1	♂	Argentina	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1897-1250	m1	-	Argentina	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-2005-635	m1	-	-	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-2005-658	m1	-	-	Actual	4 y 6
	MLP-PV 95-x-1-1	m1	-	Luján, Bs. As., Argentina	Lujanense	4 y 6
	MLP-PV 96-v-1-1	m1	-	Mercedes, Bs. As., Argentina	Platense	4 y 6
<i>Lyncodon sp.</i>	MLS S/N	m1	-	Arenales, Bs. As., Argentina	Bs. As., Argentina	6
<i>Poecilictis libyca</i>	MACN-MA 24.12	m1	-	África	Actual	2
	MNHN-ZM-CG-1891-585	m1	-	Sáhara argelino, Argelia	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1911-806	m1	-	Gabes, Túnez	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1932-3203	m1	-	Laghout, Argelia	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1956-614	m1	♀	Taghit Sud Oranais, Argelia	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1962-1633	m1	-	Nil Blanc, Sudán	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1991-1035	m1	♂	Kidal, Mali	Actual	4 y 6

Especie	N° colección	Molar digitalizado	Sexo	Procedencia	Edad	Capítulo utilizado
<i>Poecilogale albinucha</i>	MNHN-ZM-CG-1911-700	m1	-	África Occidental Británica	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1939-194	m1	-	Kadiudju, Kivu, República Democrática del Congo	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1981-1371	m1	-	Benguela, Angola	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1981-661	m1	♀	Ruzizi, Burundi	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1981-662	m1	♂	Ruzizi, Burundi	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1981-663	m1	♀	Ruzizi, Burundi	Actual	4 y 6
<i>Vormela peregusna</i>	MNHN-ZM-CG-1956-628	m1	♂	Irán	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1961-982	m1	-	Región de Baalbek, Siria	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1962-1621	m1	♀	Palestina	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1962-2081	m1	-	Irán	Actual	4 y 6
Lutrinae						
<i>Amblonyx cinereus</i>	MNHN-ZM-CG-1879-198	m1	♂	Saigón, Vietnam	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1884-14	m1	♂	Puerto princesa, Palawan, Filipinas	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1982-165	m1	♂	Bogor, Java, Indonesia	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-2005-607	m1	-	Borneo, Asia	Actual	4 y 6
	ZMUC-MAM-CN 4218	m1	♀	Calcuta, India	Actual	4 y 6
	ZMUC-MAM-CN 4497	m1	-	Narathiwat, Tailandia	Actual	4 y 6
<i>Aonyx capensis</i>	MNHN-ZM-CG-1897-982	m1	-	Conakri, República de Guinea	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1962-1646	m1	♀	Indochina	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1973-65	m1	-	Lago Tumba, República Democrática del Congo	Actual	4 y 6
<i>Enhydra lutris</i>	MNHN-ZM-CG-1935-124	m1	-	-	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1935-127	m1	-	Parc Zoologique de Vincennes, Francia	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1962-1647	m1	-	-	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1962-2678	m1	-	-	Actual	4 y 6
<i>Lontra canadensis</i>	MNHN-ZM-CG-1901-645	m1	-	México	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-2005-604	m1	-	Florida, EUA	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-2005-609	m1	-	Michigan, EUA	Actual	4 y 6
<i>Lontra felina</i>	MACN-MA 34602	m1	-	Isla de los Estados, Argentina	Actual	2, 4 y 6
	MNHN-ZM-CaE.-529	m1	-	Chile	Actual	4 y 6

Especie	N° colección	Molar digitalizado	Sexo	Procedencia	Edad	Capítulo utilizado
<i>Lontra felina</i>	MNHN-ZM-CG-1884-873	m1	-	Cabo de Hornos, Chile	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1932-3019	m1	-	Río Blanco, Ecuador	Actual	4 y 6
<i>Lontra longicaudis</i>	MACN-MA 13073	m1	♂	Misiones, Argentina	Actual	2, 4 y 6
	MACN-MA 24.13	m1	-	-	Actual	2, 4 y 6
	MACN-MA 24662	m1	-	Chaco, Argentina	Actual	2, 4 y 6
	MACN-MA 24665	m1	-	Chaco, Argentina	Actual	2, 4 y 6
	MACN-MA 24666	m1	-	Santa Fe, Argentina	Actual	2, 4 y 6
	MACN-MA 25357	m1	♀	Bs. As., Argentina	Actual	2, 4 y 6
	MACN-MA 30234	m1	♀	Bs. As., Argentina	Actual	2, 4 y 6
	MACN-MA 30246	m1	♀	Paraguay	Actual	2, 4 y 6
	MACN-MA 5.11	m1	-	América	Actual	2, 4 y 6
<i>Lontra provocax</i>	MLP-MA 1282	m1	-	Tierra del Fuego, Argentina	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1995-184	m1	♂	Isla Herschel, Chile	Actual	4 y 6
<i>Lutra lutra</i>	MNHN-ZM-CG-1931-165	m1	-	Bizerte, Túnez	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1962-1652	m1	-	Ile d'Amoy, China	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1962-1655	m1	-	Francia	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1982-173	m1	♂	Pont Audemer, Francia	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1986-404	m1	-	Francia	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-2005-598	m1	-	Bizerte, Túnez	Actual	4 y 6
	ZMUC-MAM-CN 4492	m1	♂	Narathiwat, Tailandia	Actual	4 y 6
<i>Lutra sumatrana</i>	ZMUC-MAM-CN 4494	m1	-	Narathiwat, Tailandia	Actual	4 y 6
<i>Lutrogale perspicillata</i>	MNHN-ZM-CG-1882-2947	m1	-	Narathiwat, Tailandia	Actual	4 y 6
<i>Pteronura brasiliensis</i>	MACN-MA 25783	m1	-	-	Actual	2, 4 y 6
	MACN-MA 33155	m1	-	Bolivia	Actual	2, 4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1914-27	m1	-	Guyana	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1937-889	m1	-	Ecuador	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1962-2085	m1	-	Venezuela	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-2006-550	m1	-	Santa Fe de Bogotá, Colombia	Actual	4 y 6
Melinae						
<i>Arctonyx collaris</i>	MNHN-ZM-CG-1874-271	m1	-	-	Actual	4 y 6

Especie	N° colección	Molar digitalizado	Sexo	Procedencia	Edad	Capítulo utilizado
<i>Arctonyx collaris</i>	MNHN-ZM-CG-1877-704	m1	-	-	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1938-603	m1	♂	Parc Zoologique de Vincennes, Francia	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1961-154	m1	♀	-	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1962-153	m1	-	Quang Tri, Vietnam	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1962-1638	m1	-	Chensi, China	Actual	4 y 6
<i>Meles leucurus</i>	ZMUC-MAM-CN 833	m1	-	Siberia	Actual	4 y 6
<i>Meles meles</i>	MACN-MA 41227	m1	-	Europa	Actual	2, 4 y 6
	MACN-MA 4250	m1	-	Europa	Actual	2, 4 y 6
	MACN-MA 5.36	m1	-	sur de Europa	Actual	2, 4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1896-2917	m1	-	Irkutsk, Rusia	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1962-1009	m1	-	Francia	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1962-1727	m1	-	Forêt de Rouvray, Francia	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1967-956	m1	♀	Ménagerie du Jardin des plantes, Francia	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1998-1247	m1	♂	Yvelines, Francia	Actual	4 y 6
Mellivorinae						
<i>Mellivora capensis</i>	MNHN-ZM-CG-1911-1572	m1	-	Mauritania	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1912-734	m1	-	Lago Chad	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1928-61	m1	-	-	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1962-2086	m1	-	India	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1994-1307	m1	-	-	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1995-3150	m1	-	Nowakchott, Mauritania	Actual	4 y 6
Mustelinae						
<i>Mustela altaica</i>	MNHN-ZM-CG-1898-249	m1	-	Ta-Tsien-Lou, Stechuan, China	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1961-988	m1	-	-	Actual	4 y 6
	NRM A580177	m1	-	Hung Shui Kiu, China	Actual	4 y 6
	NRM A580300	m1	♂	Gansu, China	Actual	4 y 6
	NRM A581033	m1	-	Hung Shui Kiu, China	Actual	4 y 6
<i>Mustela erminea</i>	MNHN-ZM-CG-1944-270	m1	♂	Cantuel, Francia	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1944-271	m1	♀	Cantuel, Francia	Actual	4 y 6

Especie	N° colección	Molar digitalizado	Sexo	Procedencia	Edad	Capítulo utilizado
<i>Mustela erminea</i>	MNHN-ZM-CG-1944-272	m1	♀	Cantal, Francia	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1956-1241	m1	♀	Cantal, Francia	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1995-57	m1	♂	Massif central, Francia	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-2005-623	m1	-	Seine et Oise, Francia	Actual	4 y 6
<i>Mustela eversmanii</i>	MACN-MA 35206	m1	-	Rusia	Actual	2
	ZMUC-MAM-CN 3284	m1	-	Volga, Rusia	Actual	4 y 6
	ZMUC-MAM-CN 3286	m1	-	Volga, Rusia	Actual	4 y 6
	ZMUC-MAM 937	m1	-	Astracán, Rusia	Actual	4 y 6
<i>Mustela frenata</i>	MNHN-ZM-CG-1911-766	m1	-	México	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1929-601	m1	-	Choachi, Colombia	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1962-1631	m1	-	Guatemala	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1962-958	m1	♂	Oregón, EUA	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-2005-620	m1	♂	Buchport, Maine, EUA	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-2005-625	m1	♂	Michigan, EUA	Actual	4 y 6
<i>Mustela lutreola</i>	MNHN-ZM-CG-1881-1352	m1	♀	Moscú, Rusia	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1932-3187	m1	♂	La Pécouille, Indre, Francia	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1963-184	m1	♀	-	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1986-458	m1	♂	St Pée sur Nivelle, Francia	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1991-350	m1	♂	Mayenne, Francia	Actual	4 y 6
	ZMUC-MAM 1430	m1	♂	Malicorne, Sarthe, Francia	Actual	4 y 6
	ZMUC-MAM 919	m1	-	Detroit, Michigan, EUA	Actual	4 y 6
<i>Mustela nivalis</i>	MLP-MA 1018	m1	-	Europa	Actual	2, 4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1986-457	m1	♀	St Regle, Indre et Loire, Francia	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1994-1135	m1	♀	Saint-Saturnin-du-Bois, Francia	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-2000-1236	m1	♀	Saint-Saturnin-du-Bois, Francia	Actual	4 y 6
	ZMUC-MAM 1423	m1	♂	Arzana, Italia	Actual	4 y 6
	ZMUC-MAM 444	m1	-	Marruecos	Actual	4 y 6
	ZMUC-MAM 829	m1	-	Ática, Grecia	Actual	4 y 6
<i>Mustela nudipes</i>	MNHN-ZM-CG-1838-486	m1	-	Java, Borneo, Indonesia	Actual	4 y 6

Especie	N° colección	Molar digitalizado	Sexo	Procedencia	Edad	Capítulo utilizado
<i>Mustela putorius</i>	MLP-MA 6-111-36-35	m1	-	España	Actual	2, 4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1962-158	m1	-	Italia	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1962-1682	m1	♀	Giffaumont, Marne, Francia	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1988-120	m1	♀	Giffaumont, Marne, Francia	Actual	4 y 6
	MACN-MA 20645	m1	-	España	Actual	2
	MACN-MA 25148	m1	-	Europa	Actual	2
<i>Mustela sibirica</i>	MACN-MA 35207	m1	♂	Rusia	Actual	2, 4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1962-1628	m1	-	Ile d'Amoy, China	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1962-1636	m1	-	Tatsienlou, Séitchouan, China	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1966-155	m1	-	Khabarovsk, Siberia, Rusia	Actual	4 y 6
	NRM A580171	m1	♀	Shanxi, China	Actual	4 y 6
	ZMUC-MAM 423	m1	♂	Arzana, Italia	Actual	4 y 6
	ZMUC-MAM 770	m1	-	Japón	Actual	4 y 6
	ZMUC-MAM 771	m1	-	Japón	Actual	4 y 6
<i>Neovison vison</i>	MACN-MA 17826	m1	♂	Chubut, Argentina	Actual	2, 4 y 6
	MACN-MA 19187	m1	♀	Batán, Bs. As., Argentina	Actual	2, 4 y 6
	MACN-MA 16327	m1	♀	Chubut, Argentina	Actual	2
	MACN-MA 17825	m1	♂	Chubut, Argentina	Actual	2
	MACN-MA 19186	m1	♂	Batán, Bs. As., Argentina	Actual	2
	MACN-MA 19188	m1	♀	Batán, Bs. As., Argentina	Actual	2
Taxidiinae						
<i>Taxidea taxus</i>	MLP-PV S/N	m1	-	-	Actual	2, 4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1895-417	m1	-	Oregón, EUA	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1962-963	m1	♂	Pullman, EUA	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-2005-666	m1	-	Dakota del Sur, EUA	Actual	4 y 6
	ZMUC-MAM-CN 4621	m1	♂	Zoológico de Copenhague, Dinamarca	Actual	4 y 6
	ZMUC-MAM-CN 885	m1	♂	Zoológico de Copenhague, Dinamarca	Actual	4 y 6
	ZMUC-MAM-1601	m1	-	Zoológico de Copenhague, Dinamarca	Actual	4 y 6

Especie	N° colección	Molar digitalizado	Sexo	Procedencia	Edad	Capítulo utilizado
Nandiniidae						
<i>Nandinia binotata</i>	MNHN-ZM-CG-1944-446	m1	♀	Bangui, África Ecuatorial	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1962-1703	m1	-	-	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1965-407	m1	-	Región de La Maboké, República Centroafricana	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1966-154	m1	-	Bonkoko, República Centroafricana	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1995-1206	m1	-	-	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-2003-127	m1	-	Yaoundí, Camerún	Actual	4 y 6
Pinnipedia						
<i>Potamotherium valletoni</i>	NMB-SG 17923	m1	-	Francia	Oligoceno	4
Prionodontidae						
<i>Prionodon linsang</i>	MNHN-ZM-CG-1876-215	m1	-	-	Actual	4 y 6
	ZMUC-MAM-CN 2533	m1	-	Narathiwat, Tailandia	Actual	4 y 6
<i>Prionodon pardicolor</i>	MNHN-ZM-CG-1896-2065	m1	-	Tsékou, Yunnan, China	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1929-494	m1	♀	Ban Can, Tonkin, Vietnam	Actual	4 y 6
Procyonidae						
<i>Bassaricyon alleni</i>	MACN-MA 31.68	m1	-	Ecuador	Actual	2, 4 y 6
	MACN-MA 50.81	m1	♂	Bolivia	Actual	2, 4 y 6
	MACN-MA 50.82	m1	♂	Bolivia	Actual	2, 4 y 6
<i>Bassaricyon gabbii</i>	MNHN-ZM-CG-1872-197	m1	-	Panamá	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1983-945	m1	-	Sto Domingo de los Colorados, Ecuador	Actual	4 y 6
<i>Bassariscus astutus</i>	MNHN-ZM-CG-1868-208	m1	-	México	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1898-1483	m1	-	Baja California, México	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1911-768	m1	-	México	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1913-206	m1	-	México	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1962-146	m1	-	Rio Blanco, Orizaba, México	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1962-147	m1	-	Rio de San Buena Ventura, Orizaba, México	Actual	4 y 6
<i>Bassariscus sumichrasti</i>	NRM A581318	m1	♂	Iraza, Costa Rica	Actual	4 y 6
<i>Chapalmalania cf. altaefrontis</i>	FMNH P14401	m1	-	Puerta de Corral Quemado, Catamarca, Argentina	Chapadmalalense?	4 y 6
<i>Chapalmalania ortognatha</i>	MLP-PV 91-IV-5-1	m1	-	El Marquesado, Bs. As., Argentina	Vorohuense	4 y 6

Especie	N° colección	Molar digitalizado	Sexo	Procedencia	Edad	Capítulo utilizado
<i>Cyonasua argentina</i>	MACN-PV 6692	m1	-	Catamarca, Argentina	Huayqueriense	4 y 6
	MNHN-F-PAM 448	m1	-	-	-	4 y 6
<i>Cyonasua brevirostris</i>	MACN-PV 8209	m1	-	Andalgalá, Catamarca, Argentina	Huayqueriense?	4 y 6
<i>Cyonasua groeberi</i>	MMP 645-5	m1	-	Las playas, Córdoba, Argentina	Huayqueriense - Montehermosense	4 y 6
<i>Cyonasua lutaria</i>	MLP-PV 34-VI-20-6	m1	-	Miramar, Bs. As., Argentina	Chapadmalalense	4 y 6
	MMP 643-5	m1	-	Bs. As., Argentina	Chapadmalalense	4 y 6
	MPH-P 122	m1	-	Miramar, Bs. As., Argentina	-	4 y 6
<i>Cyonasua pascuali</i>	AMNH 45985	m1	-	San Carlos, Mendoza, Argentina	Huayqueriense	4 y 6
<i>Cyonasua sp.</i>	MACN-PV 6229	m1	-	La Pampa, Argentina	Huayqueriense	6
	MNHN-F-PAM 448	m1	-	La Pampa, Argentina	Huayqueriense	6
<i>Nasua narica</i>	MNHN-ZM-A 2105	m1	♂	Menagerie Jardin de Plantes, Francia	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-A 3488	m1	-	-	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1908-142	m1	♂	-	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1918-10	m1	♀	Menagerie Jardin de Plantes, Francia	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1928-14	m1	♀	Menagerie Jardin de Plantes, Francia	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-2005-869	m1	-	-	Actual	4 y 6
<i>Nasua nasua</i>	MACN-MA 49402	m1	♂	Misiones, Argentina	Actual	2, 4 y 6
	MACN-MA 49415	m1	♂	Misiones, Argentina	Actual	2, 4 y 6
	MACN-MA 49457	m1	♂	Misiones, Argentina	Actual	2, 4 y 6
	MACN-MA 50.77	m1	♀	Bolivia	Actual	2, 4 y 6
	MACN-MA 50535	m1	♀	Misiones, Argentina	Actual	2, 4 y 6
<i>Nasuella olivacea</i>	MNHN-ZM-CG-1929-597	m1	♂	Bogotá, Colombia	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1929-598	m1	♀	Bogotá, Colombia	Actual	4 y 6
	NRM A582305	m1	-	Ecuador	Actual	4 y 6
	NRM A595064	m1	♂	Cauca El Tambo, Colombia	Actual	4 y 6
	NRM A595073	m1	♂	Lloa, Ecuador	Actual	4 y 6
<i>Probassariscus matthewi</i>	F:AM 49102	m1	-	Nebraska, EUA	Barstoviano	4
<i>Procyon cancrivorus</i>	MACN-MA 13816	m1	♀	Corrientes, Argentina	Actual	2, 4 y 6
	MACN-MA 16190	m1	♀	San Javier, Santa Fe, Argentina	Actual	2, 4 y 6

Especie	N° colección	Molar digitalizado	Sexo	Procedencia	Edad	Capítulo utilizado
<i>Procyon cancrivorus</i>	MACN-MA 17116	m1	-	Tucumán, Argentina	Actual	2, 4 y 6
	MACN-MA 32254	m1	♀	Jujuy, Argentina	Actual	2, 4 y 6
	MACN-MA 33.7	m1	-	Santa Fe, Argentina	Actual	2, 4 y 6
	MACN-MA 41109	m1	-	Jujuy, Argentina	Actual	2, 4 y 6
<i>Procyon lotor</i>	MLP-MA 80	m1	♀	Massachusetts, EUA	Actual	2, 4 y 6
	MLP-MA 1005	m1	-	-	Actual	2, 4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1871-287	m1	-	-	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1901-614	m1	♂	-	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-2005-878	m1	-	Florida, EUA	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-2006-551	m1	-	Campbell river, B.C., Canadá	Actual	4 y 6
Procyonidae indet.	MACN-PV 10050	m1	-	Campo El Baron, La Pampa, Argentina	Huayqueriense	4 y 6
<i>Protoprocyon savagei</i>	F:AM 25210	m1	-	Nebraska, EUA	Clarendoniano	4
Stenoplesictidae		m1				
<i>Proailurus lemanensis</i>	MNHN-F-QU 9438	m1	-	Fosforitas de Quercy, Francia	Eoceno tardío – Oligoceno temprano	4
	MNHN-F-QU 9439	m1	-	Fosforitas de Quercy, Francia	Eoceno tardío – Oligoceno temprano	4
	MNHN-F-SG 12331	m1	-	Saint Gérard-Le-Puy, Francia	Oligoceno	4
	MNHN-F-SG 3509	m1	-	Saint Gérard-Le-Puy, Francia	Oligoceno	4
Ursidae						
Ailuropodinae						
<i>Ailuropoda melanoleuca</i>	MNHN-ZM-CG-1874-273	m1	-	Montaña de Moupin, China	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-2000-481	m1	-	China	Actual	4 y 6
<i>Indarctos arctoides</i>	MNHN-F-TRQ-947	m1	-	Kucuk Cekmece, Turquía	Mioceno	4
Tremarctinae						
<i>Arctodus sp.</i>	MNHN-F-NUA 10	m1	-	Ñuapa I, Bolivia	Pleistoceno	4 y 6
<i>Arctotherium angustidens</i>	MACN-PV 851	m1	-	Bs. As., Argentina	Ensenadense	4 y 6
	MLP-PV 00-VII-10-1	m1	-	Ezeiza, Bs. As., Argentina	Ensenadense	4 y 6
	MLP-PV 00-VII-15-1	m1	-	Ezpeleta, Bs. As., Argentina	Ensenadense	4 y 6
	MPS 60	m1	-	San Pedro, Bs. As., Argentina	Pleistoceno	4 y 6
<i>Arctotherium bonariense</i>	MACN-PV 18599	m1	-	Morón, Bs. As., Argentina	Lujanense	4 y 6
	MACN-PV 2668	m1	-	CABA, Argentina	Bonaerense	4 y 6

Especie	N° colección	Molar digitalizado	Sexo	Procedencia	Edad	Capítulo utilizado
<i>Arctotherium bonariense</i>	MACN-PV 9646	m1	-	Río Quequén Salado, Bs. As., Argentina	Lujanense	4 y 6
	MNHN-F-PAM 264	m1	-	Bs. As., Argentina	Pleistoceno	4 y 6
<i>Arctotherium sp.</i>	FCS-P 152	m1	-	Arroyo Tapalqué, Bs. As., Argentina	Pleistoceno	6
	MNHN-F-TAR 1276	m1	-	Tarija, Bolivia	Pleistoceno	6
	MPH-P 63	m1	-	Miramar, Bs. As., Argentina	Pleistoceno	6
<i>Arctotherium tarijense</i>	MACN-PV 2667	m1	-	CABA, Argentina	Bonaerense	4 y 6
	MACN-PV 8582	m1	-	Las Rosas, Bs. As., Argentina	Lujanense	4 y 6
	MLP-PV 83-I-15-6 al 11	m1	-	-	Pleistoceno	4 y 6
<i>Arctotherium vetustum</i>	MACN-PV 1201	m1	-	Mercedes, Bs. As., Argentina	Bonaerense	4 y 6
<i>Arctotherium wingei</i>	MACN-PV 1453	m1	-	Tarija, Bolivia	Pleistoceno	4 y 6
	ZMK 1/1845-5722	m1	-	Lapa da Escrivania Nr. 5, Lagoa Santa, Brasil	Pleistoceno	4 y 6
<i>Tremarctos ornatus</i>	MACN-MA 17830	m1	♂	Bolivia	Actual	2, 4 y 6
	MACN-MA 50.87	m1	-	Bolivia	Actual	2, 4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1992-1469	m1	♀	Parc Zoologique de Vincennes, Francia	Actual	4 y 6
Ursinae						
<i>Helarctos malayanus</i>	MACN-MA 25.49	m1	-	Indonesia	Actual	2, 4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1901-652	m1	♂	-	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1907-300	m1	♀	Menagerie Jardin de Plantes, Francia	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1913-505	m1	♀	Menagerie Jardin de Plantes, Francia	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1913-72	m1	♂	Menagerie Jardin de Plantes, Francia	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1919-62	m1	-	Selangor, Malasia	Actual	4 y 6
<i>Melursus ursinus</i>	MNHN-ZM-CG-1940-52	m1	♂	Menagerie Jardin de Plantes, Francia	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1962-2910	m1	♀	-	Actual	4 y 6
<i>Ursus americanus</i>	MLP-MA 1011	m1	-	-	Actual	2, 4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1902-1415	m1	♀	Quebec, Canadá	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1990-496	m1	♂	Reserve Papineau-labelle, Quebec, Canadá	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-2006-417	m1	-	América del Norte	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-2006-442	m1	♂	Manning Provincial Park, Canadá	Actual	4 y 6
<i>Ursus arctos</i>	MACN-MA 35208	m1	♂	Rusia	Actual	2, 4 y 6

Especie	N° colección	Molar digitalizado	Sexo	Procedencia	Edad	Capítulo utilizado
<i>Ursus arctos</i>	MNHN-ZM-CG-1902-1020	m1	-	Irkutsk, Rusia	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1921-64	m1	-	-	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1939-2150	m1	-	-	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1949-517	m1	-	Zoo Vincennes, Francia	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1962-2912	m1	-	Ta-Tsien-Lou, Tibet Oriental	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1988-205	m1	♂	Menagerie Jardin de Plantes, Francia	Actual	4 y 6
<i>Ursus maritimus</i>	MACN-MA 26124	m1	-	Noruega	Actual	2, 4 y 6
	MACN-MA 33.94	m1	-	Noruega	Actual	2, 4 y 6
	MACN-MA 35204	m1	-	Rusia	Actual	2, 4 y 6
	MLP-MA 1004	m1	-	-	Actual	2, 4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1934-48	m1	-	Groenlandia	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1934-51	m1	-	Groenlandia	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1985-1874	m1	-	-	Actual	4 y 6
	ZMUC-MAM-CN 5373	m1	-	-	Actual	4 y 6
	ZMUC-MAM-CN 5442	m1	♀	Grønland, Noruega	Actual	4 y 6
<i>Ursus thibetanus</i>	MNHN-ZM-CG-1986-345	m1	-	Vietnam	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-2006-415	m1	-	Siberia	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-s-n	m1	-	-	Actual	4 y 6
	NRM A580547	m1	♂	Museo Indio, Central Kolkata	Actual	4 y 6
	NRM A584917	m1	-	Museo Indio, Central Kolkata	Actual	4 y 6
	ZMUC-MAM-CN 603	m1	♂	Zoológico de Copenhague, Dinamarca	Actual	4 y 6
	ZMUC-MAM-M-8720	m1	-	-	Actual	4 y 6
Viverridae						
Genettinae						
<i>Genetta boursloni</i>	MNHN-ZM-CG-1959-937	m1	-	Sérédou, Macerta, Guinea	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-2003-426	m1	-	Yossono, Guinea	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-2003-427	m1	-	Yossono, Guinea	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-2003-428	m1	-	Guinea	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-2003-436	m1	-	Guinea	Actual	4 y 6
<i>Genetta genetta</i>	MACN-MA 21104	m1	-	España	Actual	2, 4 y 6

Especie	Nº colección	Molar digitalizado	Sexo	Procedencia	Edad	Capítulo utilizado
<i>Genetta genetta</i>	MACN-MA 21105	m1	-	España	Actual	2, 4 y 6
	MACN-MA 21106	m1	-	España	Actual	2, 4 y 6
	MACN-MA 21107	m1	-	España	Actual	2, 4 y 6
	MACN-MA 23.43	m1	-	África	Actual	2, 4 y 6
<i>Genetta johnstoni</i>	MNHN-ZM-CG-1982-1007	m1	-	Mt Nimba, Costa de Marfil	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1986-246	m1	-	Mt Nimba, Costa de Marfil	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-2001-523	m1	♂	Parc National de Tai, Costa de Marfil	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-2003-425	m1	-	Yossono, Guinea	Actual	4 y 6
<i>Genetta maculata</i>	MNHN-ZM-CG-1907-586	m1	-	Etiopía	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1960-3667	m1	♂	Yaoundí, Camerun	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1974-203	m1	-	Etiopía	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1997-459	m1	-	Francia	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-2001-1811	m1	♀	Cowies Hill, Westville, Sudáfrica	Actual	4 y 6
<i>Genetta pardina</i>	MNHN-ZM-CG-1949-46	m1	♂	Menagerie Jardin de Plantes, Francia	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1977-700	m1	-	Basse Casamanu, Senegal	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1977-704	m1	♀	Senegal	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1977-709	m1	-	Viédougou, Senegal	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1977-711	m1	♂	Senegal	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-2003-420	m1	-	Yossono, Guinea	Actual	4 y 6
<i>Genetta servalina</i>	MNHN-ZM-CG-1885-840	m1	-	Benito, República Democrática del Congo	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1892-1211	m1	-	Zanzibar, Tanzania	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1939-174	m1	-	Congo	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1962-991	m1	-	Irumu,Ituri, República Democrática del Congo	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1983-15	m1	♂	Guinea Ecuatorial	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-2003-132	m1	-	-	Actual	4 y 6
<i>Genetta thierryi</i>	MNHN-ZM-CG-1959-183	m1	♀	Abidjam, Costa de Marfil	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1977-689	m1	♀	Saboya, Senegal	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1977-690	m1	♀	Saboya, Senegal	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1977-691	m1	♀	Saboya, Senegal	Actual	4 y 6

Especie	N° colección	Molar digitalizado	Sexo	Procedencia	Edad	Capítulo utilizado
<i>Genetta tigrina</i>	MNHN-ZM-CG-1963-89	m1	♂	Menagerie Jardin de Plantes, Francia	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1964-387	m1	♂	Menagerie Jardin de Plantes, Francia	Actual	4 y 6
<i>Poiana richardsonii</i>	MNHN-ZM-CG-1976-389	m1	-	Makokou, Gabón	Actual	4 y 6
Hemigalinae						
<i>Cynogale bennettii</i>	MNHN-ZM-CG-1962-170	m1	-	Malaca, Malasia	Actual	4 y 6
<i>Hemigalus derbyanus</i>	MNHN-ZM-CG-1865-490	m1	-	Pinang, Malasia	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1897-1319	m1	♂	Baram, Sarawak, Borneo	Actual	4 y 6
Paradoxurinae						
<i>Arctictis binturong</i>	MNHN-ZM-A 2096	m1	-	Java, Indonesia	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1941-59	m1	♀	Menagerie Jardin de Plantes, Francia	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1976-331	m1	♀	Menagerie Jardin de Plantes, Francia	Actual	4 y 6
<i>Arctogalidia trivirgata</i>	ZMUC-MAM-CN 916	m1	♂	-	Actual	4 y 6
<i>Paguma larvata</i>	MNHN-ZM-CG-1962-1589	m1	-	Kangding, China	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1962-2062	m1	-	Menagerie Jardin de Plantes, Francia	Actual	4 y 6
	ZMUC-MAM-CN 4487	m1	♀	Bang Nara, Siam, Til skind	Actual	4 y 6
<i>Paradoxurus hermaphroditus</i>	MNHN-ZM-A 2050	m1	♀	Menagerie Jardin de Plantes, Francia	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1876-569	m1	♀	Menagerie Jardin de Plantes, Francia	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1884-8	m1	♀	Fort Princesse, Ile Paragua, Filipinas	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1962-2060	m1	-	Indochina	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1973-17	m1	♀	Kampar, Malasia	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-2005-863	m1	-	Indochina	Actual	4 y 6
<i>Paradoxurus zeylonensis</i>	MNHN-ZM-CG-1876-2018	m1	-	Sri Lanka	Actual	4 y 6
Viverrinae						
<i>Civettictis civetta</i>	MNHN-ZM-CG-1966-44	m1	-	Boukoko, República Centro Africana	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1966-45	m1	-	Boukoko, República Centro Africana	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1973-124	m1	♂	Jimme, Agaro, Etiopia	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1976-391	m1	♀	Lamto, Costa de Marfil	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1995-2675	m1	♀	Tigueur, Rim, Senegal	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1995-430	m1	-	Sidiali, Kédougou, Senegal	Actual	4 y 6

Especie	N° colección	Molar digitalizado	Sexo	Procedencia	Edad	Capítulo utilizado
<i>Viverra zibetha</i>	ZMUC-MAM-CN 4457	m1	♀	Narathiwat, Tailandia	Actual	4 y 6
	ZMUC-MAM-CN 4459	m1	♂	Narathiwat, Tailandia	Actual	4 y 6
	ZMUC-MAM-CN 4460	m1	♂	Narathiwat, Tailandia	Actual	4 y 6
<i>Viverra tangalunga</i>	MNHN-ZM-CG-1883-566	m1	-	Lucoy, Filipinas	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1884-11	m1	♂	Jingaron, Filipinas	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1884-1810	m1	♂	Filipinas	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1884-2464	m1	♀	Filipinas	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1886-22	m1	-	Malaca, Malasia	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-2005-880	m1	-	Sumatra	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-A 12276	m1	-	Vietnam	Actual	4 y 6
<i>Viverricula indica</i>	MNHN-ZM-A 2091	m1	-	-	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-A 3493	m1	♂	-	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1870-51	m1	-	Moupin, Kangding, Séthouan, China	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1929-392	m1	♀	Toukin, Vietnam	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1929-393	m1	♀	Laos Xien-Quang-Koo	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1871-554	m1	♀	Taiwán	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1882-2942	m1	-	Siam, Tailandia	Actual	4 y 6
<i>Viverricula indica</i>	MNHN-ZM-CG-1932-3548	m1	♀	Ivohibe, Madagascar	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1932-3552	m1	♀	Ampasindava, Madagascar	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-1976-335	m1	♂	Moroni. Gde Comore, Comoras	Actual	4 y 6
	MNHN-ZM-CG-2005-883	m1	-	India	Actual	4 y 6
Carnivoraforme						
Carnivoraforme						
<i>Quercygalis angustidens</i>	MNHN-F-QU 8882	m1	-	Fosforitas de Quercy, Francia	Eoceno - Oligoceno	4
	MNHN-F-QU 8890	m1	-	Fosforitas de Quercy, Francia	Eoceno - Oligoceno	4
	MNHN-F-QU 8891	m1	-	Fosforitas de Quercy, Francia	Eoceno - Oligoceno	4
Nimravidae						
<i>Eofelis edwardsi</i>	NMB-QB 433	m1	-	Fosforitas de Quercy, Francia	Eoceno - Oligoceno	4
	UM-ACQ 5249	m1	-	Fosforitas de Quercy, Francia	Eoceno - Oligoceno	4

Especie	N° colección	Molar digitalizado	Sexo	Procedencia	Edad	Capítulo utilizado
<i>Eofelis edwardsi</i>	UM-ACQ 5259	m1	-	Fosforitas de Quercy, Francia	Eoceno - Oligoceno	4
<i>Nimravus intermedius</i>	NMB-QB 426	m1	-	Fosforitas de Quercy, Francia	Eoceno - Oligoceno	4
	UM-ACQ 5266	m1	-	Fosforitas de Quercy, Francia	Eoceno - Oligoceno	4
Hyaenodonta						
Hyaenodontidae						
Hyaenodontinae						
<i>Hyaenodon leptorhynchus</i>	MNHN-F-QU 8464	m1	-	Fosforitas de Quercy, Francia	Eoceno - Oligoceno	4
Proviverrinae						
<i>Cynohyaenodon cayluxi</i>	MNHN-F-QU 8566	m1	-	Fosforitas de Quercy, Francia	Eoceno - Oligoceno	4
<i>Oxyaenoides schlosseri</i>	MNHN-F-ERH 429	m1	-	Aigues-Vives, Francia	Ypresiano	4
<i>Preregidens langebadrae</i>	MNHN-F-SPP 32	m1	-	Saint-Papoul, Francia	Ypresiano	4
Metatheria						
Dasyuromorphia						
Dasyuridae						
Dasyurinae						
<i>Dasyercus cristicauda</i>	NHMUK-ZOO-1897.11.3.4	m4	-	-	Actual	6
<i>Dasyurus geoffroii</i>	FMNH 35329	m4	♀	Australia	Actual	2 y 6
	FMNH 35328	m4	♂	Australia	Actual	2
<i>Dasyurus hallucatus</i>	TMM-M-6921	m4	-	Batchelor, Northern Territory, Australia	Actual	6
<i>Dasyurus maculatus</i>	UMZC-VE-A6-10-3	m4	-	Tasmania	Actual	6
<i>Dasyurus viverrinus</i>	MNHN-ZM-A-2627	m4	-	-	Actual	6
	MNHN-ZM-A-2629	m4	-	-	Actual	6
	MNHN-ZM-CG-1880-417	m4	-	Australia	Actual	6
	MNHN-ZM-CG-1889-52	m4	♂	Menagerie Jardin de Plantes, Francia	Actual	6
	FMNH 60742	m4	-	Australia	Actual	2
	MNHN-ZM-CG-2007-16	m4	-	-	Actual	6
<i>Sarcophilus harrisii</i>	MNHN-ZM-A-2627	m4	-	Tasmania	Actual	6
	MNHN-ZM-A-9949	m4	-	Tasmania	Actual	6
	MNHN-ZM-CG-1874-291	m4	-	Tasmania	Actual	6
	MNHN-ZM-CG-2007-15	m4	-	Tasmania	Actual	6

Especie	N° colección	Molar digitalizado	Sexo	Procedencia	Edad	Capítulo utilizado
Sminthopsinae						
<i>Antechinomys laniger</i>	NHMUK-ZOO 1932.2.11.23	m4	-	-	Actual	6
Thylacinidae						
<i>Thylacinus cynocephalus</i>	FMNH 81522	m4	-	Tasmania	Holoceno	2 y 6
	MNHN-ZM-CG-1891-327	m4	♂	Jardin de Melbourne, EUA	Holoceno	6
	MNHN-ZM-CG-1891-61	m4	♀	Menagerie Jardin de Plantes, Francia	Holoceno	6
	MNHN-ZM-CG-2007-19	m4	♂	-	Holoceno	6
Didelphimorphia						
Didelphidae						
<i>Didelphidae indet</i>	MLP-PV 87-XI-17-1	m4	-	Monte hermoso, Bs. As., Argentina	Montehermosense	
Caluromyinae						
<i>Caluromys derbianus</i>	UMMZ-MA 114856	m4	-	-	Actual	6
Didelphinae						
<i>Chironectes minimus</i>	UMMZ-MA 126289	m4	-	-	Actual	6
<i>Didelphis albiventris</i>	MACN-MA 13139	m4	♂	San Isidro, Bs. As., Argentina	Actual	2 y 6
	MACN-MA 24149	m4	♂	Corrientes, Argentina	Actual	2 y 6
	MACN-MA 24150	m4	-	Corrientes, Argentina	Actual	2 y 6
	MACN-MA 24169	m4	-	Corrientes, Argentina	Actual	2 y 6
	MACN-MA 49.49	m4	♂	Concordia, Entre Ríos, Argentina	Actual	2 y 6
	MACN-MA 49.51	m4	♀	Concordia, Entre Ríos, Argentina	Actual	2 y 6
	MLP-PV 22-1-1923	m4	-	Mar del Plata, Bs. As., Argentina	Pleistoceno	6
	MMP 604M	m4	-	Mar del Plata, Bs. As., Argentina	Chapadmalalense	6
<i>Didelphis crucialis</i>	MMP 634-S	m4	-	Mar del Plata, Bs. As., Argentina	Chapadmalalense	6
<i>Didelphis marsupialis</i>	NHMUK-ZOO-1948.7.12.5	m4	-	-	Actual	6
<i>Didelphis virginiana</i>	TMM-M-2517	m4	♂	Texas, EUA	Actual	6
<i>Gracilinanus agilis</i>	UMMZ-MA 134557	m4	-	Parque Nacional Ybycuí, Paraguay	Actual	6
<i>Hyperdidelphys inexpectata</i>	MACN-PV 7940	m4	-	Monte hermoso, Bs. As., Argentina	Montehermosense	6
	MACN-PV 7951	m4	-	Monte hermoso, Bs. As., Argentina	Montehermosense	6

Especie	N° colección	Molar digitalizado	Sexo	Procedencia	Edad	Capítulo utilizado
<i>Hyperdidelphys inexpectata</i>	MACN-A 11654	m4	-	Monte hermoso, Bs. As., Argentina	Montehermosense	6
	MACN-A 1615	m4	-	Monte hermoso, Bs. As., Argentina	Montehermosense	6
	MLP-PV 91-III-1-57	m4	-	Rio Quequén salado, Bs. As., Argentina	Chapadmalalense	6
	MMH 89-8-18	m4	-	Quequén, Bs. As., Argentina	Montehermosense	6
<i>Hyperdidelphys parvula</i>					Montehermosense - Chapadmalalense	6
	MACN-PV 10557	m4	-	Rio Quequén Salado, Bs. As., Argentina	Chapadmalalense	6
	MLP-PV 57-VII-23-50	m4	-	Rio Quequén Salado, Bs. As., Argentina	Chapadmalalense	6
	MLP-PV 76-IV-21-3	m4	-	Rio Quequén Salado, Bs. As., Argentina	Chapadmalalense	6
	MLP-PV 91-III-1-86	m4	-	Rio Quequén Salado, Bs. As., Argentina	Chapadmalalense	6
<i>Hyperdidelphys pattersoni</i>	PVL 3316	m4	-	Catamarca, Argentina	Huayqueriense	6
<i>Lutreolina biforata</i>	MACN-PV 7952	m4	-	Monte hermoso, Bs. As., Argentina	Montehermosense	6
<i>Lutreolina cf. L. tracheia</i>	FMNH P14487	m4		Puerta del Corral Quemado, Catamarca, Argentina	Montehermosense	6
	MMP 1043	m4	-	Mar del Plata, Bs. As., Argentina	Chapadmalalense	6
<i>Lutreolina crassicaudata</i>	MLP-PV 77-V-10-1	m4	-	Bs. As., Argentina	Pleistoceno	6
	MACN-A 1096	m4	-	Luján, Bs. As., Argentina	Platense	6
	UMMZ-MA 134562	m4	-	Curuguaty, Paraguay	Actual	6
	MACN-MA 13265	m4	♂	Bs. As., Argentina	Actual	2
	MACN-MA 24110	m4	-	Corrientes, Argentina	Actual	2
	MACN-MA 24111	m4	♂	Corrientes, Argentina	Actual	2
	MACN-MA 24112	m4	-	Corrientes, Argentina	Actual	2
	MACN-MA 24780	m4	♂	Formosa, Argentina	Actual	2
	MACN-MA 50477	m4	♂	Bs. As., Argentina	Actual	2
<i>Marmosa murina</i>	NHMUK-ZOO 1881.11.1.16	m4	-	-	Actual	6
<i>Marmosa robinsoni</i>	UMMZ-MA 117236	m4	-	Veracruz, Panamá	Actual	6
<i>Metachirus nudicaudatus</i>	UMMZ-MA 117229	m4	-	Veracruz, Panamá	Actual	6
	UMMZ-MA 155687	m4	-	Reserva Biológica Limoncocha, Ecuador	Actual	6
<i>Monodelphis domestica</i>	UMMZ-MA 165514	m4	-	Smithsonian National Zoological Park, EUA	Actual	6
<i>Philander opossum</i>	UMMZ-MA 114855	m4	-	-	Actual	6
<i>Thylamys venustus</i>	UMMZ-MA 156033	m4	-	El Puente, Bolivia	Actual	6

Especie	N° colección	Molar digitalizado	Sexo	Procedencia	Edad	Capítulo utilizado
<i>Thylatheridium cristatum</i>	MACN-PV 17760	m4	-	Chapadmalal, Bs. As., Argentina	Chapadmalalense	6
	MACN-PV 17761	m4	-	Chapadmalal, Bs. As., Argentina	Chapadmalalense	6
	MACN-PV 6444	m4	-	Miramar, Bs. As., Argentina	Chapadmalalense	6
	MLP-PV 51-VI-11-39	m4	-	Chapadmalal, Bs. As., Argentina	Chapadmalalense	6
	MLP-PV 62-VII-27-92	m4	-	Bs. As., Argentina	Chapadmalalense	6
<i>Thylatheridium pascuali</i>	MLP-PV 46-V-13-52	m4	-	Monte Hermoso, Bs. As., Argentina	Montehermosense	6
	MLP-PV 87-XI-16-1-6	m4	-	Monte Hermoso, Bs. As., Argentina	Montehermosense	6
<i>Thylatheridium sp.</i>	AMNH 39383	m4	-	-	-	6
	MACN-PV 19276	m4	-	Chapadmalal, Bs. As., Argentina	Chapadmalalense	6
<i>Thylophorops chapalmalensis</i>	MACN-PV 18917	m4	-	Miramar, Bs. As., Argentina	Chapadmalalense	6
	MACN-PV 6641	m4	-	Miramar, Bs. As., Argentina	Chapadmalalense	6
	MLP-PV 00-IX-1-1	m4	-	Miramar, Bs. As., Argentina	Chapadmalalense	6
	MLP-PV 01-IV-5-9	m4	-	Mar del Plata, Bs. As., Argentina	Chapadmalalense	6
	MMP 354-S	m4	-	Miramar, Bs. As., Argentina	Chapadmalalense	6
<i>Thylophorops perplanus</i>	MACN-PV 10573	m4	-	Río Quequén Grande, Bs. As., Argentina	Chapadmalalense	6
<i>Thylophorops sp.</i>	MLP-PV 91-IV-5-213	m4	-	Miramar, Bs. As., Argentina	Chapadmalalense	6
Glironiinae						
<i>Glironia venusta</i>	UMMZ-MA 156021	m4	-	El Puente, Bolivia	Actual	6
Sparassocynini						
<i>Sparassocynus bahiai</i>	MACN-PV 15403	m4	-	Monte Hermoso, Bs. As., Argentina	Montehermosense	6
	MLP-PV 11-119	m4	-	Monte Hermoso, Bs. As., Argentina	Montehermosense	6
<i>Sparassocynus derivatus</i>	MACN-PV 17909	m4	-	Chapadmalal, Bs. As., Argentina	Chapadmalalense	6
	MLP-PV 01-IV-5-27	m4	-	Mar del Plata, Bs. As., Argentina	Chapadmalalense	6
<i>Sparassocynus sp.</i>	MACN-PV 10564	m4	-	Río Quequén Grande, Bs. As., Argentina	Chapadmalalense	6
	MACN-PV 19498	m4	-	Arroyo Lobería, Bs. As., Argentina	Vorohuense	6
	MACN-PV 9594	m4	-	Monte Hermoso, Bs. As., Argentina	Chapadmalalense	6
Microbiotheria						
Microbiotheriidae						
<i>Dromiciops gliroides</i>	UMMZ-MA 156354	m4	-	Pucón, Chile	Actual	6

Especie	N° colección	Molar digitalizado	Sexo	Procedencia	Edad	Capítulo utilizado
Sparassodonta						
<i>cf. Nemolestes</i> sp.	MNRJ 1344-V	m4	-	Río de Janeiro, Brasil	Riochiquense	6
<i>Patene coloradensis</i>	PVL-2618	m4	-	Valle del Tronco, Salta, Argentina	Casamayoreense	6
<i>Stylocynus paranensis</i>	MLP-PV 11-94	m4	-	Parana, Entre Rios, Argentina	Huayqueriense	6
Hathliacynidae						
<i>Acyon herrerae</i>	FMNH P13521	m4	-	Lago Cohué Huapi, Chubut, Argentina	Colhuehuapense	6
<i>Acyon myctoderos</i>	MNHN-Bol V003668	m4	-	Papachacra, Quebrada Honda, Bolivia	Laventense	6
<i>Borhyaenidium riggsi</i>	FMNH P14409	m4	-	Belén, Catamarca, Argentina	Chapadmalalense	6
<i>Cladosictis centralis</i>	MNHN-F-COL 4	m4	-	Lago Cohué Huapi, Chubut, Argentina	Colhuehuapense	6
<i>Cladosictis patagonica</i>	MACN-A 6288	m4	-	Yegua Quemada, Santa Cruz, Argentina	Santacruzense	6
	MACN-A 674	m4	-	Monte Observación, Santa Cruz, Argentina	Santacruzense	6
	MACN-A 9360	m4	-	Santa Cruz, Argentina	Santacruzense	6
	MACN-A 9386	m4	-	Santa Cruz, Argentina	Santacruzense	6
	MLP-PV 11-13	m4	-	-	Santacruzense	6
	MLP-PV 11-63	m4	-	-	Santacruzense	6
	MLP-PV 11-9	m4	-	Santa Cruz, Argentina	Santacruzense	6
	MNHN-F-SCZ 146	m4	-	Rio Coyle, Santa Cruz, Argentina	Santacruzense	6
	MPM-PV 4323	m4	-	Santa Cruz, Argentina	Santacruzense	6
	MPM-PV 4323	m4	-	Santa Cruz, Argentina	Santacruzense	6
	MPM-PV 4326	m4	-	Santa Cruz, Argentina	Santacruzense	6
	MPM-PV 4329	m4	-	Santa Cruz, Argentina	Santacruzense	6
	MPM-PV 4333	m4	-	Santa Cruz, Argentina	Santacruzense	6
<i>Notogale mitis</i>	MNHN-F-SAL 96	m4	-	Salla, Bolivia	Deseadense	6
	MNHN-F-SAL 97	m4	-	Salla, Bolivia	Deseadense	6
<i>Perathereutes pungens</i>	MACN-A 684	m4	-	Santa Cruz, Argentina	Santacruzense	6
	MNHN-F-SCZ 124	m4	-	Monte León, Santa Cruz, Argentina	Santacruzense	6
	MPM-PV 4322	m4	-	Santa Cruz, Argentina	Santacruzense	6
<i>Pseudonotictis pusillus</i>	MLP-PV 11-26	m4	-	Monte León, Santa Cruz, Argentina	Santacruzense	6
<i>Sipalocyon gracilis</i>	MACN-A 5938	m4	-	La Cueva, Santa Cruz, Argentina	Santacruzense	6
	MACN-A 5953	m4	-	Santa Cruz, Argentina	Santacruzense	6

Especie	N° colección	Molar digitalizado	Sexo	Procedencia	Edad	Capítulo utilizado
<i>Sipalocyon gracilis</i>	MACN-A 5957	m4	-	Santa Cruz, Argentina	Santacruzense	6
	MACN-A 691	m4	-	Sehuén, Santa Cruz, Argentina	Santacruzense	6
	MLP-PV 11-7	m4	-	Río Santa Cruz, Santa Cruz, Argentina	Santacruzense	6
	MPM-PV 4317	m4	-	Santa Cruz, Argentina	Santacruzense	6
	MPM-PV 4332	m4	-	Santa Cruz, Argentina	Santacruzense	6
	PU 15373	m4	-	-	Santacruzense	6
<i>Sipalocyon obusta</i>	MACN-A 686	m4	-	Santa Cruz, Argentina	Santacruzense	6
Borhyaenoidea						
<i>Arminiheringia auceta</i>	MACN-A 10324	m4	-	Lago Cohué Huapi, Chubut, Argentina	Colhuehuapense	6
<i>Callistoe vincei</i>	PVL 4187	m4	-	Pampa Grande, Salta, Argentina	Casamayorensis	6
<i>Lycopsis viverensis</i>	MMH 95-6-1	m4	-	Arroyo Chasicó, Bs. As., Argentina	Chasicuense	6
<i>Pharsophorus lacerans</i>	MACN-A 52-391	m4	-	Cabeza Blanca, Chubut, Argentina	Deseadense	6
<i>Prothylacynus patagonicus</i>	MACN-A 5926	m4	-	Santa Cruz, Argentina	Santacruzense	6
	MACN-A 706	m4	-	Santa Cruz, Argentina	Santacruzense	6
	MLP-PV 11-38	m4	-	Santa Cruz, Argentina	Santacruzense	6
	MPM-PV 4318	m4	-	Santa Cruz, Argentina	Santacruzense	6
	MPM-PV 4331	m4	-	Santa Cruz, Argentina	Santacruzense	6
<i>Pseudothylacynus rectus</i>	MNHN-F-COL 5	m4	-	Lago Cohué Huapi, Chubut, Argentina	Colhuehuapense	6
	MACN-A 52-369	m4	-	Lago Cohué Huapi, Chubut, Argentina	Colhuehuapense	6
Borhyaenidae						
<i>Acrocyon sectorius</i>	MACN-A 9364-a-9369	m4	-	Sehuén, Santa Cruz, Argentina	Santacruzense	6
<i>Arctodictis cf. A. sinclairi</i>	MLP-PV 85-VII-3-1	m4	-	Lago Cohué Huapi, Chubut, Argentina	Colhuehuapense	6
<i>cf. Arctodictis sinclairi</i>	MLP-PV 77-VI-13-1	m4	-	Lago Cohué Huapi, Chubut, Argentina	Colhuehuapense	6
<i>Arctodictis munizi</i>	MACN-A 5919	m4	-	Santa Cruz, Argentina	Santacruzense	6
	MLP-PV 11-85	m4	-	Monte León, Santa Cruz, Argentina	Santacruzense	6
<i>Borhyaena tuberata</i>	MACN-A 2075	m4	-	Santa Cruz, Argentina	Santacruzense	6
	MACN-A 6203-a-6265	m4	-	Santa Cruz, Argentina	Santacruzense	6
	MACN-A 654	m4	-	Santa Cruz, Argentina	Santacruzense	6
	MPM-PV 4324	m4	-	Santa Cruz, Argentina	Santacruzense	6
	MPM-PV 4330	m4	-	Santa Cruz, Argentina	Santacruzense	6

Especie	N° colección	Molar digitalizado	Sexo	Procedencia	Edad	Capítulo utilizado
Thylacosmilidae						
<i>Thylacosmilus atrox</i>	MACH S/N	m4	-	Catamarca, Argentina	Chapadmalalense	6
	MACN-PV 11387	m4	-	Rio Chiquimil, Catamarca, Argentina	Huayqueriense	6
	MACN-PV 7916	m4	-	Monte Hermoso, Bs. As., Argentina	Montehermosense	6
	MMP 1470-M	m4	-	Carhué, Bs. As., Argentina	-	6

APÉNDICE 2.3

Matrices de confusión de los diferentes Análisis Discriminantes utilizando los valores de los índices clásicos y los bg-PCs. PCPR = Porcentaje de reclasificación posterior correcta (porcentaje global mostrado en negrita).

Análisis Discriminante Lineal						
Todos los (3) índices						
	Herbívoro	Hipercarnívoro	Mesocarnívoro	Omnívoro	Piscívoro	PCPR
Herbívoro	3	0	0	2	1	50,00
Hipercarnívoro	0	70	33	1	1	66,67
Mesocarnívoro	0	1	23	6	4	67,65
Omnívoro	17	0	26	13	15	18,31
Piscívoro	1	0	1	5	6	46,15
%Error	85,71	1,41	72,29	51,85	77,78	50,22

RGA						
	Herbívoro	Hipercarnívoro	Mesocarnívoro	Omnívoro	Piscívoro	PCPR
Herbívoro	3	0	0	1	2	50,00
Hipercarnívoro	0	72	31	2	0	68,57
Mesocarnívoro	0	1	26	6	1	76,47
Omnívoro	21	0	31	12	7	16,90
Piscívoro	1	0	1	8	3	23,08
%Error	88,00	1,37	70,79	58,62	76,92	50,66

AI						
	Herbívoro	Hipercarnívoro	Mesocarnívoro	Omnívoro	Piscívoro	PCPR
Herbívoro	3	2	0	1	0	50,00
Hipercarnívoro	1	90	12	2	0	85,71
Mesocarnívoro	7	14	8	0	5	23,53
Omnívoro	22	9	28	3	9	4,23
Piscívoro	4	0	4	2	3	23,08
%Error	91,89	21,74	84,62	62,50	82,35	46,72

Ángulo α						
	Herbívoro	Hipercarnívoro	Mesocarnívoro	Omnívoro	Piscívoro	PCPR
Herbívoro	4	0	0	0	2	66,67
Hipercarnívoro	4	70	20	9	2	66,67
Mesocarnívoro	1	3	24	5	1	70,59
Omnívoro	21	0	30	15	5	21,13
Piscívoro	4	0	0	5	4	30,77
%Error	88,24	4,11	67,57	55,88	71,43	51,09

Análisis Discriminante Lineal						
Todos los (4) bg-PCs						
	Herbívoro	Hipercarnívoro	Mesocarnívoro	Omnívoro	Piscívoro	PCPR
Herbívoro	5	0	0	1	0	83,33
Hipercarnívoro	0	93	6	5	1	88,57
Mesocarnívoro	0	0	28	3	3	82,35
Omnívoro	17	0	8	40	6	56,34
Piscívoro	0	0	0	0	13	100,00
%Error	77,27	0,00	33,33	18,37	43,48	78,17
3 bg-PCs						
Herbívoro	5	0	0	1	0	83,33
Hipercarnívoro	0	91	7	5	2	86,67
Mesocarnívoro	0	4	23	6	1	67,65
Omnívoro	20	0	17	27	7	38,03
Piscívoro	0	0	0	0	13	100,00
%Error	80,00	4,21	51,06	30,77	43,48	69,43
bg-PC1						
Herbívoro	3	0	0	3	0	50,00
Hipercarnívoro	0	80	21	4	0	76,19
Mesocarnívoro	0	2	27	0	5	79,41
Omnívoro	24	0	13	8	26	11,27
Piscívoro	0	0	0	2	11	84,62
%Error	88,89	2,44	55,74	52,94	73,81	56,33

Análisis Discriminante Cuadrático						
Todos los (3) índices						
	Herbívoro	Hipercarnívoro	Mesocarnívoro	Omnívoro	Piscívoro	PCPR
Herbívoro	3	0	0	3	0	50,00
Hipercarnívoro	1	77	25	0	2	73,33
Mesocarnívoro	0	3	28	2	1	82,36
Omnívoro	10	0	34	20	7	28,17
Piscívoro	1	0	0	2	10	76,92
%Error	80,00	3,75	67,82	25,93	50,00	60,26

RGA						
Herbívoro	3	0	0	1	2	50,00
Hipercarnívoro	0	73	30	0	2	69,52
Mesocarnívoro	0	2	26	0	6	76,47
Omnívoro	19	0	33	3	16	4,23
Piscívoro	0	0	1	1	11	84,62
%Error	86,36	2,67	71,11	40,00	70,27	50,66

AI						
Herbívoro	3	2	0	0	1	50,00
Hipercarnívoro	0	92	10	0	3	87,62
Mesocarnívoro	0	16	6	1	11	17,65
Omnívoro	9	10	23	10	19	14,08
Piscívoro	0	0	2	0	11	84,62
%Error	75,00	23,33	85,37	9,09	75,56	53,28

Ángulo α						
Herbívoro	3	0	0	1	2	50,00
Hipercarnívoro	4	70	25	1	5	66,67
Mesocarnívoro	1	3	26	2	2	76,47
Omnívoro	21	0	32	4	14	5,63
Piscívoro	5	0	1	2	5	38,46
%Error	91,18	4,11	69,05	60,00	82,14	47,16

Análisis Discriminante Cuadrático						
Todos los (4) bg-PCs						
	Herbívoro	Hipercarnívoro	Mesocarnívoro	Omnívoro	Piscívoro	PCPR
Herbívoro	2	0	0	4	0	33,33
Hipercarnívoro	0	93	8	4	0	88,57
Mesocarnívoro	0	0	28	6	0	82,35
Omnívoro	9	1	14	47	0	66,20
Piscívoro	0	0	0	0	13	100,00
%Error	81,81	1,06	44,00	22,95	0,00	79,91
3 bg-PCs						
Herbívoro	4	0	0	2	0	66,67
Hipercarnívoro	0	88	13	4	0	83,81
Mesocarnívoro	0	4	25	5	0	73,53
Omnívoro	13	0	22	36	0	50,70
Piscívoro	0	0	0	0	13	100,00
%Error	76,47	4,35	58,33	23,40	0,00	72,49
bg-PC1						
Herbívoro	3	0	0	3	0	50,00
Hipercarnívoro	0	88	13	4	0	83,81
Mesocarnívoro	0	3	26	0	5	76,47
Omnívoro	25	0	16	5	25	7,04
Piscívoro	0	0	1	2	10	76,92
%Error	89,29	3,30	53,57	64,29	75,00	57,64

Análisis de Bosques Aleatorios Ponderados						
Todos los (3) índices						
	Herbívoro	Hipercarnívoro	Mesocarnívoro	Omnívoro	Piscívoro	PCPR
Herbívoro	1	1	1	3	0	16,67
Hipercarnívoro	0	93	9	3	0	88,57
Mesocarnívoro	0	12	14	8	0	41,18
Omnívoro	0	2	3	62	4	87,32
Piscívoro	0	0	0	9	4	30,77
%Error	0,00	13,89	48,15	27,06	50,00	75,98
RGA						
Herbívoro	2	0	0	3	1	33,33
Hipercarnívoro	0	85	11	8	1	80,95
Mesocarnívoro	1	12	8	12	1	23,53
Omnívoro	1	9	9	44	8	61,97
Piscívoro	1	2	1	6	3	23,08
%Error	60,00	21,30	62,07	39,73	78,57	62,01
AI						
Herbívoro	0	2	1	3	0	0,00
Hipercarnívoro	2	87	10	4	2	82,86
Mesocarnívoro	0	12	10	11	1	29,41
Omnívoro	2	3	11	49	6	69,01
Piscívoro	0	1	1	8	3	23,08
%Error	100,00	17,14	69,70	34,67	75,00	65,07
Ángulo α						
Herbívoro	0	1	0	2	3	0,00
Hipercarnívoro	2	75	14	13	1	71,43
Mesocarnívoro	0	12	9	12	1	26,47
Omnívoro	3	16	11	32	9	45,07
Piscívoro	2	3	1	7	0	0,00
%Error	100,00	29,91	74,29	51,52	100,00	50,66

Análisis de Bosques Aleatorios Ponderados						
Todos los (4) bg-PCs						
	Herbívoro	Hipercarnívoro	Mesocarnívoro	Omnívoro	Piscívoro	PCPR
Herbívoro	3	0	0	3	0	50,00
Hipercarnívoro	0	97	2	6	0	92,38
Mesocarnívoro	0	1	29	4	0	85,29
Omnívoro	1	1	5	64	0	90,14
Piscívoro	0	0	0	0	13	100,00
%Error	25,00	2,02	19,44	27,66	0,00	89,96
3 bg-PCs						
Herbívoro	1	0	0	5	0	16,67
Hipercarnívoro	0	99	3	3	0	94,29
Mesocarnívoro	0	4	21	9	0	61,76
Omnívoro	1	2	6	62	0	87,32
Piscívoro	0	0	0	0	13	100,00
%Error	50,00	5,71	30,00	21,52	0,00	85,59
bg-PC1						
Herbívoro	5	0	0	1	0	83,33
Hipercarnívoro	0	92	10	2	1	87,62
Mesocarnívoro	0	9	17	5	3	50,00
Omnívoro	2	3	7	52	7	73,24
Piscívoro	0	1	2	5	5	38,46
%Error	28,57	12,38	52,78	20,00	68,75	74,67

APÉNDICE 2.4

Matrices de confusión de los diferentes Análisis Discriminantes utilizando los valores de los índices clásicos y los bg-PCs en Canidae. PCPR = Porcentaje de reclasificación posterior correcta (porcentaje global mostrado en negrita).

Análisis Discriminante Lineal				
Todos los (2) bg-PCs				
	Hipercarnívoro	Mesocarnívoro	Omnívoro	PCPR
Hipercarnívoro	8	1	0	88,89
Mesocarnívoro	0	15	0	100,00
Omnívoro	0	4	24	85,71
%Error	0,00	25,00	0,00	90,38
Todos los (3) índices				
Hipercarnívoro	5	4	0	55,56
Mesocarnívoro	6	9	0	55,56
Omnívoro	3	2	23	82,14
%Error	64,29	40,00	0,00	71,15
Bg-PC1				
Hipercarnívoro	8	1	0	88,89
Mesocarnívoro	0	14	1	93,33
Omnívoro	0	5	23	82,14
%Error	0,00	30,00	4,17	86,54
RGA				
Hipercarnívoro	0	9	0	0,00
Mesocarnívoro	11	2	2	13,33
Omnívoro	4	0	24	85,71
%Error	100,00	81,82	7,69	50,00
AI				
Hipercarnívoro	5	4	0	55,56
Mesocarnívoro	6	5	4	33,33
Omnívoro	1	7	20	71,43
%Error	58,33	68,75	16,67	57,69
Ángulo α				
Hipercarnívoro	0	4	5	0,00
Mesocarnívoro	3	8	4	53,33
Omnívoro	3	14	11	39,29
%Error	100,00	77,78	45,00	36,54

Análisis Discriminante Cuadrático				
Todos los (2) bg-PCs				
	Hipercarnívoro	Mesocarnívoro	Omnívoro	PCPR
Hipercarnívoro	8	1	0	88,89
Mesocarnívoro	1	14	0	93,33
Omnívoro	0	3	25	89,29
%Error	11,11	22,22	0,00	90,38
Todos los (3) índices				
Hipercarnívoro	4	5	0	44,44
Mesocarnívoro	4	9	2	60,00
Omnívoro	1	6	21	75,00
%Error	55,56	55,00	8,70	65,38
Bg-PC1				
Hipercarnívoro	8	1	0	88,89
Mesocarnívoro	1	13	1	86,67
Omnívoro	0	5	23	82,14
%Error	11,11	33,33	4,17	84,62
RGA				
Hipercarnívoro	7	2	0	77,78
Mesocarnívoro	10	3	2	20,00
Omnívoro	2	2	24	85,71
%Error	63,16	57,14	7,69	65,38
AI				
Hipercarnívoro	5	4	0	55,56
Mesocarnívoro	6	5	4	33,33
Omnívoro	1	7	20	71,43
%Error	58,33	68,75	83,33	57,69
Ángulo α				
Hipercarnívoro	2	3	4	22,22
Mesocarnívoro	2	7	6	46,67
Omnívoro	3	17	8	28,57
%Error	71,43	74,07	55,56	32,69

Análisis de bosques aleatorios ponderados				
Todos los (2) bg-PCs				
	Hipercarnívoro	Mesocarnívoro	Omnívoro	PCPR
Hipercarnívoro	8	1	0	88,89
Mesocarnívoro	0	14	1	93,33
Omnívoro	0	2	26	92,86
%Error	0,00	17,65	3,70	92,31
Todos los (3) índices				
Hipercarnívoro	2	7	0	22,22
Mesocarnívoro	4	8	3	53,33
Omnívoro	0	2	26	92,86
%Error	66,67	52,94	10,34	69,23
Bg-PC1				
Hipercarnívoro	8	1	0	88,89
Mesocarnívoro	1	9	5	60,00
Omnívoro	0	6	22	78,57
%Error	11,11	43,75	18,52	75,00
RGA				
Hipercarnívoro	1	7	1	11,11
Mesocarnívoro	6	6	3	40,00
Omnívoro	0	3	25	89,29
%Error	85,71	62,50	13,79	61,54
AI				
Hipercarnívoro	6	2	1	66,67
Mesocarnívoro	4	6	5	40,00
Omnívoro	1	4	23	82,14
%Error	45,45	50,00	20,69	67,31
Ángulo α				
Hipercarnívoro	1	2	6	11,11
Mesocarnívoro	2	4	9	26,67
Omnívoro	6	5	17	60,71
%Error	88,89	63,64	46,88	42,31

APÉNDICE 3.1

Análisis de dieta recolectados a partir de la bibliografía del consumo de V (vertebrados no peces), P (peces), A (artrópodos y otros invertebrados), M (moluscos), F (frutos) y RV (otros restos vegetales).

Especie	Lugar	Fecha	N° Fecas	V	P	A	M	F	RV	Cita
Placentalia										
Carnivora										
Ailuridae										
<i>Ailurus fulgens</i>	-	-	260	0,00	0,00	0,00	0,00	15,31	84,69	Yonzon y Hunter, 1989
	Reserva Wolong, Sichuan, China	De en. a dic. 1987	791	1,50	0,00	0,00	0,00	9,57	88,93	Reid <i>et al.</i> , 1991
	Singhalila National Park, Darjeeling, India	De 1994 a 1996	1250	0,00	0,00	0,00	0,00	2,77	97,23	Pradhan <i>et al.</i> , 2001
Canidae										
<i>Atelocynus microtis</i>	Cocha Cashu, Perú	De en. a dic. 2000	21	30,80	28,10	27,50	0,00	10,10	3,50	Sillero-Zubiri <i>et al.</i> , 2004
<i>Canis aureus</i>	Pir Lasura National Park, Pakistán	De 2014 a 2017	64	81,88	0,00	5,80	0,00	0,00	12,32	Akrim <i>et al.</i> , 2019
	Punjab, Pakistán	De en. 2009 a mzo. 2010	98	44,80	0,00	2,80	0,00	41,40	11,00	Nadeem <i>et al.</i> , 2012
	Isla de Samos y The Mornos, Grecia	De en. 2002 a my. 2003	127	54,70	0,00	18,00	0,00	27,30	0,00	Giannatos <i>et al.</i> , 2010
	Sariska Tiger Reserve, Rajasthan, India	De en. 1994 a my. 1996	140	79,12	0,00	6,12	0,00	0,00	14,76	Mukherjee <i>et al.</i> , 2004
	Abalak, Niger	De jul. a sept. 1981	143	48,35	0,00	23,71	0,00	20,00	7,94	McShane <i>et al.</i> , 1984
	Djurdjura National Park, Algeria	De dic. 2009 a nov. 2010	3734	39,16	0,00	14,51	0,78	20,72	24,83	Oubellil, 2011
<i>Canis latrans</i>	Sierra de Manantlán Biosphere Reserve, México	De jul. 1988 a ag. 1989	88	49,58	0,00	28,48	0,00	18,38	3,56	Esparza García, 1991
	Tenacatita, Jalisco, México	De my. 1994 a abr. 1995	115	50,38	0,73	10,21	0,36	0,00	38,32	Sandoval Sandoval, 1998
	Fort Bragg, Estados Unidos	De my. 2011 a jul. 2012	315	33,97	0,00	23,36	0,00	42,67	0,00	Swingen <i>et al.</i> , 2015

Especie	Lugar	Fecha	N° Fecas	V	P	A	M	F	RV	Cita
<i>Canis latrans</i>	Calgary, Canadá	De ag. 2006 a sept. 2007	484	50,19	0,00	3,45	0,00	24,58	21,78	Lukasik <i>et al.</i> , 2011
	Mapimí Biosphere Reserve, México	De mzo. 1985 a nov. 1986	508	70,27	0,00	2,81	0,00	26,92	0,00	Hernández y Delibes, 1994
	Ichauway, Estados Unidos	Durante 2007, 2008, 2011 y 2012	673	61,64	0,00	6,48	0,00	19,28	12,60	Cherry <i>et al.</i> , 2016
	Santiaguillo Lagoon, México	De en. a dic. 2007	1023	58,90	0,00	5,00	0,00	36,10	0,00	González Ruvalcab, 2008
<i>Canis lupus</i>	Khan Khentii Strictly Protected Area, Mongolia	Veranos del 2008, 2011, y 2012 y inviernos del 2009 y 2010	137	91,30	1,20	5,53	0,00	1,59	0,38	Tiralla <i>et al.</i> , 2021
	Genoa, Italia	De 1998 a 2002	190	92,96	0,00	0,00	0,00	5,16	1,88	Schenone <i>et al.</i> , 2004
	Parque Natural Orecchiella, Italia	De jun. 1991 a nov. 1993	263	90,82	0,00	4,59	0,00	4,59	0,00	Ciucci <i>et al.</i> , 1996
	Karekia del Norte, Finlandia	De en. a nov. 1997	370	97,50	0,00	0,50	0,00	2,00	0,00	Gade-Jørgensen y Stagegaard, 2000
	León, España	De jun. 1984 a my. 1986	439	55,83	0,00	2,04	0,00	28,88	13,25	Salvador y Abad, 1987
	Oeste y centro de Polonia	De 2002 a 2009	474	90,29	0,00	0,13	0,00	9,58	0,00	Nowak <i>et al.</i> , 2011
	Toscana, Italia	De 2005 a 2009	542	94,57	0,00	0,00	0,00	2,21	3,22	Ståhlberg <i>et al.</i> , 2017
	Río Lovat, Bielorrusia	1990-1992, 1994-1996 y 1999-2000	1185	98,02	0,00	0,00	0,00	1,20	0,78	Sidorovich <i>et al.</i> , 2003
	Península Escandinavica	De 1991 a 2006	2063	92,20	0,00	1,80	0,00	1,90	4,10	Müller, 2006
	Centro sur de Escandinavia	De 1997 a 2006	2159	98,65	0,00	0,00	0,00	0,20	1,15	Ståhlberg <i>et al.</i> , 2017
<i>Canis simensis</i>	Borena Sayint National Park, Etiopía	dic., febr., y my. 2015 y 2016	118	97,70	0,00	0,00	0,00	0,00	2,30	Genbere, 2017
	Guassa, Etiopía	De en. 1997 hasta dic. 1998	348	98,90	0,00	0,00	0,00	0,00	1,10	Ashenafi <i>et al.</i> , 2005
<i>Canis simensis</i>	Bale Mountains National Park, Etiopía	De abr. 1988 a abr. 1989	689	99,59	0,00	0,00	0,00	0,00	0,41	Sillero-Zubiri y Gottelli, 1995

Especie	Lugar	Fecha	N° Fecas	V	P	A	M	F	RV	Cita
<i>Cerdocyon thous</i>	San Sebastian - La Castellana Ecological Reserve, Colombia	De en. a dic. 1999	22	69,00	0,00	23,00	0,00	8,00	0,00	Delgado-V, 2002
	Grande Sertão Veredas National Park, Brasil	De en. a ag. 2006, jul., ag., oct., y dic. 2007, y en. 2008	28	27,06	0,00	16,47	0,00	56,47	0,00	Rocha, 2008
	Parque Ibiti, Brasil	De sept. 2004 y febr. 2006	37	38,69	0,00	14,57	0,00	39,70	7,04	Campos, 2009
	Rio Pratudão Ranch, Brasil	De jul. a dic. 1995	39	50,00	0,00	22,70	0,00	24,60	2,70	Juarez y Marinho-Filho, 2002
	São Carlos, Brasil	De jul. 1991 a en. 1992, y De sept. a dic. 1992	41	36,40	1,20	20,20	0,00	27,70	14,50	Motta-Junior <i>et al.</i> , 1994
	Aparados da Serra National Park, Brasil	De jun. 2000 a oct. 2001	44	32,01	0,00	31,33	0,00	6,01	30,65	Vieira y Port, 2007
	Reserva Florestal da Companhia Vale do Rio Doce, Brasil	De jul. 1993 a jul. 1994	45	18,75	1,04	35,42	0,00	41,67	3,12	Facure y Giaretta, 1996
	Limoeiro, Brasil	De 2009 a 2015	60	15,70	0,00	60,00	0,00	10,30	14,00	Kotviski <i>et al.</i> , 2019
	Experimental Station of Itapetininga, Brasil	De mzo. 1998 a dic. 1999	78	18,50	0,00	60,10	0,00	16,50	4,90	Bueno y Motta-Junior, 2004
	Lami Biological Reserve, Brasil	De en. a dic. 2000	80	57,35	1,47	5,88	0,00	0,00	35,30	Pedó <i>et al.</i> , 2006
	Horto Botânico Irmão Teodoro Luis, Brasil	De dic. 2012 a dic. 2013	100	13,64	2,27	22,73	1,14	60,23	0,00	Porto y Rui, 2019
	San Miguel National Park, Uruguay	De ag. 2012 a en. 2013	119	45,90	0,00	13,40	1,30	39,40	0,00	Cravino Mol, 2014
	Mburucuyá National Park, Argentina	De dic. 2014 a nov. 2015	129	12,76	0,51	27,55	0,00	59,18	0,00	Romero, 2017
	Paulo Cesar Vinha Park, Brasil	De jun. 2000 a sept. 2002	131	19,29	1,47	31,66	0,21	47,38	0,00	Gatti <i>et al.</i> , 2006
	Pantanal, Brasil	De dic. 2005 a febr. 2008	164	32,80	0,10	33,50	0,40	33,20	0,00	Bianchi <i>et al.</i> , 2014
	Emas National Park, Brasil	De jul. 1994 a jul. 1996 y de mzo. 2002 a mzo. 2003	177	36,05	0,00	4,65	0,00	58,65	0,65	Jácomo <i>et al.</i> , 2004
	VIVAT Floresta Ecological Park Project, Brasil	De jul. 2000 a dic. 2001	226	28,13	0,00	18,11	0,00	53,76	0,00	Amaral, 2007

Especie	Lugar	Fecha	N° Fecas	V	P	A	M	F	RV	Cita
<i>Cerdocyon thous</i>	Parque Florestal do Itapetinga, Brasil	De dic. 1991 a nov. 1998	301	34,07	0,12	24,39	0,00	41,42	0,00	Facure <i>et al.</i> , 2003
<i>Chrysocyon brachyurus</i>	Limoeiro, Brasil	De 2009 a 2015	30	50,00	0,00	13,40	0,00	30,50	6,10	Kotviski <i>et al.</i> , 2019
	Parque Ibiti, Brasil	De sept. 2004 y febr. 2006	45	34,48	0,00	16,04	0,00	45,73	3,75	Campos, 2009
	Noel Kempff Mercado National Park, Bolivia	De 1997 a 1998	51	46,14	0,00	14,63	0,00	39,23	0,00	Lilienfeld, 2000
	Rio Pratudão Ranch, Brasil	De jul. a dic. 1995	70	45,40	0,00	3,80	0,00	41,20	9,60	Juarez y Marinho-Filho, 2002
	Serra da Calçada, Brasil	De oct. 2006 a en. 2008	95	33,37	0,00	47,91	0,00	11,58	7,14	Massara <i>et al.</i> , 2012
	Fazenda Agua Limpa, Brasil	1988 - 1991	105	52,56	0,00	1,92	0,00	25,01	20,51	Motta-Junior <i>et al.</i> , 1996
	Noel Kempff Mercado National Park, Bolivia	De 2008 a 2009	108	37,90	0,40	22,30	0,00	39,40	0,00	Castro, 2010
	Floresta Nacional de Brasília, Brasil	De oct. 2010 a sept. 2011	117	49,52	0,00	2,86	0,00	33,33	14,29	Emmert, 2012
	Grande Sertão Veredas National Park, Brasil	De en. a ag. 2006, jul., ag., oct., y dic. 2007, y en. 2008	139	41,57	0,00	7,53	0,00	50,90	0,00	Rocha, 2008
	Ibitipoca Park, Brasil	en., febr., y jul. 1996	141	27,87	0,00	20,73	0,00	35,01	16,39	Aragona y Setz, 2001
	Fazenda São Luiz, Brasil	De en. a dic. 1996	150	33,76	0,25	12,09	0,00	33,25	20,65	Santos <i>et al.</i> , 2003
	Noel Kempff Mercado National Park, Bolivia	De 2001 a 2007	164	35,10	1,19	1,93	0,00	61,78	0,00	Castro y Emmons, 2012
	Estação Ecológica de Jataí, Brasil	De en. 1998 a jul. 1999	191	35,08	0,00	4,92	0,00	44,77	15,23	Motta-Junior, 2000
	Fazenda Monte Alegre, Brasil	De jul. 2003 a febr. 2004	200	24,30	0,00	12,64	0,00	48,73	14,33	Cheida, 2005
	Serra do Caraça Natural Reserve, Brasil	De my. 2000 a oct. 2001	230	56,46	0,00	11,41	0,00	10,46	21,67	Silva y Talamoni, 2003
	Ecological Station of Itirapina, Brasil	De en. 1998 a my. 2002	325	40,81	0,34	4,36	0,00	43,71	10,78	Bueno <i>et al.</i> , 2002
	Águas Emendadas Ecological Station, Brasil	De nov. 1996 a ag. 1999	328	34,70	0,00	5,80	0,00	51,20	8,30	Rodriguez <i>et al.</i> , 2007

Especie	Lugar	Fecha	N° Fecas	V	P	A	M	F	RV	Cita
<i>Chrysocyon brachyurus</i>	Experimental Station of Itapetininga, Brasil	De mzo. 1998 a dic. 1999	438	35,14	0,15	7,21	0,00	42,34	15,16	Bueno y Motta-Junior, 2004.
	Serra da Canastra National Park, Brasil	De jul. 1978 a my. 1980	740	42,22	0,14	5,71	0,00	39,58	12,35	Dietz, 1984
	Emas National Park, Brasil	De jul. 1994 a jul. 1996 y De mzo. 2002 a mzo. 2003	1673	40,85	0,00	1,60	0,00	54,31	3,24	Jácomo <i>et al.</i> , 2004
<i>Cuon alpinus</i>	Kuiburi National Park, Tailandia	De 2006 a 2013	26	100	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	Steinmetz <i>et al.</i> , 2020
	Taman Negara National Park, Malasia	De 1999 a 2001	40	100	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	Kawanishi y Sunquist, 2008
	Satpura Tiger Reserve, India	De jun. a ag. 2005	66	100	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	Borah <i>et al.</i> , 2009
	Nam Et-Phou Louey National Protected Area, Laos	De dic. 2005 a my. 2010	76	100	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	Kamler <i>et al.</i> , 2012
	Dhorpatan Hunting Reserve, Nepal	De ag. a oct. 2012	87	97,96	0,00	0,00	0,00	0,00	2,04	Aryal <i>et al.</i> , 2015
	Phu Khieo Wildlife Sanctuary, Tailandia	De sept. 1998 a nov. 2002	172	100	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	Grassman <i>et al.</i> , 2005
	Bandipur Tiger Reserve, India	mzo. y abr. 2006	181	100	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	Andheria <i>et al.</i> , 2007
	Jigme Dorji National Park, Bhutan	febr., my., y ag. 2009	250	100	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	Thinley <i>et al.</i> , 2011
<i>Lupulella adusta</i>	Hwange National Park,Zimbabue	De ag. 1995 a sept. 1996	185	39,99	0,00	37,40	0,00	15,77	6,84	Loveridge y Macdonald, 2003
	Norton,Zimbabue	De febr. 1993 a nov. 1994	2752	30,00	0,00	14,00	0,00	33,00	23,00	Atkinson <i>et al.</i> , 2002
<i>Lupulella mesomelas</i>	Sur costero de Namibia	1976 - 1980	33	91,89	0,00	2,67	0,00	5,44	0,00	Stuart y Shaughnessy, 1984
	KwaZulu-Natal, Sudáfrica	De my. a ag. 2013 y De en. a mzo. 2014	154	89,58	0,00	2,50	0,00	0,00	7,92	Humphries <i>et al.</i> , 2016
	Desierto del Namib, Namibia	De febr. 2004 a ag. 2005	200	23,10	0,00	46,20	0,00	30,70	0,00	Goldenberg <i>et al.</i> , 2010

Especie	Lugar	Fecha	N° Fecas	V	P	A	M	F	RV	Cita
<i>Lupulella mesomelas</i>	Kwandwe Private Game Reserve, Sudáfrica	De jun. 2009 a my. 2010	201	42,00	0,00	20,90	0,00	10,20	26,90	Brassine, 2011
	Mokolodi Nature Reserve, Botsuana	De nov. 1995 a febr. 1997	237	56,44	0,00	14,43	0,00	17,27	11,86	Kaunda y Skinner, 2003
	Great Fish River Reserve, Sudáfrica	De jun. 2009 a my. 2010	295	39,20	0,00	23,70	0,00	8,00	29,10	Brassine, 2011
	Hwange National Park, Zimbabue	De ag. 1995 a sept. 1996	397	54,30	0,00	40,10	0,00	3,70	1,90	Loveridge y Macdonald, 2003
	Gobabeb, Desierto del Namib, Namibia	De oct. 1973 a sept. 1974	405	17,26	0,00	33,97	0,00	42,36	6,41	Stuart, 1976
<i>Lycalopex culpaeus</i>	Maule, Chile	De oct. 1998 a febr. 2002	18	53,34	0,00	23,33	0,00	0,00	23,33	Correa y Roa, 2005
	Villarrica National Park, Chile	De oct. 2014 a febr. 2015	51	96,00	0,00	4,00	0,00	0,00	0,00	Zúñiga y Fuenzalida, 2016
	Ñuble, Chile	De jun. 2016 a febr. 2017	69	50,45	0,00	18,59	0,00	30,96	0,00	Castillo-Ravanal <i>et al.</i> , 2021
	Rio Abiseo National Park, Perú	De jun. 1987 a jul. 1988	74	66,10	0,00	5,00	0,00	28,90	0,00	Romo, 1995
	Región Metropolitana de Santiago, Chile	De en. a dic. 2019	118	87,25	0,00	6,25	0,00	6,50	0,00	Lobos <i>et al.</i> , 2020
	Auca Mahuida Provincial Reserve, Argentina	De nov. 2002 a en. 2004	144	77,70	0,00	16,90	0,00	0,00	5,40	Palacios <i>et al.</i> , 2012
	Fundo San Carlos de Apoquindo, Chile	De my. 1983 a oct. 1984	202	82,94	0,00	5,80	0,00	0,00	11,26	Iriarte <i>et al.</i> , 1989
	Monumento Natural Bosques Petrificados National Park, Argentina	De sept. 1999 a ag. 2000	316	75,80	0,00	5,77	0,00	18,43	0,00	Zapata <i>et al.</i> , 2005
	Centro de Chile	De 1973 a 1978	318	90,26	0,00	0,00	0,00	9,74	0,00	Jaksic <i>et al.</i> , 1980
	Noroeste de Argentina	en. 1999, jun.–jul. 2001 y De nov. 2003 a nov. 2005	399	87,20	0,00	11,12	0,00	0,00	1,68	Walker <i>et al.</i> , 2007
<i>Lycalopex griseus</i>	Sierra de las Quijadas National Park, Argentina	Anual (Año desconocido)	44	14,57	0,00	41,06	0,00	37,81	6,56	Núñez y Bozzolo, 2006

Especie	Lugar	Fecha	N° Fecas	V	P	A	M	F	RV	Cita
<i>Lycalopex griseus</i>	Lago Peñuelas, Chile	De en. a dic. 2001	52	65,18	0,00	19,64	0,00	0,00	15,18	Muñoz-Pedreros <i>et al.</i> , 2018
	Temuco, Chile	De sept. 2005 a my. 2006	69	84,34	0,00	11,73	0,00	3,93	0,00	Zuñiga <i>et al.</i> , 2008
	Auca Mahuida Provincial Reserve, Argentina	De nov. 2002 a en. 2004	84	39,00	0,00	53,80	0,00	0,00	7,20	Palacios <i>et al.</i> , 2012
	Sierra Las Tapias, Chile	-	99	54,12	0,00	36,61	4,12	0,00	5,15	Simonetti <i>et al.</i> , 1984
	Monumento Natural Bosques Petrificados National Park, Argentina	De sept. 1999 a ag. 2000	203	50,75	0,00	48,74	0,00	0,51	0,00	Zapata <i>et al.</i> , 2005
	Centro de Chile	De 1973 a 1978	278	65,94	0,00	0,00	0,00	34,06	0,00	Jaksic <i>et al.</i> , 1980
<i>Lycalopex gymnocercus</i>	Horto Botânico Irmão Teodoro Luis, Brasil	De dic. 2012 a dic. 2013	69	13,53	0,00	20,65	1,59	64,24	0,00	Porto y Rui, 2019
	Aparados da Serra National Park, Brasil	De jun. 2000 a oct. 2001	90	34,99	0,00	31,76	0,00	7,65	25,60	Vieira y Port, 2007
	Parque Provincial Ernesto Tornquist, Argentina	De nov. 2000 a febr. 2001	92	20,30	0,00	40,90	0,00	20,90	17,90	Castillo <i>et al.</i> , 2011
	Mburucuyá National Park, Argentina	De dic. 2014 a nov. 2015	164	18,68	0,48	27,99	1,55	51,30	0,00	Romero, 2017
	Los Colorados Biological Station, Argentina	De febr. 1995 a en. 1996	431	12,44	0,00	18,82	0,00	68,74	0,00	Varela <i>et al.</i> , 2008
	Bahía San Blas y Isla Gama, Argentina	De dic. 1999 a abr. 2000	469	30,03	0,00	41,97	0,00	28,00	0,00	García y Kittlein, 2005
<i>Lycalopex sechurae</i>	Desierto Sechura, Perú	De jul. a ag. 1968	135	8,39	0,00	16,68	0,00	74,94	0,00	Huey, 1969
	Bosque de Pómac Historic Sanctuary, Perú	De sept. 2002 a ag. 2003	326	11,53	0,00	4,90	0,00	79,85	3,72	Cossíos Meza, 2005
<i>Lycalopex vetulus</i>	Fazenda São Miguel, Brasil	De ag. 1991 a mzo. 1992	33	14,81	0,00	63,89	0,00	12,04	9,26	Courtenay <i>et al.</i> , 2005
	Rio Pratudão Ranch, Brasil	De jul. a dic. 1995	37	9,80	0,00	58,50	0,00	28,40	3,30	Juarez y Marinho-Filho, 2002

Especie	Lugar	Fecha	Nº Fecas	V	P	A	M	F	RV	Cita
<i>Lycalopex vetulus</i>	Fazenda Ouro Verde, Brasil	De abr. a sept. 1999 y de oct. a mzo. 2000	60	0,89	0,00	91,72	0,00	7,39	0,00	Ferreira-Silva y De Souza Lima, 2006
	Limoeiro, Brasil	De 2009 a 2015	65	7,10	0,00	79,20	0,00	9,90	3,80	Kotviski <i>et al.</i> , 2019
	Cuiabá, Brasil	De oct. 2018 a oct. 2019	80	11,68	0,00	49,40	0,00	30,84	8,08	Cisneiro, 2020
	Emas National Park, Brasil	De jul. 1994 a jul. 1996 y De mzo. 2002 a mzo. 2003	273	16,23	0,00	37,52	0,00	45,23	1,02	Jácomo <i>et al.</i> , 2004
<i>Lycaon pictus</i>	Waterberg Biosphere Reserve, Sudáfrica	nov.-dic. 2008, y my.–ag. 2009 y 2010	47	100	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	Ramnanan <i>et al.</i> , 2013.
	Savé Valley Conservancy, Zimbabue		72	100	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	Mbizah <i>et al.</i> , 2012
	Norte de Kenia	De en. 2001 a dic. 2004	4670	100	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	Woodroffe <i>et al.</i> , 2007
<i>Nyctereutes procyonoides</i>	Dalaihu Nature Reserve, China	De ag. 2007 a jul. 2008	130	62,50	2,31	27,32	0,46	0,00	7,41	Liu <i>et al.</i> , 2009
	Anykščiai, Lituania	De ag. 1999 a oct. 2001	151	47,60	0,00	24,70	0,00	0,00	27,70	Baltrūnaitė, 2002
	Archipiélago de Finlandia	my.–jul. 1998 y 1999	318	47,30	0,00	20,99	0,00	8,57	23,14	Kauhala y Auniola, 2001
	Fudakake, Japón	De nov. 1979 a oct. 1980	450	23,19	3,92	39,46	0,00	26,51	6,93	Sasaki y Kawabara, 1994
	Norte de Bielorrusia	De 1992 a 1998	455	49,34	1,22	15,77	4,25	19,06	10,37	Sidorovich <i>et al.</i> , 2000
	Paazerre woodland, Bielorrusia	De 1995 a 2005	3299	29,24	7,89	29,67	2,31	25,14	5,75	Sidorovich <i>et al.</i> , 2008
<i>Otocyon megalotis</i>	Desierto del Namib, Namibia	De 1978 a 1980	23	0,00	0,00	100	0,00	0,00	0,00	Bothma <i>et al.</i> , 1984
	Postberg Nature Reserve, Sudáfrica	De febr. a jul. 1985	58	0,62	0,00	83,69	0,92	3,69	11,08	MacDonald y Nel, 1986
	Benfontein Game Farm, Sudáfrica	De oct. 2005 a sept. 2007	177	4,91	0,00	68,50	0,00	6,41	20,18	Klare <i>et al.</i> , 2011
	Kalahari Gemsbok National Park, Sudáfrica	febr., jul., y dic. 1976, y en. 1977	382	7,00	0,00	89,00	0,00	4,00	0,00	Nel, 1978
	Nieuwoudtville, Sudáfrica	De my. 1994 a en. 1995	450	10,63	0,00	73,75	0,00	15,63	0,00	Stuart <i>et al.</i> , 2003

Especie	Lugar	Fecha	N° Fecas	V	P	A	M	F	RV	Cita
<i>Speothos venaticus</i>	Mbaracayú Forest Nature Reserve, Paraguay	De jun. a sept. de 1999, 2000 y 2001	11	89,47	0,00	5,26	0,00	5,26	0,00	Zuercher <i>et al.</i> , 2005
<i>Urocyon cinereoargenteus</i>	Jardín Botánico al Puerto Escondido, México	De nov. 2008 a oct. 2009	75	31,91	0,00	28,37	0,00	39,72	0,00	Villalobos Escalante <i>et al.</i> , 2014
	Sierra Nanchititla Natural Park, México	De sept. 2009 a mzo. 2012	90	22,58	0,00	34,48	0,00	42,94	0,00	Gómez-Ortiz <i>et al.</i> , 2015
	La Paz, México	De my. 1986 a abr. 1987	101	64,47	0,00	22,81	0,00	5,60	7,12	Arnaud y Acevedo, 1990
	Cleveland National Forest, Estados Unidos	De sept. 1995 a my. 1996	106	16,86	0,00	18,18	0,00	64,96	0,00	Wilson y Thomas, 1999
	Sierra de Manantlán Biosphere Reserve, México	De jul. 1988 a ag. 1989	198	37,00	0,00	37,00	0,00	21,70	4,30	Esparza García, 1991
<i>Vulpes bengalensis</i>	Karnataka, India	De en. 2002 a jul. 2006	81	34,33	0,00	35,45	0,00	30,22	0,00	Kumara y Singh, 2012
	Abdasa taluka, India	De nov. 2004 a abr. 2005	331	22,88	0,00	41,58	0,00	12,38	23,16	Home y Jhala, 2009
	Great Indian Bustard Sanctuary at Nannaj, India	De nov. 2005 a jul. 2007	436	40,62	0,00	33,82	0,00	19,83	5,73	Vanak y Gompper, 2009
<i>Vulpes chama</i>	Desierto del Namib, Namibia	-	25	76,74	0,00	16,28	0,00	0,00	6,98	Bester, 1982
	Benfontein Game Farm, Sudáfrica	De jun. 2005 a sept. 2007	130	53,32	0,00	29,31	0,00	4,19	13,19	Klare <i>et al.</i> , 2014
<i>Vulpes corsac</i>	Basaga, Kazajstán	Primavera 1950, y Verano 1953 y 1954	280	96,81	0,00	3,19	0,00	0,00	0,00	Heptner y Naumov, 1967
	Trans-Baikal, Rusia	Verano e invierno (Año desconocido)	823	88,73	0,00	3,82	0,00	0,00	7,45	Heptner y Naumov, 1967
	Ikh Nart Nature Reserve, Mongolia	De abr. 2005 a ag. 2007	829	32,41	0,00	45,93	0,00	11,15	10,51	Murdoch <i>et al.</i> , 2010
<i>Vulpes ferrilata</i>	Gouli Township, China	sept. –oct. 2007, y mzo.–my. 2007 y 2008	93	92,16	0,00	5,88	0,00	0,00	1,96	Liu <i>et al.</i> , 2010
	Tibet	-	113	98,00	0,00	2,00	0,00	0,00	0,00	Schaller, 1998
<i>Vulpes lagopus</i>	Islandia	abr.-jul. 1978, sept.-dic. 1978, y mzo.-oct. 1979	515	52,97	0,00	24,90	10,48	6,70	4,95	Hersteinsson y Macdonald, 1996

Especie	Lugar	Fecha	N° Fecas	V	P	A	M	F	RV	Cita
<i>Vulpes lagopus</i>	Vindelfjällen Nature Reserve, Suecia	jul.-ag. 1990 y 1994-1997	796	61,75	0,00	4,34	0,00	0,00	33,91	Elmhagen <i>et al.</i> , 2000
	Kanin Peninsula, Rusia	Verano 1946 y 1947	1158	86,66	0,06	8,06	0,26	0,00	4,96	Heptner y Naumov, 1967
	Isla St. Lawrence, Estados Unidos	Juin-ag. de 1968	1505	99,85	0,03	0,12	0,00	0,00	0,00	Fay y Stephenson, 1989
<i>Vulpes pallida</i>	Termit y Tin Toumma National Nature Reserve, Niger	De my. 2010 a abr. 2011	398	6,98	0,00	90,76	0,00	0,00	2,26	Burruss <i>et al.</i> , 2017
<i>Vulpes rueppellii</i>	Jiddat-al-Harasis, Oman	De en. a abr. 1983	100	62,85	0,00	21,92	0,00	0,00	15,23	Lindsay y MacDonald, 1986
<i>Vulpes velox</i>	Kansas, Estados Unidos	De sept. a dic. 1993 y De mzo. a ag. 1996	215	48,01	0,00	44,58	0,00	0,00	7,41	Sovada <i>et al.</i> , 2001
	Texas, Estados Unidos	De ag. 1998 a dic. 2000	534	51,38	0,00	41,38	0,00	0,00	7,24	Kamler <i>et al.</i> , 2007
	Texas, Estados Unidos	De dic. 1998 a dic. 2000	537	58,08	0,00	35,79	0,00	0,00	6,13	Lemons, 2001
	Dakota de Sur, Estados Unidos	De my. a sept. 1977, 1978, y 1979	-	56,94	0,00	28,53	0,00	0,00	14,53	Uresk y Sharp, 1986
<i>Vulpes vulpes</i>	Garzaia di Valenza Nature Reserve, Italia	De mzo. 1988 a mzo. 1989	33	60,00	0,00	18,00	0,00	22,00	0,00	Canova y Rosa, 1994
	Oued Dekouk Natural Reserve, Túnez	De jun. 2014 a my. 2015	93	21,06	0,00	68,89	0,00	10,05	0,00	Karssene <i>et al.</i> , 2019
	Sidi Toui National Park, Túnez	De jun. 2014 a my. 2015	96	26,96	0,00	62,43	0,00	10,61	0,00	Karssene <i>et al.</i> , 2019
	Garzaia di Valenza Nature Reserve, Italia	De jun. 1998 a febr. 2000	115	87,20	0,00	8,20	0,00	4,60	0,00	Balestrieri <i>et al.</i> , 2005
	Lombardy Natural Park of the Ticino Valley, Italia	De en. 1985 a dic. 1986	223	71,97	0,00	7,09	0,00	17,65	3,29	Prigioni y Tacchi, 1991
	Park of the Orobie Valtellinesi, Italia	De abr. a nov. 1987 y 1988	273	43,01	0,00	7,80	0,00	21,77	27,42	Cantini, 1991
	Junggar Basin desert, China	2002 - 2008	387	76,19	0,00	16,12	0,00	0,00	7,69	Lin <i>et al.</i> , 2010
	Norte de Bielorrusia	De 1992 a 1998	441	84,03	0,15	7,27	0,00	6,85	1,71	Sidorovich <i>et al.</i> , 2000

Especie	Lugar	Fecha	N° Fecas	V	P	A	M	F	RV	Cita
<i>Vulpes vulpes</i>	Wielkopolska, Polonia	De ag. 1969 a jul. 1970	523	69,98	0,00	5,61	0,00	2,90	21,51	Ryszkowski <i>et al.</i> , 1971
	Anykščiai, Lituania	De ag. 1999 a oct. 2001	767	66,00	0,00	15,00	0,00	0,00	19,00	Baltrūnaitė, 2002
	Ikh Nart Nature Reserve, Mongolia	De abr. 2005 a ag. 2007	995	26,81	0,00	51,05	0,00	9,71	12,43	Murdoch <i>et al.</i> , 2010
	Boronka Nature Conservation Area, Hungría	De dic. 1996 a febr. 2001	1010	55,50	0,00	22,50	0,00	22,00	0,00	Lanszki <i>et al.</i> , 2007
	Skåne, Suecia	De ag. 1974 a mzo. 1977	1028	81,75	0,00	11,25	0,00	7,00	0,00	Von Schantz, 1980
	Kosciuszko National Park, Australia	De en. 1979 a febr. 1980	1159	30,53	0,00	62,07	0,00	0,00	7,40	Green y Osborne, 1981
	Norte de Bielorrusia	1995–2003	1526	82,20	0,28	7,60	0,22	7,40	2,30	Sidorovich <i>et al.</i> , 2006
	Montañas Šumava, República Checa	De oct. 1998 a jul. 2008	2242	60,94	0,19	11,76	0,78	7,26	19,07	Hartová-Nentvichová <i>et al.</i> , 2010
<i>Vulpes zerda</i>	Guemar, Algeria	De my. 2007 a abr. 2008	20	6,90	0,00	62,50	0,00	0,00	30,60	Brahmi <i>et al.</i> , 2012
	Sanderouce, Algeria	De my. 2007 a abr. 2008	37	4,70	0,00	87,30	0,00	0,00	8,00	Brahmi <i>et al.</i> , 2012
	Oued Dekouk Natural Reserve, Túnez	De jun. 2014 a my. 2015	56	31,35	0,00	60,25	0,00	8,40	0,00	Karssene <i>et al.</i> , 2019
	Bamendil, Algeria	De my. 2007 a abr. 2008	57	5,60	0,00	91,00	0,00	0,00	3,40	Brahmi <i>et al.</i> , 2012
	Timimoun, Algeria	2012-2014	93	4,00	0,00	89,00	0,00	0,00	7,00	Loumassine <i>et al.</i> , 2014
	Ghardaïa, Algeria	De oct. 2010 a my. 2011	130	21,63	0,00	78,37	0,00	0,00	0,00	Khechekhouche <i>et al.</i> , 2018
Eupleridae										
<i>Cryptoprocta ferox</i>	Reserve Naturelle Integrale d'Andringitra, Madagascar	Durante 1995	20	69,51	0,00	30,49	0,00	0,00	0,00	Goodman <i>et al.</i> , 1997
	Ankarafantsika National Park, Madagascar	De my. a jul. 1998	20	100	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	Rahajanirina, 2003
	Ankarafantsika National Park, Madagascar	jun.-nov. 2000, mzo. 2001, y jun.-dic. 2001	287	94,00	0,00	6,00	0,00	0,00	0,00	Dollar <i>et al.</i> , 2017

Especie	Lugar	Fecha	N° Fecas	V	P	A	M	F	RV	Cita
<i>Cryptoprocta ferox</i>	Bosque Kirindy, Madagascar	De jun. 1994 a sept. 1996	376	94,00	0,00	1,00	0,00	5,00	0,00	Hawkins y Racey, 2008
<i>Fossa fossana</i>	Parc National de Ranomafana y the Vevembe Forest, Madagascar	1998-2000	64	33,00	0,00	67,00	0,00	0,00	0,00	Goodman <i>et al.</i> , 2003
<i>Mungotictis decemlineata</i>	Bosque Kirindy, Madagascar	De my. a ag. 2013 y De en. a mzo. 2015	63	13,55	0,00	85,95	0,50	0,00	0,00	Rasolofoniaina <i>et al.</i> , 2019
Felidae										
Felinae										
<i>Acinonyx jubatus</i>	Northern Tuli Game Reserve, Botsuana	De sept. 2012 a oct. 2013	35	100	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	Craig <i>et al.</i> , 2017
	Waterberg Plateau Park, Namibia	Durante 2002	47	100	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	Marker <i>et al.</i> , 2010
	Miandasht Wildlife Refuge y Behkadeh No Hunting Area, Iran	De mzo. 2004 a ag. 2009 y De sept. 2007 a ag. 2008	58	74,93	0,00	3,56	0,00	0,00	21,52	Farhadinia <i>et al.</i> , 2012
<i>Caracal caracal</i>	Sariska Tiger Reserve, Rajasthan, India	De en. 1994 a my. 1996	25	72,55	0,00	19,61	0,00	0,00	7,84	Mukherjee <i>et al.</i> , 2004
	Kgalagadi Transfrontier Park, Sudáfrica	De jun. 2000 a jul. 2002	116	70,07	0,00	9,51	0,00	3,87	16,55	Melville <i>et al.</i> , 2004
	Cabo del Sur, Sudáfrica	De my. 2008 a sept. 2010	142	100	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	Brackowski <i>et al.</i> , 2012
<i>Catopuma temminckii</i>	Laohegou Nature Reserve, China	De mzo.–my. y sept.–nov. 2013 y 2014	10	100	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	Xiong <i>et al.</i> , 2017
	Taman Negara National Park, Malasia	De 1999 a 2001	15	100	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	Kawanishi y Sunquist, 2008
	Phu Khieo Wildlife Sanctuary, Tailandia	De febr. 1999 a febr. 2003	21	100	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	Grassman <i>et al.</i> , 2005
	Nam Et-Phou Louey National Protected Area, Laos	De febr. 2010 a mzo. 2012	49	100	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	Kamler <i>et al.</i> , 2020
<i>Felis chaus</i>	Sariska Tiger Reserve, Rajasthan, India	De en. 1994 a my. 1996	69	79,41	0,00	11,27	0,00	0,00	9,31	Mukherjee <i>et al.</i> , 2004

Especie	Lugar	Fecha	N° Fecas	V	P	A	M	F	RV	Cita
<i>Felis chaus</i>	Pench Tiger Reserve, India	De en. 2008 a jun. 2009	85	100	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	Majumder <i>et al.</i> , 2011
<i>Felis margarita</i>	Repetek Biosphere Reserve, Turkmenistán	De 1957 a 1960	182	90,89	0,00	9,11	0,00	0,00	0,00	Heptner y Sludskii, 1972
<i>Felis silvestris</i>	Sierra de Huétor y la Alfaguara Natural Park, España	De febr. 1997 a en. 1998	91	100	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	Gil Sánchez, 1998
	Sierra Nevada National Park, España	De sept. 1999 a jul. 2000	101	93,78	0,00	6,22	0,00	0,00	0,00	Moleón y Gil-Sánchez, 2006
	Centro de la Península Ibérica, España	Durante 1997–1999	239	72,41	0,00	27,59	0,00	0,00	0,00	Malo <i>et al.</i> , 2004
<i>Herpailurus yagouaroundi</i>	Fênix, Brasil	De febr. 2003 a en. 2004	14	91,40	0,00	8,60	0,00	0,00	0,00	Rocha-Mendes <i>et al.</i> , 2010
	Sierra Nanchititla Natural Park, México	De sept. 2009 a mzo. 2012	42	86,93	0,00	10,10	0,00	2,97	0,00	Gómez-Ortiz <i>et al.</i> , 2015
	Santa Catarina, Brasil	De jul. 2006 a jul. 2008	110	88,10	0,00	9,40	0,00	0,00	2,50	Juraszek, 2014
<i>Leopardus colocolo</i>	Auca Mahuida Provincial Reserve, Argentina	De nov. 2002 a en. 2004	17	87,00	0,00	4,30	0,00	0,00	8,70	Palacios <i>et al.</i> , 2012
	Junín National Reserve, Perú	De ag. 2005 a jul. 2006	34	100	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	Fajardo <i>et al.</i> , 2014
	Noroeste de Argentina	en. 1999, jun.–jul. 2001 y De nov. 2003 a nov. 2005	504	97,32	0,00	1,24	0,00	0,00	1,43	Walker <i>et al.</i> , 2007
<i>Leopardus geoffroyi</i>	Auca Mahuida Provincial Reserve, Argentina	De nov. 2002 a en. 2004	92	94,30	0,00	5,10	0,00	0,00	0,60	Palacios <i>et al.</i> , 2012
	Mar Chiquita Biosphere Reserve, Argentina	-	117	99,53	0,00	0,47	0,00	0,00	0,00	Manfredi <i>et al.</i> , 2004
	Campos del Tuyú Wildlife Reserve, Argentina	-	120	83,97	7,05	0,00	0,00	0,00	8,97	Vuillermoz y Sapoznikow, 1998
	Lihué Calel National Park, Argentina	De ag. 2005 a my. 2006	182	100	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	Bisceglia <i>et al.</i> , 2008
	Ernesto Torquist Provincial Park, Argentina	-	184	78,81	0,00	6,87	0,00	0,00	14,33	Manfredi <i>et al.</i> , 2004

Especie	Lugar	Fecha	N° Fecas	V	P	A	M	F	RV	Cita
<i>Leopardus geoffroyi</i>	Lihué Calel National Park, Argentina	De en. a dic. 2008	258	86,90	0,00	13,10	0,00	0,00	0,00	Pereira <i>et al.</i> , 2012
	Torres del Paine National Park, Chile	De mzo. 1988 a febr. 1989	325	100	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	Johnson y Franklin, 1991
<i>Leopardus guigna</i>	Maule, Chile	De oct. 1998 a febr. 2002	17	67,74	0,00	25,81	0,00	0,00	6,45	Correa y Roa, 2005
	Laguna San Rafael National Park, Chile	oct.-dic. 1997, en.-mzo. 1998, oct.-dic. 1998, y en.-mzo. 1999	84	96,89	0,00	1,03	0,00	0,00	2,08	Dunstone <i>et al.</i> , 2002
<i>Leopardus pardalis</i>	Parque Estadual Serra do Mar, Brasil	De en. a dic. 1997	17	100	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	Wang, 2002
	Sierra Nanchititla Natural Park, México	De sept. 2009 a mzo. 2012	21	62,96	0,00	22,23	0,00	14,81	0,00	Gómez-Ortiz <i>et al.</i> , 2015
	Pantanal, Brasil	De dic. 2005 a febr. 2008	46	94,00	0,00	6,00	0,00	0,00	0,00	Bianchi <i>et al.</i> , 2014
	Santa Catarina, Brasil	De jul. 2006 a jul. 2008	46	93,50	0,00	0,00	0,00	0,00	6,50	Juraszek, 2014
	Manú National Park, Perú	De ag. 1982 a febr. 1985	62	89,40	0,00	7,07	0,00	0,00	3,53	Emmons, 1987
	Soberanía National Park y Barro Colorado Nature Monument, Panamá	De 1999 a 2003	239	97,00	0,00	0,00	0,00	0,00	3,00	Moreno <i>et al.</i> , 2006
<i>Leopardus tigrinus</i>	Serra da Capivara National Park, Brasil	De febr. a jul. 1990	17	51,86	0,00	33,33	0,00	0,00	14,81	Olmos, 1993
	Parque Estadual Serra do Mar, Brasil	De en. a dic. 1997	24	100	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	Wang, 2002
	Fênix, Brasil	De febr. 2003 a en. 2004	102	80,10	0,00	17,30	0,00	2,60	0,00	Rocha-Mendes, 2010
	Santa Catarina, Brasil	De jul. 2006 a jul. 2008	226	94,10	0,30	4,40	0,00	0,00	1,20	Juraszek, 2014
<i>Leopardus wiedii</i>	Sierra Nanchititla Natural Park, México	De sept. 2009 a mzo. 2012	16	80,00	0,00	13,33	0,00	6,67	0,00	Gómez-Ortiz <i>et al.</i> , 2015
	Parque Estadual Serra do Mar, Brasil	De en. a dic. 1997	20	100	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	Wang, 2002
	Vale do Rio Doce Natural Reserve y Sooretama Biological Reserve, Brasil	De abr. 1995 a sept. 2000	30	100	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	Bianchi <i>et al.</i> , 2011

Especie	Lugar	Fecha	N° Fecas	V	P	A	M	F	RV	Cita
<i>Leopardus wiedii</i>	Santa Catarina, Brasil	De jul. 2006 a jul. 2008	42	96,40	0,00	1,80	0,00	0,00	1,80	Juraszek, 2014
<i>Leptailurus serval</i>	Drakensberg, Sudáfrica	De my. a ag. 2013	124	93,96	0,00	1,89	0,00	0,00	4,15	Ramesh y Downs, 2015
	Kamberg Nature Reserve, Sudáfrica	Otoño e invierno	211	99,30	0,00	0,70	0,00	0,00	0,00	Bowland y Perrin, 1993
<i>Lynx canadensis</i>	Isla Cape Breton, Canadá	1977-1978	496	100	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	Parker <i>et al.</i> , 1983
<i>Lynx lynx</i>	Notranjska y Kočevskas de Eslovenia y Gorski kotar de Croacia	1993–2010	49	100	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	Krofel <i>et al.</i> , 2011
	Hedmark, Noruega	De 1995 a 1999	193	100	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	Odden <i>et al.</i> , 2006
	Turquía	entre 2010 y 2015	195	100	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	Mengüllüoğlu <i>et al.</i> , 2018
<i>Lynx rufus</i>	Salinas del Peñón Blanco, México	De jun. a nov. 2011	75	97,20	0,00	2,80	0,00	0,00	0,00	Sánchez-González <i>et al.</i> , 2018
	Desierto de Chihuahua, México	2004-2007	143	99,30	0,00	0,70	0,00	0,00	0,00	Harrison, 2010
	Pitiquito, México	De en. a dic. 1998	197	100	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	Aranda <i>et al.</i> , 2002
<i>Otocolobus manul</i>	Dolpa, Nepal	De my. a jul. 2016	1	96,00	0,00	0,00	0,00	0,00	4,00	Werhahn <i>et al.</i> , 2018
	Hustain Nuruu National Park, Mongolia	De jun. 2006 a oct. 2007	146	89,85	0,00	10,15	0,00	0,00	0,00	Ross <i>et al.</i> , 2010
<i>Prionailurus bengalensis</i>	Phu Khieo Wildlife Sanctuary, Tailandia	De jun. 1999 a febr. 2003	53	80,49	0,00	15,37	0,00	0,00	4,14	Grassman <i>et al.</i> , 2005
	Nam Et-Phou Louey National Protected Area, Laos	De febr. 2010 a mzo. 2012	57	100	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	Kamler <i>et al.</i> , 2020
	Laohegou Nature Reserve, China	De mzo.–my. y sept.–nov. 2013 y 2014	93	99,70	0,30	0,00	0,00	0,00	0,00	Xiong <i>et al.</i> , 2017
	Islas Tsushima, Japón	De my. 1986 a ag. 1987	350	59,05	0,47	9,54	0,00	0,00	30,94	Tatara y Doi, 1994
<i>Prionailurus viverrinus</i>	Keoladeo National Park, India	De nov. 1986 a oct. 1987	144	24,76	51,90	8,57	0,00	0,00	14,76	Nayerul Haque y Vijayan, 1993
	Khao Sam Roi Yot National Park, Tailandia	De en. 2009 y jul. 2011	194	56,50	42,10	1,40	0,00	0,00	0,00	Cutter, 2015

Especie	Lugar	Fecha	N° Fecas	V	P	A	M	F	RV	Cita
<i>Profelis aurata</i>	Dzanga-Sangha Special Dense Forest Reserve y Dzanga-Ndoki National Park, República Centroafricana	De my. 1992 a my. 1994	17	89,45	0,00	10,55	0,00	0,00	0,00	Ray y Sunquist, 2001
	Edoro Study Area, República Democrática del Congo	sept.-nov. 1988, y febr., my. y oct.-nov. 1989	60	100	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	Hart <i>et al.</i> , 1996
<i>Puma concolor</i>	Fênix, Brasil	De febr. 2003 a en. 2004	10	88,20	0,00	5,90	0,00	5,90	0,00	Rocha-Mendes <i>et al.</i> , 2010
	Santa Catarina, Brasil	De jul. 2006 a jul. 2008	19	92,30	0,00	7,70	0,00	0,00	0,00	Juraszek, 2014
	Ilanos, Venezuela	De en. 1997 a nov. 1998	42	100	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	Scognamillo <i>et al.</i> , 2003
	Sierra Nanchititla Natural Park, México	De sept. 2009 a mzo. 2012	54	100	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	Gómez-Ortiz <i>et al.</i> , 2015
	Soberanía National Park y Barro Colorado Nature Monument, Panamá	De 1999 a 2003	88	96,70	0,00	0,00	0,00	0,00	3,30	Moreno <i>et al.</i> , 2006
	California, Estados Unidos	1991–1995	252	99,30	0,00	0,70	0,00	0,00	0,00	Villepique <i>et al.</i> , 2011
	Torres del Paine National Park, Chile	De jul. 1983 a en. 1984	705	100	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	Yáñez <i>et al.</i> , 1986
Pantherinae										
<i>Neofelis nebulosa</i>	Phu Khieo Wildlife Sanctuary, Tailandia	De febr. 1999 a febr. 2003	21	100	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	Grassman <i>et al.</i> , 2005
<i>Panthera leo</i>	Savé Valley Conservancy, Zimbabue	-	21	100	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	Mbizah <i>et al.</i> , 2012
	Gir Protected Area, India	De abr. 2002 a dic. 2006	310	100	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	Meena <i>et al.</i> , 2011
<i>Panthera onca</i>	Reserva Florestal da Companhia Vale do Rio Doce, Brasil	De jul. 1993 a jul. 1994	13	83,33	0,00	0,00	0,00	0,00	16,67	Facure y Giaretta, 1996
	Sierra Nanchititla Natural Park, México	De sept. 2009 a mzo. 2012	16	100	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	Gómez-Ortiz <i>et al.</i> , 2015
	Manú National Park, Perú	De ag. 1982 a febr. 1985	25	77,00	0,00	0,00	0,00	0,00	23,00	Emmons, 1987

[illegible]

Especie	Lugar	Fecha	N° Fecas	V	P	A	M	F	RV	Cita
<i>Panthera uncia</i>	Himachal Pradesh, India	De nov. 2001 a my. 2002	95	100	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	Bagchi y Mishra, 2006
Herpestidae										
Herpestinae										
<i>Atilax paludinosus</i>	Postberg Nature Reserve, Sudáfrica	De febr. a jul. 1985	28	38,60	10,96	47,37	3,07	0,00	0,00	MacDonald y Nel, 1986
	Saint Lucia, Sudáfrica	1975-1976	31	16,36	7,48	72,90	0,00	0,00	3,26	Whitfield y Blaber, 1980
	Kenneth Stainbank Nature Reserve, Sudáfrica	De my. 1984 a febr. 1985	34	42,64	2,94	49,34	2,14	2,94	0,00	Baker, 1989
	Kasanka National Park, Zambia	-	40	52,54	2,54	27,97	7,63	0,00	9,32	Stuart y Stuart, 2003
	Dzanga-Sangha Special Dense Forest Reserve y Dzanga-Ndoki National Park, República Centroafricana	De my. 1992 a my. 1994	49	43,06	21,53	32,62	0,00	2,79	0,00	Ray y Sunkuist, 2001
	Dzanga-Sangha Special Dense Forest Reserve y Dzanga-Ndoki National Park, República Centroafricana	De jul. 1992 a dic. 1993	49	29,51	1,77	66,95	0,00	1,77	0,00	Ray, 1997
	Cabo del Norte, Sudáfrica	en., my., jul., ag., oct.- dic.	57	41,17	0,00	45,87	0,00	0,00	12,95	Stuart y Stuart, 1998
	Midlands of KwaZulu-Natal, Sudáfrica	-	77	35,63	5,62	55,63	0,00	0,00	3,12	Rowe-Rowe, 1975
	Great Karoo, Sudáfrica	De abr. 2001 a abr. 2002	92	46,82	0,00	35,45	0,45	0,00	17,27	Stuart y Stuart, 2003
	Andries Vosloo Kudu Nature Reserve, Sudáfrica	De my. 2006 a jun. 2009	133	44,41	10,53	25,66	0,00	0,00	19,40	Linh San <i>et al.</i> , 2020
<i>Bdeogale nigripes</i>	Dzanga-Sangha Special Dense Forest Reserve y Dzanga-Ndoki National Park, República Centroafricana	De my. 1992 a my. 1994	21	40,62	0,00	56,23	0,00	3,15	0,00	Ray y Sunkuist, 2001
<i>Cynictis penicillata</i>	Postberg Nature Reserve, Sudáfrica	De febr. a jul. 1985	50	19,29	0,00	72,86	5,71	0,71	1,43	MacDonald y Nel, 1986

Especie	Lugar	Fecha	Nº Fecas	V	P	A	M	F	RV	Cita
<i>Cynictis penicillata</i>	Beaufort West, Sudáfrica	De my. a dic. 1988	86	8,62	0,00	60,33	0,00	31,05	0,00	Avenant y Nel, 1992
	Cabo del Norte, Sudáfrica	jun.-dic.	325	18,56	0,00	81,44	0,00	0,00	0,00	Stuart y Stuart, 1998
	Postberg Nature Reserve, Sudáfrica	De mzo. 1990 a febr. 1991	332	49,79	0,00	39,24	0,58	10,39	0,00	Avenant y Nel, 1992
	Meyersdal Eco-Estate, Sudáfrica	De mzo. 2015 a mzo. 2016	1300	12,26	0,00	49,43	0,00	0,00	38,31	Cronk y Pillay, 2019
	Nature Estate, Sudáfrica	De mzo. 2015 a mzo. 2016	1300	15,47	0,00	56,46	0,00	0,00	28,07	Cronk y Pillay, 2019
	Ecological Research Centre of the Rand Afrikaans University, Sudáfrica	De my. a oct. 1977	-	10,83	0,00	83,67	0,00	5,50	0,00	Earlé, 1981
<i>Galerella pulverulenta</i>	Postberg Nature Reserve, Sudáfrica	De febr. a jul. 1985	16	20,73	0,00	65,82	11,27	0,00	2,18	MacDonald y Nel, 1986
	Mountain Zebra National Park, Sudáfrica	De ag. a nov. 1979	100	43,00	0,00	47,00	0,00	10,00	0,00	Du Toit, 1980
	Cabo del Norte, Sudáfrica	en., my., jun.-dic.	104	21,74	0,00	75,26	0,00	0,87	2,13	Stuart y Stuart, 1998
	Postberg Nature Reserve, Sudáfrica	De abr. 1988 a febr. 1989	234	71,40	0,00	21,70	2,50	0,00	4,40	Cavallini y Nel, 1990
<i>Galerella sanguinea</i>	Kuruman River Reserve, Sudáfrica	De febr. 2009 a sept. 2010	30	23,76	0,00	55,45	0,00	3,96	16,83	Graw y Manser, 2016
	Telperion Nature Reserve, Sudáfrica	De sept. 2016 a ag. 2017	97	33,17	0,00	53,30	0,00	1,10	12,43	Zemouche, 2018
	Meyersdal Eco-Estate, Sudáfrica	De jun. 2015 a mzo. 2016	1000	35,56	0,00	35,30	0,00	0,00	29,14	Cronk y Pillay, 2019
	Nature Estate, Sudáfrica	De jun. 2015 a mzo. 2016	1000	32,63	0,00	36,51	0,00	0,00	30,86	Cronk y Pillay, 2019
<i>Herpestes ichneumon</i>	Guadiana Valley Natural Park, Portugal	De febr. a mzo. 2015	21	73,53	0,00	20,59	0,00	2,94	2,94	Torres García, 2015
	Villagarcía de la Torre, España	De dic. 2014 a febr. 2015	58	78,30	0,00	15,09	0,00	1,89	4,72	Torres García, 2015
	Groothagelkraal, Sudáfrica	febr. y abr. 1981-1982	105	45,80	2,10	25,40	3,70	5,50	17,50	Stuart, 1983
	Parque Nacional Doñana, España	Decenmber 1986, y De oct. 1987 a jul. 1989	178	83,52	0,00	14,72	1,38	0,38	0,00	Palomares y Delibes, 991
<i>Ichneumia albicauda</i>	Serengeti National Park, Tanzania	1976-1978	24	10,96	0,00	86,30	2,74	0,00	0,00	Waser, 1980

Especie	Lugar	Fecha	N° Fecas	V	P	A	M	F	RV	Cita
<i>Urva edwardsii</i>	Margalla Hills National Park, Pakistán	De ag. 2015 a jul. 2017	53	59,59	0,00	28,29	2,02	0,00	10,10	Hira <i>et al.</i> , 2020
	Pir Lasura National Park, Pakistán	2014-2016	57	64,00	0,00	17,00	2,00	12,00	5,00	Akrim <i>et al.</i> , 2019
<i>Urva javanicus</i>	Potohar Plateau, Pakistán	De jul. 2008 a jun. 2009	30	43,18	0,00	24,76	0,00	16,43	15,63	Mahmood <i>et al.</i> , 2011
	Sialkot, Pakistán	De sept. 2014 a ag. 2015	66	32,18	0,00	41,74	1,74	11,30	13,04	Mahmood y Adil, 2017
	Pir Lasura National Park, Pakistán	2014-2016	69	55,44	0,00	27,22	0,00	8,67	8,66	Akrim <i>et al.</i> , 2019
<i>Urva urva</i>	Taohong, China	1992-1994	112	48,60	0,35	38,46	5,59	3,85	3,15	Wang y Fuller, 2003
	Bosque Fushan, Taiwán	De febr. 1993 a jun. 1994	202	35,25	1,41	56,38	4,74	0,00	2,22	Chuang y Lee, 1997
<i>Xenogale naso</i>	Dzanga-Sangha Special Dense Forest Reserve y Dzanga-Ndoki National Park, República Centroafricana	De my. 1992 a my. 1994	346	42,88	0,17	52,45	0,00	4,50	0,00	Ray y Sunkuist, 2001
	Dzanga-Sangha Special Dense Forest Reserve y Dzanga-Ndoki National Park, República Centroafricana	De jul. 1992 a dic. 1993	346	25,82	0,09	71,66	0,00	2,43	0,00	Ray, 1997
Mungotinae										
<i>Mungos mungo</i>	Queen Elizabeth National Park, Uganda	De my. 1971 a my. 1972	120	2,30	0,00	95,23	0,35	1,06	1,06	Rood, 1975
	Queen Elizabeth National Park, Uganda	De en. a mzo. 1969	-	0,00	0,00	100	0,00	0,00	0,00	Neal, 1970
<i>Suricata suricatta</i>	Mountain Zebra National Park, Sudáfrica	De ag. a nov. 1979	100	37,00	0,00	50,00	0,00	13,00	0,00	Du Toit, 1980
Hyaenidae										
<i>Crocuta crocuta</i>	Serengeti National Park, Tanzania	nov. 1970	42	96,34	0,00	3,66	0,00	0,00	0,00	Kruuk, 1976

Especie	Lugar	Fecha	N° Fecas	V	P	A	M	F	RV	Cita
<i>Crocuta crocuta</i>	Savé Valley Conservancy, Zimbabwe	-	78	100	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	Mbizah <i>et al.</i> , 2012
	Niokolo-Koba National Park, Senegal	De dic. 1995 a jun. 1996	117	93,50	0,70	2,20	0,00	0,00	3,60	Di Silvestre <i>et al.</i> , 2000
	Timbavati Game Reserve,, Sudáfrica	De abr. 1973 a my. 1975	527	100	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	Bearder, 1977
	Kruger National Park, Sudáfrica	De jun. 1982 a sept. 1984	825	99,64	0,00	0,18	0,00	0,00	0,18	Henschel y Skinner, 1990
<i>Hyaena hyaena</i>	Sariska Tiger Reserve, India	De jul. 1988 a dic. 1990	26	88,39	0,00	11,61	0,00	0,00	0,00	Sankar y Jethwa, 2002
	Serengeti National Park, Tanzania	nov. 1970	50	59,28	0,00	28,25	0,00	12,47	0,00	Kruuk, 1976
	Gir National Park y Sanctuary, India	De febr. a jun. de 2006	82	88,57	0,00	1,79	0,00	5,92	3,72	Alam y Khan, 2015
<i>Parahyaena brunnea</i>	Sur costero de Namibia	1976 - 1980	26	81,33	6,26	9,33	0,00	3,08	0,00	Stuart y Shaughnessy, 1984
	Limpopo, Sudáfrica	Estudio durante 6 meses	38	73,37	0,00	1,42	0,00	0,00	25,21	Burgener y Gusset, 2003
	Waterberg Plateau Park, Namibia	De febr. 2004 a nov. 2006	256	95,40	0,00	0,20	0,00	0,00	4,40	Stein <i>et al.</i> , 2013
	Central Kalahari Game Reserve, Botsuana	1974 - 1975	258	52,38	0,00	6,84	0,00	0,00	40,78	Owens y Owens, 1978
	Parc transfrontalier de Kgalagadi, Sudáfrica	De abr. 1972 a sept. 1974	383	62,20	0,00	16,80	0,00	0,00	21,00	Mills y Mills, 1978
Mephitidae										
<i>Conepatus chinga</i>	Estancia San Mateo, Argentina	De nov. 2003 a en. 2007	27	14,30	0,00	64,30	0,00	0,00	21,40	Castillo, 2011
	Auca Mahuida Provincial Reserve, Argentina	De nov. 2002 a en. 2004	71	11,80	0,00	80,10	0,00	0,00	8,10	Palacios <i>et al.</i> , 2012
	Neuquen, Argentina	De ag. 1995 a jul. 1996	99	9,24	0,00	88,62	0,00	0,00	2,14	Donadio <i>et al.</i> , 2004
	Parque Provincial Ernesto Tornquist, Argentina	De dic. 1998 a mzo. 2005	140	12,94	0,00	65,85	3,80	0,00	17,41	Castillo, 2011

Especie	Lugar	Fecha	N° Fecas	V	P	A	M	F	RV	Cita
<i>Conepatus chinga</i>	Santa Cruz, Argentina	De en. a jun. 1999	217	18,56	0,00	73,38	0,00	3,95	4,12	Zapata <i>et al.</i> , 2001
<i>Mephitis mephitis</i>	Ames, Estados Unidos	De sept. a dic. 1936	149	18,68	0,00	50,55	0,00	7,70	23,07	Selko, 1937
	Walum, Estados Unidos	abr.-jul., 1976-78	1248	37,50	0,00	56,25	1,64	4,61	0,00	Greenwood <i>et al.</i> , 1999
<i>Spilogale gracilis</i>	Isla Santa Cruz, Estados Unidos	De en. a nov. 1992	41	37,52	0,00	62,48	0,00	0,00	0,00	Crooks y Van Vuren, 1995
	Isla Santa Cruz, Estados Unidos	De ag. 2003 a sept. 2004	55	15,15	0,00	82,38	0,00	0,00	2,46	Jones <i>et al.</i> , 2008
<i>Spilogale putorius</i>	Ames, Estados Unidos	De sept. a dic. 1936	59	51,03	0,00	30,35	0,00	0,00	18,62	Selko, 1937
	Van Buren, Estados Unidos	De mzo. 1939 a mzo. 1940	834	40,86	0,00	45,28	0,00	10,81	3,05	Crabb, 1941
Mustelidae										
Guloninae										
<i>Eira barbara</i>	-	-	18	55,33	0,00	0,00	0,00	44,67	0,00	Sunquist <i>et al.</i> , 1989
	-	-	31	42,47	0,00	26,48	0,00	31,05	0,00	Konecny, 1989
<i>Gulo gulo</i>	Greater Yellowstone Ecosystem, Estados Unidos	2003–2009	96	100	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	Inman y Packila, 2015
	Finlandia	2004–2006	421	100	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	Koskela <i>et al.</i> , 2013
	British Columbia, Canadá	1994-2002	573	100	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	Lofroth <i>et al.</i> , 2007
<i>Martes americana</i>	Bosque Nacional Sequoiat, Estados Unidos	1994 - 1996	150	55,34	0,00	26,30	0,00	8,77	9,59	Zielinski y Duncan, 2004
	Bosque Nacional Tahoe, Estados Unidos	De jul. 1979 a sept. 1980	300	75,20	3,20	11,00	0,00	10,60	0,00	Zielinski <i>et al.</i> , 1983
	Yukon, Canadá	1979-1981	597	84,41	0,00	3,24	0,00	12,35	0,00	Slough <i>et al.</i> , 1989
	Blue Mountains, Estados Unidos	De en. 1994 a oct. 1997	1014	76,29	0,11	15,38	0,00	5,52	2,70	Bull, 2000
	Glacier National Park, Estados Unidos	De ag. 1952 a jun. 1957	1758	70,03	0,00	10,57	0,15	19,20	0,05	Weckwerth y Hawley, 1962
	Montaña Nan-Hu, Taiwán	De en. 2005 a my. 2006	140	95,49	0,00	3,95	0,00	0,56	0,00	Tsai, 2007
<i>Martes flavigula</i>	Liziping National Nature Reserve, China	De abr. 2016 a abr. 2017	212	73,65	0,00	5,74	0,00	0,00	20,61	Zhu <i>et al.</i> , 2019
	Houhe National Nature Reserve, China	De sept. a nov. 2004 y De abr. 2005 a my. 2006	276	26,89	0,00	29,85	0,82	39,46	2,98	Zhou <i>et al.</i> , 2011
<i>Martes flavigula</i>	Jirisan Nat. Park, Corea del Sur	De en. 2009 a nov. 2011	952	51,10	0,00	13,70	0,00	35,20	0,00	Choi <i>et al.</i> , 2015

Especie	Lugar	Fecha	N° Fecas	V	P	A	M	F	RV	Cita
<i>Martes foina</i>	Valle Aveto, Italia	De febr. 1990 a dic. 1991	63	53,62	0,00	21,71	0,00	21,71	2,96	Martinoli y Preatoni, 1995
	Luxemburgo city, Luxemburgo	De en. 1999 a dic. 1999	112	52,50	0,00	4,45	0,00	43,05	0,00	Baghli <i>et al.</i> , 2002
	La Mandriaal Park, Italia	De en. 1990 a dic. 1991	215	73,56	0,00	4,37	0,00	22,07	0,00	Bertolino y Dore, 1995
	Rogów, Polonia	2001-2004	287	39,10	0,00	22,30	0,00	38,60	0,00	Postuszny <i>et al.</i> , 2007
	Dnipro, ukraine y Nikolayevsk-on-Amur, Rusia	-	296	48,74	0,00	20,69	0,00	30,58	0,00	Heptner y Naumov, 1967
	Wielkopolska, Polonia	De ag. 1969 a jul. 1970	395	33,00	0,00	13,78	0,00	22,60	30,62	Ryszkowski <i>et al.</i> , 1971
	Lac de Grand-Lieu, Francia	De jul. 1989 a dic. 1990	486	68,56	0,00	12,54	0,00	18,90	0,00	Lode, 1994
	Brièreal Natural Park, Francia	De febr. 1990 a nov. 1991	663	71,89	0,00	8,62	0,00	19,49	0,00	Lode, 1994
	Fonó, Hungría	1992-1997	995	47,49	0,13	18,38	0,00	34,00	0,00	Lanszki, 2003
<i>Martes martes</i>	Rogów, Polonia	2001-2004	155	66,30	0,00	14,40	0,00	19,30	0,00	Postuszny <i>et al.</i> , 2007
	Boronka Nature Conservation Area, Hungría	De dic. 1996 a febr. 2001	332	58,64	0,00	22,23	0,00	19,13	0,00	Lanszki <i>et al.</i> , 2007
	Anykščiai, Lituania	De ag. 1999 a oct. 2001	335	56,00	0,00	19,00	0,00	0,00	25,00	Baltrūnaitė, 2002
	Beinn Eighe National Nature Reserve, Escocia, Reino Unido	De mzo. 1956 a febr. 1958	337	63,29	0,00	22,82	0,00	13,89	0,00	Lockie, 1961
	Killarney National Park, Irlanda	febr. y abr.-sept. 2003, abr.-sept. y nov. 2004, en. 2005	387	37,72	0,00	32,27	0,00	30,01	0,00	Lynch y McCann, 2007
	Norte de Bielorrusia	De 1992 a 1998	502	63,56	0,00	17,08	0,13	18,63	0,60	Sidorovich <i>et al.</i> , 2000
	Mallorca, España	De jun. 1992 a my. 1993	726	42,85	0,00	12,99	0,00	44,16	0,00	Clevenger, 1995
	Grimso Wildlife Area, Suecia	De dic. 1988 a abr. 1995	760	59,28	0,42	25,30	0,00	15,00	0,00	Helldin, 2000
<i>Martes martes</i>	Norte de Bielorrusia	1995–2001	1222	61,83	0,00	17,50	0,00	19,50	1,17	Sidorovich <i>et al.</i> , 2005
<i>Martes melampus</i>	Hinode-cho y Akiruno-shi, Japón	De oct.1997 a nov. 1998	168	16,73	0,00	32,45	0,00	47,73	3,09	Nakamura <i>et al.</i> , 2001

Especie	Lugar	Fecha	N° Fecas	V	P	A	M	F	RV	Cita
<i>Martes melampus</i>	Islas Tsushima, Japón	De my. 1986 a ag. 1987	1236	14,44	0,25	30,49	0,96	48,43	5,43	Tataray Doi, 1994
	Kyushu, Japón	De abr. 1997 a dic. 2001	1387	33,78	0,22	42,24	0,00	23,76	0,00	Arai <i>et al.</i> , 2003
<i>Martes zibellina</i>	Turukhansky, Rusia	De jun. a ag. 1992	136	47,47	0,00	9,70	0,00	42,83	0,00	Brzeziński, 1994
	Hokkaido, Japón	1998 - 2002	193	81,10	0,21	11,68	0,00	7,01	0,00	Murakami, 2003
	Montañas Daxinganling, China	De oct. a dic., 1991-1993	221	66,10	0,00	0,00	0,00	33,90	0,00	Buskirk <i>et al.</i> , 1996
<i>Pekania pennantii</i>	Bosque Nacional Sequoiat, Estados Unidos	1994 - 1996	201	63,81	0,00	24,94	0,00	3,97	7,28	Zielinski <i>et al.</i> , 1999
Helictidinae										
<i>Melogale moschata</i>	Huisun Forest Recreation Area, Taiwán	De dic. 1995 a ag. 1998	17	11,70	0,00	88,30	0,00	0,00	0,00	Wu, 1999
	Bosque Fushan, Taiwán	De febr. 1993 a jun. 1994	67	14,43	0,00	82,08	0,51	2,98	0,00	Chuang y Lee, 1997
Ictonychinae										
<i>Galictis cuja</i>	El Pangué, Chile	De en. 1988 a mzo. 1989	21	97,14	0,00	0,00	0,00	2,86	0,00	Ebensperger <i>et al.</i> , 1991
	Osorno, Chile	De abr. a sept. 2011	45	84,00	0,00	16,00	0,00	0,00	0,00	Sade <i>et al.</i> , 2012
	Refugio de Fauna Laguna de Castillos national park, Uruguay	sept. 1999 y en. 2001	69	100	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	Kraus y Rödel, 2004
	Santa Cruz, Argentina	De my. 1999 a febr. 2000	115	95,51	0,00	4,49	0,00	0,00	0,00	Zapata <i>et al.</i> , 2005
	Pilolil y Quilquihue, Argentina	De nov. 1994 a febr. 1995	205	93,05	0,00	6,95	0,00	0,00	0,00	Delibes <i>et al.</i> , 2003
	Aluminé river, Neuquén, Argentina	De oct. 1995 a abr. 1996	-	100	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	Diuk-Wasser y Cassini,, 1998
Lutrinae										
<i>Amblonyx cinereus</i>	Pru Toa Daeng Peat Swamp Forest, Tailandia	De mzo. 2004 a en. 2005	185	16,77	24,19	38,65	20,39	0,00	0,00	Kanchanasaka y Duplaix, 2011
	Tanjung Piandang, Malasia	De abr. 1989 a jun. 1990	328	14,64	44,32	39,35	1,69	0,00	0,00	Foster-Turley, 1992
<i>Aonyx capensis</i>	Groenvlei Lake, Sudáfrica	De mzo. 2001 a febr. 2002	104	14,00	69,00	17,00	0,00	0,00	0,00	Watson y Lang, 2003
	False Bay, Sudáfrica	De sept. 1995 a oct. 1996	204	1,25	49,50	44,75	4,50	0,00	0,00	Somers, 2000
	Betty's Bay, Sudáfrica	De abr. a dic. 1984	234	4,06	35,93	49,33	10,7	0,00	0,00	Verwoerd, 1987
	Kairezi River Protected Area y Nyanga National Park,Zimbabue	De en. a jun. 1993	255	17,50	23,00	59,50	0,00	0,00	0,00	Butle y Du Toit, 1995

Especie	Lugar	Fecha	N° Fecas	V	P	A	M	F	RV	Cita
<i>Aonyx capensis</i>	Eerste River, Sudáfrica	De febr. 1993 a sept. 1996	362	8,90	21,30	68,50	0,00	0,00	1,30	Somers y Nel, 2003
	Lake Tana, Etiopía	De en. 2014 a dic. 2015	440	4,54	60,22	28,08	2,30	0,00	4,86	Andarge <i>et al.</i> , 2017
	Olifants River, Sudáfrica	De abr. 1993 a sept. 1996	824	6,10	25,90	55,40	0,00	0,00	12,60	Somers y Nel, 2003
	Tsitsikamma National Park, Sudáfrica	De en. 1977 a mzo. 1978	1251	0,21	51,91	40,31	7,57	0,00	0,00	Van Der Zee, 1981
<i>Enhydra lutris</i>	Kachemak Bay, Estados Unidos	De mzo. 2008 a abr. 2010	264	0,00	1,00	46,00	53,00	0,00	0,00	Doroff <i>et al.</i> , 2012
	Isla Bering, Rusia	1975 - 1991	2459	0,00	2,52	44,43	53,05	0,00	0,00	Bodkin <i>et al.</i> , 2000
<i>Lontra canadensis</i>	Clarcke, Estados Unidos	De en. a mzo. y De jul. a sept. 1993	214	6,80	41,20	52,00	0,00	0,00	0,00	Noordhuis, 2002
	Islas San Juan, Estados Unidos	De my. a sept. 2008	219	0,00	54,10	27,79	14,70	0,00	3,41	Buzzell <i>et al.</i> , 2014
	Arkansas, Estados Unidos	De abr. 1983 a mzo. 1984	240	2,00	41,25	56,75	0,00	0,00	0,00	Tumilson y Karnes, 1987
	Emiquon National Wildlife Refuge y Emiquon Preserve, Estados Unidos	De my. a sept. 2011	507	0,00	49,48	41,67	0,00	7,81	1,04	Fretueg <i>et al.</i> , 2015
	Utah, Estados Unidos	De febr. 2010 a en. 2012	943	3,91	60,86	32,06	3,17	0,00	0,00	Day <i>et al.</i> , 2015
	Missouri, Estados Unidos	en.-mzo. y jun.-ag. 2001 y 2002	4750	16,51	25,48	58,01	0,00	0,00	0,00	Roberts <i>et al.</i> , 2008
<i>Lontra felina</i>	Isla Guafo, Chile	De en. a mzo. 2012-2013	96	0,00	38,73	60,87	0,40	0,00	0,00	Nuñez Placencia, 2014
	Magallanes, Chile	1982-1983	105	2,12	46,20	33,22	18,46	0,00	0,00	Sielfeld, 1990
	Pucatrihue, Chile	2003-2004	106	0,00	39,17	60,83	0,00	0,00	0,00	Córdova <i>et al.</i> , 2009
	Biobío, Chile	De abr. a my. 2016	131	0,00	16,41	82,05	1,54	0,00	0,00	Poblete <i>et al.</i> , 2019
	Valdivia, Chile	De jun. 1999 a jun. 2000	475	0,00	20,20	78,40	1,40	0,00	0,00	Medina-Vogel <i>et al.</i> , 2004
<i>Lontra longicaudis</i>	Fênix, Brasil	De febr. 2003 a en. 2004	14	0,00	73,70	26,30	0,00	0,00	0,00	Rocha-Mendes <i>et al.</i> , 2010

Especie	Lugar	Fecha	N° Fecas	V	P	A	M	F	RV	Cita
<i>Lontra longicaudis</i>	San Miguel National Park, Uruguay	De ag. 2012 a en. 2013	15	0,00	71,40	28,60	0,00	0,00	0,00	Cravino Mol, 2014
	Estiva Creek, Brasil	De my. 1995 a jun. 1996	64	6,58	60,53	17,76	15,13	0,00	0,00	Colares y Waldemarin, 2000
	Jaú National Park, Brasil	De 2006 a 2008	75	9,30	86,05	4,65	0,00	0,00	0,00	Silva <i>et al.</i> , 2014
	Santiago river canyon, Nayarit - Jalisco, México	De en. 2005 a dic. 2008	82	24,75	40,00	25,79	2,10	0,00	7,36	Del Río Vélez, 2010
	Environmental Protection Area of Anhatomirim, Brasil	De my. a jul. de 2000 y abr. 2001	129	2,60	67,40	28,70	1,30	0,00	0,00	Alarcon y Simões- lopes, 2004
	El Rey National Park, Argentina	ag. 1996 y De ag. a nov. 1997	130	11,39	43,99	43,66	0,96	0,00	0,00	Chemes <i>et al.</i> , 2010
	Ibera Lake, Argentina	nov. 1999 – en. 2000 y jun.–jul. 2000	205	6,60	57,30	21,60	6,00	0,00	8,50	Gori <i>et al.</i> , 2003
	Pueblo Nuevo Municipality, Durango, México	De en. 2012 a dic. 2013	266	7,41	27,91	54,58	1,90	4,79	3,41	Cruz García, 2017
	"Duas Bocas" Biological Reserve, Brasil	De jul. 1986 a jul. 1987	288	5,35	77,95	16,70	0,00	0,00	0,00	Helder-José y Ker de Andrade, 1997
	Alicante River Canyon, Antioquia, Colombia	De jun. 2002 a febr. 2003	463	0,34	83,16	16,50	0,00	0,00	0,00	Arcila Saldarriaga, 2003
<i>Lontra provocax</i>	Betari River, Brasil	De ag. 1993 a dic. 1994	569	15,08	44,38	40,54	0,00	0,00	0,00	Pardini, 1998
	Patagonia, Argentina	De en. a my. 2005 y De en. a febr. 2006	73	0,00	25,00	75,00	0,00	0,00	0,00	Fasola <i>et al.</i> , 2009
	Araucania, Los Rios, y Los Lagoss, Chile	De 1988 a 1992	175	0,25	19,30	78,90	1,55	0,00	0,00	Medina, 1997
	Boroa wetland, Chile	De abr. 2003 a my. 2005	194	7,70	15,50	73,80	3,00	0,00	0,00	Gonzalez Lagos, 2006
	Araucania y Los Rios, Chile	De ag. 2003 a mzo. 2006	196	3,13	18,03	78,56	0,28	0,00	0,00	Rodríguez-Jorquera y Sepúlveda, 2011
	Carlos Anwandter Nature Sanctuary, Chile	Durante 2006	262	5,90	20,76	73,34	0,00	0,00	0,00	Franco <i>et al.</i> , 2013
	Magallanes, Chile	1982-1983	289	2,49	53,67	43,84	0,00	0,00	0,00	Sielfeld, 1989

Especie	Lugar	Fecha	Nº Fecas	V	P	A	M	F	RV	Cita
<i>Lutra lutra</i>	Réservoir Saint-Michel, Francia	De my. 1982 a en. 1986	56	16,70	82,10	1,20	0,00	0,00	0,00	Libois <i>et al.</i> , 1987
	Fiora River, Italia	De ag. a oct. 1982 y De en. a abr. 1983	148	19,00	74,20	6,10	0,00	0,70	0,00	Arcá y Prigioni, 1987
	Marais Poitevin, Francia	De 1982 a 1987	165	14,60	79,27	6,13	0,00	0,00	0,00	Libois y Rosoux, 1991
	Pembrokeshire Coast National Park, uk	De jul. 2007 a jun. 2008	180	7,50	85,30	7,20	0,00	0,00	0,00	Parry <i>et al.</i> , 2011
	Burgos y La Rioja, España	1974 - 1979	367	7,82	56,91	34,73	0,54	0,00	0,00	Callejo y Delibes, 1987
	Bosque de Białowieża, Polonia	1988–19960	396	34,96	35,47	27,91	1,49	0,00	0,17	Jędrzejewska <i>et al.</i> , 2001
	Parque Nacional Doñana, España	1979-1984	598	12,30	52,53	34,37	0,80	0,00	0,00	Adrian y Delibes, 1987
	Beth river, Morocco	De otoño 2009 a Verano 2011	760	27,29	69,48	3,23	0,00	0,00	0,00	Libois <i>et al.</i> , 2015
	Kajetia, Georgia	2006-2007	791	51,10	36,80	8,95	3,15	0,00	0,00	Gorgadze, 2013
	south-eastern Bulgaria	De febr. 2005 a mzo. 2006	1155	18,00	60,85	20,75	0,20	0,20	0,00	Georgiev, 2006
<i>Lutra sumatrana</i>	Upper Savonia, Finlandia	1988-1992	2355	28,59	68,74	2,59	0,07	0,01	0,00	Skarén, 1993
	Pru Toa Daeng Peat Swamp Forest, Tailandia	De mzo. 2004 a en. 2005	300	23,75	72,40	3,85	0,00	0,00	0,00	Kanchanasaka y Duplaix, 2011
<i>Lutrogale perspicillata</i>	Kuala Selangor, Malasia	De ag. 2015 a mzo. 2016	91	6,20	41,09	44,18	8,53	0,00	0,00	Wilson y Namaskari, 2020
	Tanjung Piandang, Malasia	De abr. 1989 a jun. 1990	112	18,95	74,61	5,36	1,08	0,00	0,00	Foster-Turley, 1992
	Keoladeo National Park, India	De nov. 1986 a oct. 1987	152	0,00	90,68	6,21	3,11	0,00	0,00	Nayerul Haque y Vijayan, 1995
<i>Pteronura brasiliensis</i>	Xixuaú Creek, Brasil	my., sept., y oct. 1993, y febr. 1994	37	0,00	100	0,00	0,00	0,00	0,00	Rosas <i>et al.</i> , 1999
	Jaú National Park, Brasil	De 2006 a 2008	82	1,18	96,47	2,35	0,00	0,00	0,00	Silva <i>et al.</i> , 2014
	Uacari Sustainable Development Reserve, Brasil	nov.–dic. 2007, my.–jun. y sept.–nov. 2008	107	0,00	100	0,00	0,00	0,00	0,00	Rosas-Ribeiro <i>et al.</i> , 2012
	Sur de Pantanal, Brasil	De sept. 2008 a jun. 2011	136	1,05	89,30	2,60	7,05	0,00	0,00	Leuchtenberger <i>et al.</i> , 2020

Especie	Lugar	Fecha	Nº Fecas	V	P	A	M	F	RV	Cita
<i>Pteronura brasiliensis</i>	Balbina Dam, Brasil	De 2001 a 2007	254	0,44	99,56	0,00	0,00	0,00	0,00	Cabral <i>et al.</i> , 2010
Melinae										
<i>Arctonyx collaris</i>	Taohong, China	1992-1994	45	70,67	0,00	5,33	22,67	0,00	1,33	Wang y Fuller, 2003
	Houhe National Nature Reserve, China	De febr. 2011 a abr. 2013	735	1,10	0,00	93,38	0,00	5,39	0,13	Zhou <i>et al.</i> , 2015
<i>Meles leucurus</i>	Kazajstán	-	76	60,66	0,00	39,34	0,00	0,00	0,00	Lobachev, 1982
	Buryatia, Rusia	-	115	36,04	0,00	46,70	0,00	1,02	16,24	Smirnov y Noskov, 1977
	Ikh Nart Nature Reserve, Mongolia	De my. a sept. 2006 y 2007	116	31,25	0,00	63,64	0,00	5,11	0,00	Murdoch y Buyandelger, 2010
	Lago Qinghai, China	De oct. 2008 a oct. 2010	162	22,29	0,00	68,45	0,39	8,87	0,00	Li <i>et al.</i> , 2013
	Isla Bolshoy Lyakhovsky, Rusia	my. y sept.-oct. 2006-2009	204	17,02	2,02	45,45	0,00	35,51	0,00	Zagainova y Markov, 2011
	Kazajstán	-	281	19,35	0,00	54,84	0,00	23,87	1,94	Lobachev, 1976
	Kazajstán	-	289	42,02	0,00	53,78	0,00	0,00	4,20	Reimov y Nuriatdinov, 1970
	Tatarstan, Rusia	-	3376	40,11	0,00	47,46	0,00	6,21	6,21	Gorshkov, 1974
<i>Meles meles</i>	Garzaia di Uilenza Nature Reserve, Italia	De mzo. 1988 a mzo. 1989	53	18,82	0,00	40,00	0,00	41,18	0,00	Canova y Rosa, 1994
	Burano lake nature Reserve, Italia	De mzo. 1996 a febr. 1998	69	23,50	0,00	52,50	9,50	14,50	0,00	Del Bove y Isotti, 2001
	Parco naturale Val Troncea, Italia	De mzo. 1990 a oct. 1991	76	12,14	0,00	82,26	0,00	5,60	0,00	Lucherini y Crema, 1995
	Abruzzo National Park, Italia	De mzo. 1997 a my. 1998	109	1,83	0,00	56,12	2,70	39,35	0,00	De Marinis y Asprea, 2001
	Natural Reserve of Lago di Piano, Italia	De jun. 1997 a jul. 1999	118	9,63	0,00	55,97	0,00	34,41	0,00	Boesi y Biancardi, 2002
	Lombard Prealps, Italia	De oct. 1997 a dic. 1999	147	4,78	0,00	43,60	0,70	38,37	12,55	Marassi y Biancardi, 2002

Especie	Lugar	Fecha	Nº Fecas	V	P	A	M	F	RV	Cita
<i>Meles meles</i>	Wielkopolska, Polonia	De ag. a nov. 1969 y mzo. a jul. 1970	155	23,84	0,00	27,80	0,42	13,89	34,05	Ryszkowski <i>et al.</i> , 1971
	Río Po Park, Italia	De en. 2001 a jul. 2003	199	21,19	0,00	63,35	4,72	10,74	0,00	Balestrieri <i>et al.</i> , 2004
	Valle de Aosta, Italia	De mzo. 2003 a oct. 2005	222	14,29	0,00	64,77	0,00	20,94	0,00	Balestrieri <i>et al.</i> , 2009
	Parque Nacional Doñana, España	De sept. 1977 a oct. 1978	530	42,36	0,00	54,36	0,00	3,28	0,00	Martín <i>et al.</i> , 1995
	Parque Nacional Doñana, España	1990-1994	619	37,97	0,00	49,36	0,00	12,67	0,00	Fedriani <i>et al.</i> , 1998
	Norte de Bielorrusia	De 1992 a 1998	642	41,82	0,09	22,92	1,90	18,63	14,65	Sidorovich <i>et al.</i> , 2000
	Montañas Jura, Suiza	De jun. 1994 a my. 1995	1436	6,29	0,00	48,86	0,00	44,85	0,00	Fischer <i>et al.</i> , 2005
Mellivorinae										
<i>Mellivora capensis</i>	Kgalagadi Transfrontier Park, Sudáfrica	De oct. a nov. 1982	38	62,24	0,00	37,76	0,00	0,00	0,00	Kruuk y Mills, 1983
	Atlantic Sahara, Morocco	De abr. 2011 a abr. 2019	125	72,78	0,00	27,22	0,00	0,00	0,00	Gil-Sánchez <i>et al.</i> , 2020
Mustelinae										
<i>Mustela altaica</i>	Saihanwula Nature Reserve, Mongolia	De ag. a dic. 2007	14	73,70	0,00	15,80	0,00	5,30	5,20	Zhang <i>et al.</i> , 2011
	Balkhash, Kazajstán	Verano e invierno (Año desconocido)	131	94,43	2,17	3,40	0,00	0,00	0,00	Heptner y Naumov, 1967
<i>Mustela erminea</i>	León, España	2001-2006	33	50,00	0,00	19,10	0,00	30,90	0,00	Hernández y Zaldúa, 2016
	Fiordland National Park, New Zealand	De oct. 1991 a my. 1992	44	92,45	0,00	7,55	0,00	0,00	0,00	Murphy y Dowding, 1994
	Adamello-Brenta Natural Park, Italia	De my. a oct. 1996 y 1997	734	80,82	0,00	2,48	0,00	16,70	0,00	Martinoli <i>et al.</i> , 2001
	Revingeby, Suecia	De ag. 1973 a mzo. 1977	1402	100	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	Erlinge, 1981

Especie	Lugar	Fecha	Nº Fecas	V	P	A	M	F	RV	Cita
<i>Mustela eversmanii</i>	Volga-Kama Nature Reserve, Rusia	Verano e invierno (Año desconocido)	653	97,37	2,63	0,00	0,00	0,00	0,00	Heptner y Naumov, 1967
	Transbaikal, Rusia	Verano e invierno (Año desconocido)	811	90,92	0,00	9,08	0,00	0,00	0,00	Heptner y Naumov, 1967
<i>Mustela frenata</i>	Lake Manitoba, Canadá	De my. 1977 a dic. 1978	45	100	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	Gamble, 1980
<i>Mustela lutreola</i>	Navarra, España	otoño–invierno De 1992 a 1996	85	61,16	32,23	2,48	0,00	4,13	0,00	Palazón <i>et al.</i> , 2008
	Navarra y La Rioja, España	De 1989 a 1997	103	60,93	31,79	3,31	0,00	3,97	0,00	Palazón <i>et al.</i> , 2004
	Estonia	De 1984 a 1990	234	31,64	46,33	21,19	0,84	0,00	0,00	Maran <i>et al.</i> , 1998
	Haradok, Bielorrusia	De 1998 a 2000	497	82,80	4,55	12,00	0,65	0,00	0,00	Sidorovich, 2001
<i>Mustela nivalis</i>	Skåne, Suecia	De sept. 1972 a nov. 1973	148	100	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	Erlinge, 1975
	Newburgh, Aberdeenshire, Reino Unido	De febr. 1971 a my. 1973	236	100	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	Moors, 1975
	Serras de Aire e Candeeiros Natural Park, Portugal	-	-	96,00	0,00	0,00	0,00	4,00	0,00	Fragoso y Santos-Reis, 2000
<i>Mustela putorius</i>	Ríos Ticino y Adda, Italia	De 1985 a 1988	50	95,24	0,00	0,00	0,00	3,13	1,63	Prigioni y de Marinis, 1995
	Alentejo, Portugal	1999 - 2000	78	48,80	0,00	48,80	0,00	2,40	0,00	Santos <i>et al.</i> , 2009
	Brièreal Natural Park, Francia	De nov. 1990 a abr. 1991	108	97,70	0,00	2,30	0,00	0,00	0,00	Lodé, 1993
	Leimental y La Brévine, Suiza	De 1983 a 1985	255	91,70	0,00	3,10	0,00	5,20	0,00	Weber, 1989
	Haradok, Bielorrusia	De 1998 a 2000	276	95,70	0,10	2,30	1,90	0,00	0,00	Sidorovich, 2001
	Norte de Bielorrusia	De 1992 a 1998	446	93,29	0,93	3,98	0,43	0,82	0,55	Sidorovich, 2000
	Wielkopolska, Polonia	De ag. 2006 a nov. 2008	1078	62,52	0,42	31,92	0,42	0,72	4,00	Malecha y Antczak, 2013
<i>Mustela sibirica</i>	Aoshima, Ehime, Japón	De 1983 a 1985	115	43,81	7,16	44,92	0,00	4,11	0,00	Sasaki y Ono, 1994
	Huisun Forest Recreation Area, Taiwán	De dic. 1995 a ag. 1998	157	38,80	0,00	61,20	0,00	0,00	0,00	Wu, 1999
	Islas Tsushima, Japón	De my. 1986 a ag. 1987	218	49,89	0,00	24,24	0,00	24,58	1,29	Tataray Doi, 1994
	Montaña Nan-Hu, Taiwán	De en. 2005 a my. 2006	227	92,16	0,00	4,85	0,00	2,99	0,00	Tsai, 2007
	Alpine grasslands, Taiwán	-	401	98,90	0,00	1,10	0,00	0,00	0,00	Ma, 1990
<i>Neovison vison</i>	Brièreal Natural Park, Francia	De dic. 1990 a mzo. 1991	84	67,40	31,50	1,10	0,00	0,00	0,00	Lodé, 1993
	Araucania, Rios, y Lagos, Chile	De 1988 a 1992	109	42,60	8,40	49,00	0,00	0,00	0,00	Medina, 1997

Especie	Lugar	Fecha	N° Fecas	V	P	A	M	F	RV	Cita
<i>Neovison vison</i>	Patagonia, Argentina	De en. a my. 2005 y De en. a febr. 2006	164	62,01	12,33	25,66	0,00	0,00	0,00	Fasola <i>et al.</i> , 2009
	Bosque de Białowieża, Polonia	1987–1995	200	69,04	14,94	13,74	1,04	0,00	1,24	Jędrzejewska <i>et al.</i> , 2001
	Estonia	De 1984 a 1990	211	68,15	18,15	12,42	1,28	0,00	0,00	Maran <i>et al.</i> , 1998
	Passo della Fortuna, Italia	De abr. 1998 a abr. 1999	376	46,50	49,00	1,40	3,10	0,00	0,00	Angelici <i>et al.</i> , 2000
	Chelyabinsk Oblast, Rusia	De my. a nov. 2005-2007	894	27,72	12,93	26,98	32,3 7	0,00	0,00	Kiseleva, 2009
	Warta River-Mouth National Park, Polonia	De en. 1996 a mzo. 2004	1633	82,43	14,52	3,05	0,00	0,00	0,00	Zalewski y Bartoszewicz, 2012
Taxidiinae										
<i>Taxidea taxus</i>	Thompson-Nicolaal, Canadá	Primavera y Verano de 1999, 2000 y 2001	15	65,70	4,90	15,60	0,00	0,00	13,80	Hoodicoff, 2003
	Mankota, Hazenmore, Aneroid, y Ponteix, Canadá	De abr. a nov. 2008, De abr. a jul. 2009, y De ag. a nov. 2010	74	80,86	0,00	13,17	0,00	0,00	5,97	Proulx, 2016
	Boone, Iowa, Estados Unidos	De mzo. a dic. 1940	188	79,94	0,00	14,47	0,00	0,00	5,59	Snead y Hendrickson, 1942
Nandiniidae										
<i>Nandinia binotata</i>	Dzanga-Sangha Special Dense Forest Reserve y Dzanga-Ndoki National Park, República Centroafricana	De my. 1992 a my. 1994	8	24,24	0,00	30,30	0,00	45,46	0,00	Ray y Sunquist, 2001
Procyonidae										
<i>Bassaricyon gabbii</i>	Soberanía National Park, Panamá	De dic. 1995 a jul. 1996	8	0,00	0,00	0,00	0,00	100	0,00	Kays, 2000
<i>Bassariscus astutus</i>	Myrtle Creek, Oregon, Estados Unidos	De febr. a nov. 1992	56	20,97	0,00	33,87	0,32	34,84	10,00	Alexander <i>et al.</i> , 1994
	Tepeji del Río de Ocampo y Tepotzotlán, México	De febr. a sept. 2007	67	19,65	0,00	31,20	0,00	49,15	0,00	Castillo-Picazo y García-Collazo, 2019
	Atotonilco el Grande, México	De en. a dic. 1990	98	11,50	0,00	20,84	0,00	45,54	22,12	Nava-Vargas <i>et al.</i> , 1999

Especie	Lugar	Fecha	N° Fecas	V	P	A	M	F	RV	Cita
<i>Bassariscus astutus</i>	Oaxaca, México	De febr. a dic. 2018	139	18,33	0,00	23,06	0,00	57,57	1,04	Cisneros-Moreno y Martínez-Coronel, 2019
	Isla Espíritu Santo, México	jul., sept., y oct. 2015, y my. 2016	167	38,25	0,41	31,08	0,00	30,27	0,00	Sansores Sánchez, 2016
	Puebla, México	De en. a dic. 2017	636	23,93	0,11	27,85	1,28	43,17	3,66	Herrera Flores, 2018
<i>Nasua narica</i>	Sierra Nanchititla Natural Park, México	De sept. 2009 a mzo. 2012	20	19,45	0,00	61,10	0,00	19,45	0,00	Gómez-Ortiz <i>et al.</i> , 2015
	El Imposible National Park, El Salvador	De my. a oct. 2009	40	0,00	0,00	21,34	1,83	53,65	23,18	Estrada Castañeda <i>et al.</i> , 2011
	Barro Colorado, Panamá	De ag. 1989 y nov. 1993	86	0,00	0,00	36,75	0,00	63,25	0,00	Gompper, 1996
	Durango, México	-	87	11,11	0,00	51,52	0,00	37,37	0,00	Delibes <i>et al.</i> , 1989
	Chamela-Cuixmala Biosphere Reserve, México	De ag. 1994 a sept. 1997	130	14,88	0,00	39,07	0,00	46,05	0,00	Valenzuela, 1998
	Costa Rica	-	194	3,00	0,00	50,20	0,00	46,80	0,00	Sáenz, 1994
	Mangabeiras Municipal Park, Brasil	De my. a sept. 2012 y De mzo. a sept. 2013	24	9,44	0,00	51,54	1,22	7,03	30,77	Rodrigues, 2017
	Fênix, Brasil	De febr. 2003 a en. 2004	38	70,00	0,00	15,70	0,00	10,20	4,10	Rocha-Mendes <i>et al.</i> , 2010
	Santa Catarina, Brasil	De jul. 2006 a my. 2008	41	69,70	0,00	6,10	0,00	24,20	0,00	Juraszek, 2014
	Juiz de Fora, Brasil	De en. 2005 a dic. 2006	56	31,13	0,00	41,73	0,00	27,14	0,00	Ferreira <i>et al.</i> , 2013
	Caparaó National Park, Brasil	De my. a sept. 2012 y De mzo. a sept. 2013	75	9,28	0,00	62,52	0,00	3,68	24,52	Rodrigues, 2017
	Pantanal, Brasil	De dic. 2005 a febr. 2008	84	14,40	0,00	46,60	0,40	38,60	0,00	Bianchi <i>et al.</i> , 2014
	Mangabeiras Park, Brasil	De abr. 1995 a mzo. 1998	226	3,01	0,00	52,78	0,84	15,75	27,62	Alves-Costa <i>et al.</i> , 2004
	VIVAT Floresta Ecological Park Project, Brasil	De jul. 2000 a dic. 2001	426	2,64	0,00	17,51	0,19	62,90	16,76	Amaral, 2007
<i>Nasuella olivacea</i>	Biological Reserve of Carpanta, Colombia	en. y my. (Año desconocido)	54	9,32	0,00	66,46	0,00	11,49	12,73	Rodríguez-Bolaños <i>et al.</i> , 2000

Especie	Lugar	Fecha	Nº Fecas	V	P	A	M	F	RV	Cita
<i>Procyon cancrivorus</i>	Grota do Angico Natural Monument, Brasil	De nov. 2012 a nov. 2013	15	14,70	0,00	51,37	0,00	24,76	9,17	Dias y Bocchiglieri, 2015
	San Miguel National Park, Uruguay	De ag. 2012 a en. 2013	22	16,80	45,60	23,00	10,40	4,20	0,00	Cravino Mol, 2014
	Lami Biological Reserve, Brasil	De mzo. a dic. 1995	31	27,00	2,00	18,00	0,00	53,00	0,00	Dos Santos y Hartz, 1999
	Parque Municipal Jacarenema, Brasil	De jun. 2008 a abr. 2009	47	3,75	0,00	54,55	0,00	41,70	0,00	Martinelli y Volpi, 2010
	Paulo Cesar Vinha Park, Brasil	De jun. 2000 a sept. 2002	60	17,06	1,90	32,23	0,47	48,34	0,00	Gatti <i>et al.</i> , 2006
	Isla Torotama, Rio Grande, Brasil	De jul. 2008 a oct. 2009	108	49,29	1,34	19,68	4,09	25,60	0,00	Quintela <i>et al.</i> , 2014
	Mata da Estrada Velha, Rio Grande, Brasil	De en. 2008 a my. 2010	129	25,76	1,32	24,21	13,07	35,64	0,00	Quintela <i>et al.</i> , 2014
	Itapuã Park, Brasil	De en. a dic. 2002	203	13,17	2,21	41,22	0,00	43,40	0,00	Pellanda <i>et al.</i> , 2010
<i>Procyon lotor</i>	Swan Creek Wildlife Experiment Station, Michigan, Estados Unidos	De 1937 a 1940	121	14,13	0,00	14,13	0,00	71,74	0,00	Stuewer, 1943
	Oeste de Polonia	2005-2006	150	43,00	11,00	35,00	7,00	4,00	0,00	Bartoszewicz <i>et al.</i> , 2008
	Jamaica Bay Wildlife Refuge, Estados Unidos	De jun. 2006 a jun. 2007	161	10,50	4,77	39,14	9,55	15,04	21,00	Rulison <i>et al.</i> , 2012
	Experimental Farm of Canadá Department of Agriculture, Lennoxville, Canadá	De jul. a oct. 1978 y De my. a ag. 1979	182	5,70	0,00	23,28	0,30	60,55	10,17	Rivest y Bergeron, 1981
	Tenacatita, Jalisco, México	De mzo. 1994 a dic. 1995	260	12,46	5,06	37,36	2,96	42,16	0,00	Guerrero <i>et al.</i> , 2000
	Isla St. Catherines, Georgia, Estados Unidos	De en. a ag. 1975 y en. 1976	627	1,06	1,39	65,85	3,22	9,71	18,77	Harman y Stains, 1979
Ursidae										
Ailuropodinae										
<i>Ailuropoda melanoleuca</i>	Reserva Natulal Yele, China	De en. a dic. (Año desconocido)	300	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	100	Wei <i>et al.</i> , 1999
	Reserva Natulal Tangjiahe, China	1983-1985	333	0,30	0,00	0,00	0,00	0,00	99,70	Schaller <i>et al.</i> , 1989

Especie	Lugar	Fecha	N° Fecas	V	P	A	M	F	RV	Cita
Tremarctinae										
<i>Tremarctos ornatus</i>	Apolobamba y Madidi, Bolivia	De ag. 2000 a jul. 2004	45	6,25	0,00	0,00	0,00	55,00	38,75	Ríos-Uzeda <i>et al.</i> , 2009
	Andes Peruanos, Perú	De en. a dic. 2001-2008	62	1,40	0,00	1,40	0,00	39,90	57,30	Figueroa, 2013
	Provincia de Napo, Ecuador	De en. a dic. 2000	65	0,00	0,00	6,56	0,00	29,51	63,93	Troya <i>et al.</i> , 2004
	Cordillera Apolobamba, Bolivia	De jul. a oct. 1998 y De abr. a jun. 1999	66	8,90	0,00	0,00	0,00	35,20	55,90	Rivadeneira-Canedo, 2008
	Andes Peruanos, Perú	De ag. 1977 a ag. 1979	118	3,30	0,00	0,80	0,00	71,20	24,70	Peyton, 1980
	Merida, Trujillo, y Laras, Venezuela	De febr. 1986 a ag. 1989	147	13,66	0,00	1,10	0,00	26,77	58,47	Goldstein Aizman, 1990
	Parque Nacional Natural Tamá, Colombia	De jun. 2012 a my. 2015	148	6,08	0,00	6,08	0,00	0,00	87,84	Cáceres-Martínez <i>et al.</i> , 2020
Ursinae										
<i>Helarctos malayanus</i>	Reserva Forestal Ulu Segama, Sabah, Malasia	De my. 1998 a dic. 2000	56	11,86	0,00	57,84	0,00	30,31	0,00	Wong, 2002
	Parque Nacional de Namdapha, India	De ag. 2008 a nov. 2010	85	1,40	0,00	43,70	0,00	54,90	0,00	Sethy y Chauhan, 2018
	Sungai Wain Protection Forest, Kalimantan, Indonesia	De oct. 1997 a jul. 2002	1209	0,00	0,00	49,95	0,00	50,05	0,00	Fredriksson <i>et al.</i> , 2006
<i>Melursus ursinus</i>	Parque Nacional Kanha, India	-	92	0,00	0,00	38,00	0,00	62,00	0,00	Schaller, 1967
	Parque Nacional Mudumalai, India	De en. a my. 2009	93	2,20	0,00	54,70	0,00	42,00	1,10	Ramesh, 2009
	Kalakkad Mundanthurai Tiger Reserve, India	De dic. 1990 a mzo. 1991	111	0,00	0,00	81,94	0,00	15,05	3,01	Gokula, 1995
	Chitwan National Park, Nepal	De dic. 1973 a nov. 1975	139	0,00	0,00	55,22	0,00	44,78	0,00	Laurie y Seidensticker, 1977
	Bandhavgarh Tiger Reserve, India	2017 - 2018	212	0,00	0,00	58,84	0,00	41,16	0,00	Rather <i>et al.</i> , 2020
	Mudumalai Wildlife Sanctuary, India	De mzo. 1990 a febr. 1991	567	0,08	0,00	55,70	0,00	38,96	5,26	Baskaran <i>et al.</i> , 1997
	North Bilaspur Forest, India	De my. 1998 a dic. 2000	568	0,30	0,00	59,73	0,00	39,97	0,00	Bargali, 2004

Especie	Lugar	Fecha	N° Fecas	V	P	A	M	F	RV	Cita
<i>Ursus americanus</i>	Alaska, Estados Unidos	De my. a oct. 1964–1965	44	9,04	0,00	6,28	0,00	32,49	52,19	Hatler, 1967
	Highlands y Glades, Florida, Estados Unidos	De my. 2004 a abr. 2006	166	4,84	0,00	40,57	0,00	39,17	15,42	Murphy <i>et al.</i> , 2017
	Sierra de Picachos, Nuevo León, México	De dic. 2004 a nov. 2005	169	0,70	0,00	16,10	0,00	62,13	21,07	Juárez-Casillas y Varas, 2013
	Tensas River Basin, Estados Unidos	De jun. 2002 a ag. 2004	183	5,33	0,00	20,89	0,00	59,66	14,12	Benson y Chamberlain, 2006
	Rocky Mountain Front, Montana, Estados Unidos	De 1980 a 1987	276	9,13	0,00	21,67	0,00	13,12	56,08	Aune, 1994
	British Columbia, Canadá	1988 - 1992	313	5,08	0,00	8,37	0,00	44,35	42,20	McLellan, 2011
	Yosemite National Park, Estados Unidos	De jul. a nov. 2001 y De mzo. a nov. 2002	500	5,85	0,00	13,89	0,00	54,07	26,19	Greenleaf <i>et al.</i> , 2009
	Great Lakes-St. Lawrence Ecotonal Forest, Canadá	De my. a ag. 2013-2015	503	9,94	0,00	0,00	0,00	0,00	90,06	Popp <i>et al.</i> , 2018
	Chapleau Crown Game Preserve, Canadá	De my. a oct. 1990–1992	1023	4,07	0,00	28,60	0,00	40,36	26,97	Romain <i>et al.</i> , 2013
	Yosemite National Park, Estados Unidos	1974 - 1978	1404	5,99	0,00	19,76	0,00	23,35	50,90	Grabe y White, 1983
<i>Ursus arctos</i>	Yellowstone National Park, Estados Unidos	De jun. a nov. 1975 y De my. a nov. 1976	40	3,45	0,00	6,47	0,00	0,00	90,08	Graham, 1978
	Mustang, Nepal	oct.-nov. 2009, mzo.-abr. 2010, jul.-oct. 2010, y jun. 2011	56	95,70	0,00	0,30	0,00	0,00	4,00	Aryal <i>et al.</i> , 2012
	Plitvice Lakes National Park, Croacia	De 1984 a 1986	95	2,29	0,00	12,00	0,00	52,57	33,14	Cicnjak <i>et al.</i> , 1987
	Nord-Trøndelag, Noruega	1987-1988 y 1993-1995	118	21,72	0,00	23,54	0,00	15,47	39,27	Dahle <i>et al.</i> , 1998
	Península Shiretoko, Hokkaido, Japón	1980 - 1984	128	1,47	0,61	7,55	0,30	18,08	71,99	Ohdachi y Aoi, 1987
	South Fork of the Flathead River, Montana, Estados Unidos	De 1976 a 1979	140	9,53	0,00	10,09	0,00	24,50	55,89	Mace y Jonkel, 1986
	Lääne-Viru, Ida-Viru, y Jõgeva, Estonia	Durante 2003-2004	142	7,27	0,00	23,28	0,00	21,13	48,32	Vulla <i>et al.</i> , 2009

Especie	Lugar	Fecha	Nº Fecas	V	P	A	M	F	RV	Cita
<i>Ursus arctos</i>	Jämtland, Suecia	1987-1988 y 1993-1995	148	17,75	0,00	23,26	0,00	23,38	35,61	Dahle <i>et al.</i> , 1998
	Ivvavik National Park, Yukon, Canadá	1993 - 1995	176	8,54	0,00	1,22	0,00	21,95	68,29	MacHutchon y Wellwood, 2003
	Pasvik Valley, Noruega	1978-1982	220	27,41	0,00	17,03	0,00	28,77	26,79	Persson <i>et al.</i> , 2001
	Mission Mountains, Montana, Estados Unidos	De 1976 a 1979	293	6,11	0,00	20,50	0,00	20,19	53,21	Mace y Jonkel, 1986
	North Fork of the Flathead River, Montana, Estados Unidos	De 1976 a 1979	306	5,41	0,00	11,35	0,00	26,49	56,76	Mace y Jonkel, 1986
	Montañas Pindo, Grecia	De nov. 2002 a nov. 2004	360	4,85	0,00	13,25	0,07	19,58	62,25	Paralikidis <i>et al.</i> , 2010
	East Front, Montana, Estados Unidos	De 1976 a 1979	417	8,90	0,00	13,70	0,00	31,51	45,89	Mace y Jonkel, 1986
	Norte de Bielorrusia	De 1992 a 1998	429	23,33	0,12	20,81	0,00	23,75	31,99	Sidorovich <i>et al.</i> , 2000
	Dalarna y Gävleborg, Suecia	1994–1996 y 2000–2001	527	10,07	0,00	30,76	0,00	20,23	38,94	Stenset <i>et al.</i> , 2016
	Yellowstone National Park, Estados Unidos	De abr. a oct. 1973-1974	615	9,36	4,87	1,96	0,00	11,37	72,44	Mealey, 1975
	Riaño National Hunting Reserve, España	De nov. 1983 a sept. 1988	929	13,09	0,00	5,65	0,00	39,41	41,85	Clevenger <i>et al.</i> , 1992
	British Columbia, Canadá	1979 - 1992	1051	10,68	0,00	3,28	0,00	43,02	43,02	McLellan, 2011
	Rocky Mountain Front, Montana, Estados Unidos	De 1980 a 1987	1094	12,62	0,00	15,95	0,00	14,77	56,66	Aune, 1994
<i>Ursus maritimus</i>	Svalbard, Noruega	2003–2010	119	68,81	0,00	0,00	0,00	0,00	31,19	Iversen <i>et al.</i> , 2013
	Oeste de la Baía Hudson, Canadá	2006 - 2008	642	28,59	0,16	0,30	0,30	4,26	66,39	Gormezano y Rockwell, 2013
<i>Ursus thibetanus</i>	Wolong National Nature Reserve, China	De abr. a sept. 1985 - 1987	41	0,00	0,00	0,00	0,00	33,64	66,36	Reid <i>et al.</i> , 1991
	Tangjiahe National Nature Reserve, China	De mzo. a oct. 1985 - 1987	45	4,52	0,00	2,96	0,00	32,21	60,31	Reid <i>et al.</i> , 1991
	Gifu, Japón	De 1973 a 1977	57	0,00	0,00	8,60	0,00	33,21	58,19	Nozaki <i>et al.</i> , 1983
	Dhorpatan Reserve, Nepal	jun.-jul. y oct.-nov. 2016	73	0,00	0,00	6,23	0,00	15,98	77,79	Panthi <i>et al.</i> , 2019

Especie	Lugar	Fecha	Nº Fecas	V	P	A	M	F	RV	Cita
<i>Ursus thibetanus</i>	Hormozgan, Iran	De mzo. 2010 a febr. 2011	80	9,93	0,00	19,86	0,00	55,32	14,89	Ghadirian <i>et al.</i> , 2017
	Kailash Sacred Landscape, Nepal	jun.-jul. y oct.-nov. 2016	136	0,00	0,00	0,00	0,00	35,81	64,19	Panthi <i>et al.</i> , 2019
	Montañas Chichibu, Japón	De abr. a dic. 1993-1994	193	2,10	0,00	14,93	0,00	46,25	36,72	Hashimoto, 2002
	Nagano, Japón	De sept. 1995 a nov. 1999	408	10,01	0,00	8,81	0,00	14,00	67,18	Huygens <i>et al.</i> , 2003
	Yushan National Park, Taiwán	De ag. 1998 a dic. 2000	693	18,15	0,00	0,91	0,00	80,94	0,00	Hwang <i>et al.</i> , 2002
Viverridae										
Genettinae										
<i>Genetta genetta</i>	Cabo del Norte, Sudáfrica	en., my., jun.-ag., nov.-dic.	52	47,96	0,00	52,04	0,00	0,00	0,00	Stuart y Stuart, 1998
	Sierra de Huétor y la Alfaguara Natural Park, España	De febr. 1997 a en. 1998	99	93,78	0,00	6,22	0,00	0,00	0,00	Gil Sánchez, 1998
	Galachos Nature Reserve, España	De jul. 2004 a jun. 2005	135	42,23	0,00	31,11	0,37	11,48	14,81	Sánchez <i>et al.</i> , 2008
	Cuenca Alta del Manzanaresal Park, España	De en. a dic. (Año desconocido)	186	71,82	0,00	24,06	0,00	4,11	0,00	Virgós <i>et al.</i> , 1996
	Lac de Grand-Lieu, Francia	De en. 1988 a mzo. 1989	276	90,90	0,00	7,60	0,00	1,50	0,00	Lodé <i>et al.</i> , 1991
	Ait Zellal y El Kala National Park, Argelia	febr., mzo., abr., nov., y dic. (Año desconocido)	280	39,00	0,00	27,90	0,00	33,10	0,00	Djerroudi y Sait, 2016
	Mallorca, España	De jun. 1992 a my. 1993	331	67,48	0,00	10,41	0,00	22,12	0,00	Clevenger, 1995
	Djurdjura National Park, Algeria	De jul. 2007 a jul. 2008	360	42,08	0,00	34,02	4,27	9,11	10,52	Amroun <i>et al.</i> , 2014
	Ibiza, España	De jun. 1992 a my. 1993	560	72,63	0,00	6,00	0,00	21,37	0,00	Clevenger, 1995
	Sintra-Cascais Natural Park, Portugal	De nov. 1994 a sept. 1995	588	72,90	0,00	15,32	1,45	8,72	1,61	Rosalino y Santos-Reis, 2002
	Ognon valley, Francia	De jun. 1989 a my. 1990	600	89,80	0,00	7,30	0,00	0,00	2,90	Le Jacques y Lode, 1994
	Cabrera, España	De jun. 1992 a my. 1993	622	73,81	0,00	10,51	0,00	15,68	0,00	Clevenger, 1995
	Navarra, España	De en. 1992 a mzo. 1996	1620	56,53	5,40	17,09	0,02	20,96	0,00	Palazón y Rafart, 2010
	Kasanka National Park, Zambia	-	18	58,70	0,00	26,09	0,00	0,00	15,22	Stuart y Stuart, 2003
	Telperion Nature Reserve, Sudáfrica	De sept. 2016 a ag. 2017	196	41,46	0,00	38,86	0,00	3,98	15,70	Zemouche, 2018

Especie	Lugar	Fecha	Nº Fecas	V	P	A	M	F	RV	Cita
<i>Genetta servalina</i>	Dzanga-Sangha Special Dense Forest Reserve y Dzanga-Ndoki National Park, República Centroafricana	De my. 1992 a my. 1994	35	56,65	0,00	41,66	0,00	1,69	0,00	Ray y Sunquist, 2001
<i>Genetta tigrina</i>	Dwesa Nature Reserve, Sudáfrica	De oct. 2003 a my. 2004	372	18,09	0,28	50,08	0,33	7,08	24,14	Roberts <i>et al.</i> , 2007
	Durban, KwaZulu-Natal, Sudáfrica	De jun. 2012 a jun. 2013	591	40,44	0,00	45,24	0,00	0,00	14,32	Widdows y Downs, 2015
Paradoxurinae										
<i>Arctictis binturong</i>	Danum Valley Conservation Area, Sabah, Malasia	ag. 2013	20	0,00	0,00	0,00	0,00	100	0,00	Nakabayashi, 2015
<i>Paguma larvata</i>	Taohong, China	1992-1994	37	15,71	0,00	11,43	0,00	71,43	1,43	Wang y Fuller, 2003
	Houhe National Nature Reserve, Heilongjiang, China	jul.–nov. 2004 y abr. 2005–my. 2006	1023	27,70	0,00	16,22	2,10	46,62	7,36	Zhou <i>et al.</i> , 2008
<i>Paradoxurus hermaphroditus</i>	Danum Valley Conservation Area, Sabah, Malasia	De jun. a sept. 2012 y De dic. 2012 a en. 2013	44	0,00	0,00	6,80	0,00	93,20	0,00	Nakabayashi, 2015
	Trivandrum, India	De oct. 2000 a sept. 2001	75	9,50	0,00	8,00	0,00	82,50	0,00	Krishnakumar y Balakrishnan, 2003
	Sakaerat Biosphere Reserve, Tailandia	De en. a dic. 2008	162	46,88	0,00	12,50	0,00	31,77	8,85	Aroon <i>et al.</i> , 2012
	Singapur	De ag. 2010 a mzo. 2011	262	7,00	0,00	22,70	5,90	57,40	7,00	Kwan, 2011
	Hlawga Park, Birmania	De sept. 2000 a oct. 2002	2373	1,68	0,00	9,58	0,00	88,75	0,00	Su y Sale, 2007
Viverrinae										
<i>Civettictis civetta</i>	Dzanga-Sangha Special Dense Forest Reserve y Dzanga-Ndoki National Park, República Centroafricana	De my. 1992 a my. 1994	30	17,72	0,00	46,80	0,00	35,48	0,00	Ray y Sunquist, 2001
	Limu Seka, Etiopía	De dic. 2012 a mzo. 2013 y De jul. a oct. 2013	382	40,80	0,00	27,48	0,00	31,72	0,00	Habtmu <i>et al.</i> , 2017
	Nech Sar National Park, Etiopía	De ag. 2012 a en. 2013	578	17,74	0,00	23,10	5,66	50,07	3,43	Mullu y Balakrishnan, 2014

Especie	Lugar	Fecha	N° Fecas	V	P	A	M	F	RV	Cita
<i>Civettictis civetta</i>	Menagesha–Suba forest, Etiopía	De ag. 2005 a mzo. 2006	591	27,96	0,00	21,37	0,00	36,59	14,08	Bekele <i>et al.</i> , 2008
	Moyo Conservation Area y Mapesu Nature Reserve, Sudáfrica	De febr. a jun. 2014	4934	7,50	0,00	64,50	0,00	26,60	1,40	Amiard <i>et al.</i> , 2015
	Mogalakwena Game Reserves, Sudáfrica	De febr. a jun. 2014	10575	3,94	0,00	31,29	0,00	62,22	2,55	Amiard <i>et al.</i> , 2015
	Jimma, Etiopía	De ag. 2005 a febr. 2006	-	14,29	0,00	20,86	6,20	58,65	0,00	Daniel <i>et al.</i> , 2008
<i>Viverra zangon</i>	Sabah, Borneo	De oct. 1995 a my. 1997	58	6,56	0,00	70,96	0,00	16,22	6,26	Colon y Sugau, 2012
<i>Viverra zibetha</i>	Surat-Thani, Tailandia	De en. 1998 a abr. 1999	158	35,00	1,70	32,00	0,00	21,70	9,60	Kanchanasakha, 2000
<i>Viverricula indica</i>	Taohong, China	1992-1994	44	61,73	0,00	22,22	0,00	7,41	8,64	Wang y Fuller, 2003
	Hlawga Park, Birmania	De sept. 2000 a oct. 2002	124	25,33	0,00	66,44	0,00	8,24	0,00	Su y Sale, 2007
	Bosque Fushan, Taiwán	De febr. 1993 a jun. 1994	154	24,11	0,32	56,28	0,65	18,64	0,00	Chuang y Lee, 1997

Bibliografía apéndice 3.1

- Adrian, M.I., Delibes, M., 1987. Food habits of the otter (*Lutra lutra*) in two habitats of the Doñana National Park, SW Spain. *J. Zool.* 212, 399–406. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1987.tb02911.x>
- Akrim, F., Mahmood, T., Nadeem, M.S., Dhendup, T., Fatima, H. and Andleeb, S. 2019. Diet composition and niche overlap of two sympatric carnivores: Asiatic jackal *Canis aureus* and Kashmir hill fox *Vulpes vulpesgriffithii*, inhabiting Pir Lasura National Park, northeastern Himalayan region, Pakistan. *Wildlife Biology* 2019.
- Akrim, F., Mahmood, T., Nadeem, M.S., Qasim, S., Andleeb, S., Fatima, H., 2019. Distribution, dietary breadth and niche overlap between two sympatric mongoose species inhabiting Pir Lasura National Park, Azad Jammu and Kashmir, Pakistan. *Pak. J. Zool.* 51, 1489–1496. <https://doi.org/10.17582/journal.pjz/2019.51.4.1497.1507>
- Alam, M.S., Khan, J.A., 2015. Food habits of striped hyena (*Hyaena hyaena*) in a semi-arid conservation area of India. *J. Arid Land* 7, 860–866. <https://doi.org/10.1007/s40333-015-0007-2>
- Alarcon, G. G., and P. C. Simões-lopess. 2004. The neotropical otter *Lontra longicaudis* feeding habits in a marine coastal area, Southern Brazil. *Iucn Otter Spec. Gr. Bull.* 21:24–30.
- Alexander, L.F., Verts, B.J., Farrell, T.P., 1994. Diet of ringtails (*Bassariscus astutus*) in Oregon. Northwest. *Nat.* 75, 97–101. <https://doi.org/10.2307/3536831>
- Alves-Costa, C. P., G. A. B. Da Fonseca, and C. Christófaros. 2004. Variation in the diet of the brown-nosed coati (*Nasua nasua*) in southeastern Brazil. *J. Mammal.* 85:478–482.
- Amaral, C., 2007. Dieta de duas espécies carnívoras simpátricas (graxaim-do-mato *Cercopithecus thous* (Linnaeus, 1766) e quati *Nasua nasua* (Linnaeus, 1766) nos municípios de Tijucas do Sul e Agudos do Sul, estado do Paraná. Universidade Federal do Paraná.
- Amiard, P.J., Kruger, C. V. and Mullers, R.H.E. 2015. The diet of African civet *Civettictis civetta* in two vegetation types of the Savannah biome in South Africa. *Small Carnivore Conservation* 52 & 53: 4–12.
- Amroun, M., Bensidhoum, M., Delattre, P., Gaubert, P., 2014. Feeding habits of the common genet (*Genetta genetta*) in the area of Djurdjura, north of Algeria. *Mammalia* 78, 35–43. <https://doi.org/10.1515/mammalia-2012-0111>
- Andarge, E., Wube, T., Balakrishnan, M., 2017. Diet analysis of the African clawless otter (*Aonyx capensis*) in and around Lake Tana. *J. Ecol. Nat. Environ.* 9, 53–61. <https://doi.org/10.5897/JENE2016.0608>
- Andheria, A. P., K. U. Karanth, and N. S. Kumar. 2007. Diet and prey profiles of three sympatric large carnivores in Bandipur Tiger Reserve, India. *J. Zool.* 273:169–175.
- Angelici, F.M., Luiselli, L., Rugiero, L., 2000. First note of dietary habits of American mink *Mustela vison* in Italy. *Mammalia* 64, 253–257.
- Aragona, M. and Setz, E.Z.F. 2001. Diet of the maned wolf, *Chrysocyon brachyurus* (Mammalia: Canidae), during wet and dry seasons at Ibitipoca State Park, Brazil. *Journal of Zoology* 254: 131–136.
- Arai, S., T. Adachi, Y. Kuwahara, and K. Yoshida. 2003. Food habit of the Japanese marten (*Martes melampus*) at Kuju Highland in Kyushu, Japan. *Mamm. Sci.* 43:19–28.
- Aranda, M., O. Rosas, J. de J. Ríos, and N. García. 2002. Análisis comparativo de la alimentación del gato montés (*Lynx rufus*) en dos diferentes ambientes de México. *Acta Zool. Mex.* 87:99–109.
- Arcá, G., Prigioni, C., 1987. Food of the otter on the Fiora River (Central Italy). *Acta Theriol. (Warsz.)* 32, 134–140. <https://doi.org/10.4098/AT.arch.87-12>
- Arcila Saldarriaga, D.A., 2003. Distribución, uso de microhábitats y dieta de la nutria neotropical *Lontra longicaudis* (Olfers, 1818) en el cañón del río Alicante, Antioquia, Colombia. Universidad de Antioquia.
- Arnaud, G. and Acevedo, M. 1990. Hábitos alimenticios de la zorra gris *Urocyon cinereoargenteus* (Carnivora: Canidae) en la región meridional de Baja California, México. *Rev. Biol. Trop* 38: 497–500.
- Aroon, S., Artchawakom, T., Hill, J.G., Thanee, N., 2012. Seasonal variation in the diet of common Palm Civet (*Paradoxurus hermaphroditus*) at Sakaerat Biosphere Reserve, Thailand, in: 8th International Conference “ASIAN Community Knowledge Networks for the Economy, Society, Culture, and Environmental Stability.” pp. 191–199.

- Aryal, A., Hopkins, J.B., Raubenheimer, D., Ji, W., Brunton, D., 2012. Distribution and diet of brown bears in the upper Mustang Region, Nepal. *Ursus* 23, 231–236. <https://doi.org/10.2192/URSUS-D-11-00015.1>
- Aryal, A., Panthi, S., Barraclough, R.K., Bencini, R., Adhikari, B., Ji, W. and Raubenheimer, D. 2015. Habitat selection and feeding ecology of dhole (*Cuon alpinus*) in the Himalayas. *Journal of Mammalogy* 96: 47–53.
- Ashenafi, Z.T., Coulson, T., Sillero-Zubiri, C. and Leader-Williams, N. 2005. Behaviour and ecology of the Ethiopian wolf (*Canis simensis*) in a human-dominated landscape outside protected areas. *Animal Conservation* 8: 113–121.
- Atkinson, R.P.D., Macdonald, D.W. and Kamizola, R. 2002. Dietary opportunism in side-striped jackals *Canis adustus* Sundevall. *Journal of Zoology* 257: S0952836902000729.
- Aune, K.E., 1994. Comparative ecology of black and grizzly bears on the Rocky Mountain Front, Montana. *Bears their Biol. Manag.* 9, 365–374.
- Avenant, N.L., Nel, J.A.J., 1992. Comparison of the diet of the yellow mongoose in a coastal and a Karoo area. *South African J. Wildl. Res.* 22, 89–93.
- Bagchi, S., and C. Mishra. 2006. Living with large carnivores: predation on livestock by the snow leopard (*Uncia uncia*). *J. Zool.* 268:217–224.
- Baghli, A., E. Engel, and R. Verhagen. 2002. Feeding habits and trophic niche overlap of two sympatric Mustelidae, the polecat *Mustela putorius* and the beech marten *Martes foina*. *Z. Jagdwiss.* 48:217–225.
- Baker, C.M., 1989. Feeding habits of the water mongoose (*Atilax paludinosus*). *Zeitschrift für Säugetierkd.* 54, 31–39.
- Balestrieri, A., Remonti, L., Prigioni, C., 2004. Diet of the Eurasian badger (*Meles meles*) in an agricultural riverine habitat (NW Italy). *Hystrix* 15, 3–12. <https://doi.org/10.4404/hystrix-15.2-4332>
- Balestrieri, A., Remonti, L., Prigioni, C., 2005. Local feeding specialization of the red fox (*Vulpes vulpes*) in response to eastern cottontail (*Sylvilagus floridanus*) introduction (NW Italy). *Hystrix* 16, 113–126. <https://doi.org/10.4404/hystrix-16.2-4349>
- Balestrieri, A., Remonti, L., Prigioni, C., 2009. Exploitation of food resources by the Eurasian Badger (*Meles meles*) at the altitudinal limit of its Alpine range (NW Italy). *Zoolog. Sci.* 26, 821–827. <https://doi.org/10.2108/zsj.26.821>
- Baltrūnaitė, L. 2002. Diet composition of the red fox (*Vulpes vulpes* L.), pine marten (*Martes martes* L.) and raccoon dog (*Nyctereutes procyonoides* Gray) in Clay Plain Landscape, Lithuania. *Acta Zoologica Lituanica* 12: 362–368.
- Bargali, H.S., Akhtar, N., Chauhan, N.P.S., 2004. Feeding ecology of sloth bears in a disturbed area in central India. *Ursus* 15, 212–217. [https://doi.org/10.2192/1537-6176\(2004\)015<0212:FEOSBI>2.0.CO;2](https://doi.org/10.2192/1537-6176(2004)015<0212:FEOSBI>2.0.CO;2)
- Bartoszewicz, M., Okarma, H., Zalewski, A., Szczesna, J., 2008. Ecology of the raccoon (*Procyon lotor*) from Western Poland. *Ann. Zool. Fennici* 45, 291–298. <https://doi.org/10.5735/086.045.0409>
- Baskaran, N., N. Sivaganesan, and J. Krishnamoorthy. 1997. Food habits of sloth bear in Mudumalai Wildlife Sanctuary, Tamil Nadu, Southern India. *J. Bombay Nat. Hist. Soc.* 94:1–9.
- Bearder, S.K., 1977. Feeding habits of spotted hyaenas in a woodland habitat. *East African Wildl. J.* (African J. Ecol. 15, 263–280. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2028.1977.tb00408.x>
- Bekele, T., Afework, B. and Balakrishnan, M. 2008. Feeding ecology of the African civet *Civettictis civetta* in the Menagesha–Suba state forest, Ethiopia. *Small Carnivore Conservation* 39: 19–24.
- Benson, J.F., Chamberlain, M.J., 2006. Food habits of Louisiana black bears (*Ursus americanus luteolus*) in two subpopulations of the Tensas River Basin. *Am. Midl. Nat.* 156, 118–127. [https://doi.org/10.1674/0003-0031\(2006\)156\[118:FHOLBB\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1674/0003-0031(2006)156[118:FHOLBB]2.0.CO;2)
- Bertolino, S., and B. Dore. 1995. Food habits of the stone marten *Martes foina* in “La Mandria” Regional Park (Piedmont Region, North-Western Italy). *Hystrix* 7:105–111.
- Bester, J. L. (1982). [Die gedragsekologie en bestuur van die silwervos *Vulpes chama* (A. Smith) met spesiale verwysing na die Orunje- Vrstaut.] M.Sc. Thesis, University of Pretoria, South Africa. [in Afrikaans].
- Bianchi, R. de C., Campos, R.C., Xavier-Filho, N.L., Olifiers, N., Gompper, M.E., Mourão, G., 2014. Intraspecific, interspecific, and seasonal differences in the diet of three mid-sized carnivores in a large neotropical wetland. *Acta Theriol. (Warsz.)* 59, 13–23. <https://doi.org/10.1007/s13364-013-0137-x>

- Bianchi, R. de C., Rosa, A.F., Gatti, A. and Mendes, S.L. 2011. Diet of margay, *Leopardus wiedii*, and jaguarundi, *Puma yagouaroundi*, (Carnivora: Felidae) in Atlantic Rainforest, Brazil. *Zoologia (Curitiba)* 28: 127–132.
- Bisceglia, S. B. C., J. A. Pereira, P. Teta, and R. D. Quintana. 2008. Food habits of Geoffroy's cat (*Leopardus geoffroyi*) in the central Monte desert of Argentina. *J. Arid Environ.* 72:1120–1126.
- Bodkin, J. L., A. M. Burdin, and D. A. Ryazanov. 2000. Age- and sex-specific mortality and population structure in sea otters. *Mar. Mammal Sci.* 16:201–219.
- Boesi, R., Biancardi, C., 2002. Diet of the Eurasian badger *Meles meles* (Linnaeus, 1758) in the Natural Reserve of Lago di Piano, northern Italy. *Mammal. Biol.* 67, 120–125.
<https://doi.org/10.1078/1616-5047-00018>
- Borah, J., Deka, K., Dookia, S. and Prasad Gupta, R. 2009. Food habits of dholes (*Cuon alpinus*) in Satpura Tiger Reserve, Madhya Pradesh, India. *Mammalia* 73: 85–88.
- Bothma, J.D.P., Nel, J.A.J. and Macdonald, A. 1984. Food niche separation between four sympatric Namib Desert carnivores. *Journal of Zoology* 202: 327–340.
- Bowland, J. M., and M. R. Perrin. 1993. Diet of *Felis serval* in a highland region of Natal. *South African J. Zool.* 28:132–135.
- Brackowski, A., Watson, L., Coulson, D., Lucas, J., Peiser, B. and Rossi, M. 2012. The diet of caracal, *Caracal caracal*, in two areas of the southern Cape, South Africa as determined by scat analysis. *South African Journal of Wildlife Research* 42: 111–116.
- Brahmi, K., E. A. Khechekhouché, O. Mostefaoui, S. Doumandji, B. Baziz, and S. Aulagnier. 2012. First quantitative data on the diet of the fennec fox, *Vulpes zerda* (Canidae, Carnivora), in Algeria. *Folia Zool.* 61:61–70.
- Brassine, M.C. 2011. [The diet and ecological role of black-backed jackals, *Canis mesomelas*, in two conservation areas in the Eastern Cape province, South Africa. PhD. Thesis, Rhodes University.
- Brzeziński, M. 1994. Summer diet of the sable *Martes zibellina* in the Middle Yenisei taiga, Siberia. *Acta Theriol. (Warsz.)* 39:103–107.
- Bueno, A.D.A. and Motta-Junior, J.C. 2004. Food habits of two syntopic canids, the maned wolf (*Chrysocyon brachyurus*) and the crab-eating fox (*Cerdocyon thous*), in southeastern Brazil. *Revista Chilena de Historia Natural* 77: 5–14.
- Bueno, A.D.A., Belentani, S.C. da S., Motta-Junior, J.C., 2002. Feeding ecology of the maned wolf, *Chrysocyon brachyurus* (Illiger, 1815) (Mammalia: Canidae), in the ecological station of Itirapina, São Paulo state, Brazil. *Biota Neotrop.* 2, 1–9. <https://doi.org/10.1590/S1676-06032002000200007>
- Bull, E.L., 2000. Seasonal and sexual differences in American marten diet in Northeastern Oregon. *Northwest Sci.* 74, 186–191.
- Burgener, N., Gusset, M., 2003. The feeding habits of brown hyaenas (*Hyaena brunnea*) on a game ranch in Limpopo Province, South Africa. *African Zool.* 38, 181–184.
<https://doi.org/10.1080/15627020.2003.11657207>
- Burruss, D., A. Matchano, J. K. Frey, M. Andersen, and C. Sillero-Zubiri. 2017. Food habits of the pale fox (*Vulpes pallida*) in Niger. *Afr. J. Ecol.* 55:664–671.
- Buskirk, S. W., Y. Ma, L. Xu, and Z. Jiang. 1996. Diets of, and prey selection by, sables (*Martes zibellina*) in Northern China. *J. Mammal.* 77:725–730.
- Butler, J. R. A., and J. T. Du Toit. 1995. Diet and conservation status of Cape clawless otters in eastern Zimbabwe. *IUCN Otter Spec. Gr. Bull.* 11:34–37.
- Buzzell, B., Lance, M.M., Acevedo-gutiérrez, A., 2014. Spatial and temporal variation in river otter (*Lontra canadensis*) diet and predation on rockfish (genus *Sebastes*) in the San Juan Islands, Washington. *Aquat. Mamm.* 40, 150–161. <https://doi.org/10.1578/AM.40.2.2014.150>
- Cabral, M.M.M., Zuanon, J., de Mattos, G.E., Rosas, F.C.W., 2010. Feeding habits of giant otters *Pteronura brasiliensis* (Carnivora: Mustelidae) in the Balbina hydroelectric reservoir, Central Brazilian Amazon. *Zool.* 27, 47–53. <https://doi.org/10.1590/S1984-46702010000100008>
- Cáceres-Martínez, C.H., Sánchez Montano, L.R., Acevedo, A.A., González-Maya, J.F., 2020. Diet of Andean bears in Tamá National Natural Park, Colombia. *Ursus* 31e10, 1–11.
<https://doi.org/10.2192/URSUS-D-18-00006.1>
- Callejo, A., Delibes, M., 1987. Dieta de la nutria *Lutra lutra* (Linnaeus, 1758) en la cuenca del alto Ebro, norte de España. *Misc. Zool.* 11, 353–362.
- Campos, C.B. de, 2009. Dieta de carnívoros e uso do espaço por mamíferos de médio e grande porte em áreas de silvicultura do Estado de São Paulo, Brasil. Universidade de São Paulo.

- Canova, L., Rosa, P., 1994. Badger *Meles meles* and fox *Vulpes vulpes* food in agricultural land in the western Po Plain (Italy). *Hystrix* 5, 73–78. <https://doi.org/10.4404/hystrix-5.1-2-4005>
- Cantini, M., 1991. Alimentazione della volpe (*Vulpes vulpes*) in aree boscate delle Alpi Orobie. *Hystrix* 3, 83–89. <https://doi.org/10.4404/hystrix-3.1-3943>
- Castillo, D. F. 2011. Ecología espacial, temporal y trófica del zorrino (*Conepatus chinga*) en un área natural y un área de uso agrícola. Universidad Nacional del Sur, Bahía Blanca.
- Castillo, D.F., Birochio, D.E., Lucherini, M. and Casanave, E.B. 2011. Diet of adults and cubs of *Lycalopex gymnocercus* in pampas grassland: a validation of the optimal foraging theory? *Annales Zoologici Fennici* 48: 251–256.
- Castillo-Picazo, G.E.R., García-Collazo, R., 2019. Comparación de la dieta del cacomixtle norteño, *Bassariscus astutus* de un bosque templado y un matorral xerófilo, del centro de México. *BIOCYT* 12, 834–845.
- Castillo-Ravanal, B., Vallejos-Garrido, P., Rodríguez-Serrano, E., 2021. Diet of culpeo fox (*Lycalopex culpaeus*, Molina 1782): the role of non-native prey in a strongly seasonal environment of south-central Chile. *Mammalia* 85, 123–126. <https://doi.org/10.1515/mammalia-2019-0142>
- Castro, J. M. 2010. Dieta estacional del borochi (*Chrysocyon brachyurus*) en el Parque Nacional Noel Kempff Mercado (PNK)—Reserva Biológica el Refugio Huanchaca (ERH) y posibles causas de su variación temporal. Lic. thesis, Licenciado en Ciencias Biológicas, Universidad Autónoma “Gabriel René Moreno,” Santa Cruz.
- Castro, J.M., Emmons, L.H., 2012. Variation in diet and resources, in: Emmons, L.H. (Ed.), *The Maned Wolves of Noel Kempff Mercado National Park*. Smithsonian Institution Press, Washington D. C., pp. 37–55.
- Cavallini, P., Nel, J.A.J., 1990. The feeding ecology of the Cape grey mongoose, *Galerella pulverulenta* (Wagner 1839) in a coastal area. *Afr. J. Ecol.* 28, 123–130. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2028.1990.tb01144.x>
- Cheida, C.C., 2005. Dieta e dispersão de sementes pelo lobo-guará *Chrysocyon brachyurus* (Illiger 1815) em uma área com campo natural, Floresta Ombrófila Mista e silvicultura, Paraná, Brasil. Universidade Federal do Paraná.
- Chemes, S.B., Giraudo, A.R., Gil, G., 2010. Dieta de Lontra longicaudis (Carnivora, Mustelidae) en el Parque Nacional El Rey (Salta, Argentina) y su comparación con otras poblaciones de la cuenca del Paraná. *Mastozool. Neotrop.* 17, 19–29.
- Cherry, M.J., Turner, K.L., Howze, M.B., Cohen, B.S., Conner, L.M. and Warren, R.J. 2016. Coyote diets in a longleaf pine ecosystem. *Wildlife Biology* 22: 64–70.
- Choi, M. B., D. Woo, and T. Y. Choi. 2015. Composition of the insect diet in feces of yellow-throated marten, *Martes flavigula*, in Jirisan National Park, South Korea. *J. Ecol. Environ.* 38:389–395.
- Chuang, S.-A., Lee, L.-L., 1997. Food habits of three carnivore species (*Viverricula indica*, *Herpestes urva*, and *Melogale moschata*) in Fushan Forest, northern Taiwan. *J. Zool.* 243, 71–79. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1997.tb05757.x>
- Cicnjak, L., Huber, D., Roth, H.U., Ruff, R.L., Vinorvski, Z., 1987. Food habits of brown bears in Plitvice Lakes National Park, Yugoslavia. *Bears their Biol. Manag.* 7, 221–226.
- Cisneiro, A.C., 2020. Dieta e dispersão de sementes por *Lycalopex vetulus* (Lund, 1842) em áreas de cerrado stricto sensu do município de Chapada dos Guimarães , Mato Grosso, Brasil. Universidade Federal de São Carlos.
- Cisneros-Moreno, C., Martínez-Coronel, M., 2019. Alimentación del cacomixtle (*Bassariscus astutus*) en un ambiente urbano y uno agrícola en los valles centrales de Oaxaca. *Rev. Mex. Mastozoología, nueva época* 9, 31–43.
- Ciucci, P., Boitani, L., Pelliccioni, E.R., Rocco, M. and Guy, I. 1996. A comparison of scat-analysis methods to assess the diet of the wolf *Canis lupus*. *Wildlife Biology* 2: 37–48.
- Clevenger, A.P., 1995. Seasonality and relationships of food resource use of *Martes martes*, *Genetta genetta* and *Felis catus* in the Balearic Islands. *Rev. d'Ecologie Terre la Vie* 50, 109–131.
- Clevenger, A.P., Purroy, F.J., Pelton, M.R., 1992. Food habits of brown bears (*Ursus arctos*) in the Cantabrian Mountains, Spain. *J. Mammal.* 73, 415–421. <https://doi.org/10.2307/1382077>
- Colares, E. P., and H. F. Waldemarin. 2000. Feeding of the Neotropical River Otter (*Lontra longicaudis*) in the Coastal Region of the Rio Grande do Sul State, Southern Brazil. *IUCN Otter Spec. Gr. Bull.* 17:6–13.

- Colon, C.P., Sugau, J.B., 2012. Notes on the diet of the malay civet (*Viverra zibetha*) and other civets in logged and unlogged lowland dipterocarp rain forests in Sabah, Borneo. *Malayan Nat. J.* 64, 69–74.
- Córdova, O., Rau, J.R., Suazo, C.G., Arriagada, A., 2009. Estudio comparativo de la ecología alimentaria del depredador de alto nivel trófico Lontra felina (Molina, 1782) (Carnivora: Mustelidae) en Chile. *Rev. Biol. Mar. Oceanogr.* 44, 429–438.
- Correa, P. and Roa, A. 2005. Relaciones tróficas entre *Oncifelis guigna*, *Lycalopex culpaeus*, *Lycalopex griseus* y *Tyto alba* en un ambiente fragmentado de la zona central de Chile. *Mastozoología Neotropical* 12: 57–60.
- Cossíos Meza, E.D. 2005. [Dispersión y variación de la capacidad de germinación de semillas ingeridas por el zorro costero (*Lycalopex sechurae*) en el Santuario Histórico Bosque de Pómac, Lambayeque. PhD. Thesis, Universidad Nacional Mayor de San Marcos.
- Courtenay, O., D. W. Macdonald, S. Gillingham, G. Almeida, and R. Dias. 2005. First observations on South America's largely insectivorous canid: the hoary fox (*Pseudalopex vetulus*). *J. Zool.* 268:45–54.
- Crabb, W. D. 1941. Food habits of the prairie spotted skunk in southeastern Iowa. *J. Mammal.* 22:349–364.
- Craig, C. A., E. I. Brassine, and D. M. Parker. 2017. A record of cheetah (*Acinonyx jubatus*) diet in the Northern Tuli Game Reserve, Botswana. *Afr. J. Ecol.* 55:697–700.
- Cravino Mol, A., 2014. El ensamble de carnívoros (Orden Carnivora) del Área protegida Parque Nacional San Miguel (Rocha, Uruguay): uso de hábitat, dieta y valor indicador. Universidad de la República Uruguay.
- Cronk, N., Pillay, N., 2019. Dietary overlap of two sympatric African mongoose species in an urban environment. *Mammalia* 83, 428–438. <https://doi.org/10.1515/mammalia-2018-0113>
- Crooks, K.R., Van Vuren, D., 1995. Resource utilization by two insular endemic mammalian carnivores, the island fox and island spotted skunk. *Oecologia* 104, 301–307. <https://doi.org/10.1007/BF00328365>
- Cruz García, F., 2017. Dieta, abundancia poblacional y caracterización del hábitat de la nutria neotropical *Lontra longicaudis annectens* (Major, 1897), en el Municipio de Pueblo Nuevo, Durango, México. Universidad Autónoma de Nuevo León.
- Cutter, P. 2015. Fishing cat ecology: food habits, home ranges, habitat use and mortality in a human-dominated landscape around Khao Sam Roi Yot area, peninsular Thailand. University of Minnesota.
- Dahle, B., Sørensen, O.J., Wedul, E.H., Swenson, J.E., Sandegren, F., 1998. The diet of brown bears *Ursus arctos* in central Scandinavia: effect of access to free-ranging domestic sheep *Ovis aries*. *Wildlife Biol.* 4, 147–158. <https://doi.org/10.2981/wlb.1998.017>
- Daniel, W., Eniang, E.A., Bekelle, A., Balakrishnan, M., Egwali, E.C., 2008. Food types and feeding ecology of African civets (*Civettictis civetta*) in Jimma, Ethiopia. *Rev. d'écologie (la Terre la vie)* 63, 283–288.
- Day, C.C., Westover, M.D., McMillan, B.R., 2015. Seasonal diet of the northern river otter (*Lontra canadensis*): what drives prey selection? *Can. J. Zool.* 93, 197–205. <https://doi.org/10.1139/cjz-2014-0218>
- de Marinis, A.M. and Asprea, A. 2001. Pattern of variation in the feeding habits of the badger *Meles meles* in the Abruzzo National Park (central Italy). *Small Carnivore Conservation* 24: 6–9.
- Del Bove, E., Isotti, R., 2001. The European badger (*Meles meles*) diet in a Mediterranean area. *Hystrix* 12, 19–25. <https://doi.org/10.4404/hystrix-12.1-4167>
- del Río Vélez, A.E., 2010. Dieta de la nutria (*Lontra longicaudis*, Olfers, 1818) en el cañón del río Santiago. Universidad de Guadalajara.
- Delgado-V., C.A., 2002. Food habits and habitat of the crab-eating fox *Cerdocyon thous* in the highlands of eastern Antioquia, Cordillera Central, Colombia. *Mammalia* 66, 599–602.
- Delibes, M., L. Hernandez, and E Hiraldo. 1989. Comparative food habits of three carnivores in western Sierra Madre, Mexico. *Zeitschrift für Säugetierkunde*, 54:107-110.
- Delibes, M., Travaini, A., Zapata, S.C., Palomares, F., 2003. Alien mammals and the trophic position of the lesser grison (*Galictis cuja*) in Argentinean Patagonia. *Can. J. Zool.* 81, 157–162. <https://doi.org/10.1139/z02-220>

- Di Silvestre, I., Novelli, O., Bogliani, G., 2000. Feeding habits of the spotted hyaena in the Niokolo Koba National Park, Senegal. *Afr. J. Ecol.* 38, 102–107. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2028.2000.00220.x>
- Dias, D. de M., Bocchiglieri, A., 2015. Dieta de carnívoros (Mammalia, Carnivora) em um remanescente de Caatinga, Nordeste do Brasil. *Bioikos* 29, 13–19.
- Dietz, J.M., 1984. Ecology and social organization of the maned wolf (*Chrysocyon brachyurus*). *Smithson. Contrib. to Zool.* 392, 1–51. <https://doi.org/10.5479/si.00810282.392>
- Diuk-Wasser, M.A., Cassini, M.H., 1998. A study on the diet of minor grisons and a preliminary analysis of their role in the control of rabbits in Patagonia. *Stud. Neotrop. Fauna Environ.* 33, 3–6. <https://doi.org/10.1076/snfe.33.1.3.2172>
- Djerroudi, L., Sait, L., 2016. Approche qualitative et quantitative du régime alimentaire de la genette (*Genetta genetta* L. 1758) dans deux régions du nord algérien : El-Kala et Ait Zellal. Université Mouloud Mammeri de Tizi Ouzou.
- Dollar, L., J. U. Ganzhorn, and S. M. Goodman. 2017. Primates and other prey in the seasonally variable diet of *Cryptoprocta ferox* in the dry deciduous forest of western Madagascar. Pp. 63–76 in *Primate Anti-Predator Strategies*. Springer US, Boston, MA.
- Donadio, E., S. Di Martino, M. Aubone, and A. J. Novaro. 2004. Feeding ecology of the Andean hog-nosed skunk (*Conepatus chinga*) in areas under different land use in north-western Patagonia. *J. Arid Environ.* 56:709–718.
- Doroff, A., O. Badajos, K. Corbell, D. Jenks, and M. Beaver. 2012. Assessment of sea otter (*Enhydra lutris kenyoni*) diet in Kachemak Bay, Alaska (2008–2010). *IUCN Otter Spec. Gr. Bull.* 29:15–23.
- dos Santos, M. de F.M., Hartz, S.M., 1999. The food habits of *Procyon cancrivorus* (Carnivora, Procyonidae) in the Lami Biological Reserve, Porto Alegre, Southern Brazil. *Mammalia* 63, 525–530.
- Du Toit, C.F., 1980. The yellow mongoose *Cynictis penicillata* and other small carnivores in the Mountain Zebra National Park. *Koedoe* 23, 179–184. <https://doi.org/10.4102/koedoe.v23i1.645>
- Dunstone, N., R. Freer, G. Acosta-Jamett, L. Durbin, I. Wyllie, M. Mazzolli, and D. Scott. 2002. Uso del hábitat, actividad y dieta de la güiña (*Oncifelis guigna*) en el Parque Nacional Laguna San Rafael, XI Región, Chile. *Boletín del Mus. Nac. Hist. Nat. Chile* 51:147–158.
- Earlé, R.A., 1981. Aspects of the social and feeding behaviour of the yellow mongoose *Cynictis penicillata* (G. Cuvier). *Mammalia* 45, 143–152. <https://doi.org/10.1515/mamm.1981.45.2.143>
- Ebensperger, L. A., J. E. Mella, and J. A. Simonetti. 1991. Trophic-Niche Relationships among *Galictis cuja*, *Dusicyon culpaesus*, and *Tyto alba* in Central Chile. *J. Mammal.* 72:820–823.
- Elmhagen, B., Tannerfeldt, M., Verucci, P. and Angerbjörn, A. 2000. The arctic fox (*Alopex lagopus*): an opportunistic specialist. *Journal of Zoology* 251: 139–149.
- Emmert, L., 2012. Dieta e uso de hábitat pelo lobo-guará (*Chrysocyon brachyurus*, Illiger, 1815) na Floresta Nacional de Brasília. Universidade de Brasília.
- Emmons, L. H. 1987. Comparative feeding ecology of felids in a neotropical rainforest. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 20:271–283.
- Erlinge, S., 1975. Feeding habits of the weasel *Mustela nivalis* in relation to prey abundance. *Oikos* 26, 378–384. <https://doi.org/10.2307/3543510>
- Erlinge, S., 1981. Food preference, optimal diet and reproductive output in stoats *Mustela erminea* in Sweden. *Oikos* 36, 303–315. <https://doi.org/10.2307/3544627>
- Esparza García, J.A., 1991. Variaciones estacionales en la dieta de mamíferos carnívoros en la Estación Científica Las Joyas. Universidad de Guadalajara.
- Estrada Castañeda, L.P., García Dueñas, E.M., Rodríguez Villegas, G.A., 2011. Alimentación de *Nasua narica* “pezote” en el Parque Nacional el Imposible, sector San Benito, Departamento de Ahuachapán, El Salvador, C. A. Universidad de El Salvador.
- Facure, K.G., Giaretta, A.A. and Monteiro-Filho, E.L.A. 2003. Food habits of the crab-eating-fox, *Cerdocyon thous*, in an altitudinal forest of the Mantiqueira Range, southeastern Brazil. *Mammalia* 67: 503–511.
- Facure, K.G., Giaretta, A.A., 1996. Food habits of carnivores in a coastal Atlantic Forest of southeastern Brazil. *Mammalia* 60, 499–502. <https://doi.org/10.1515/mamm-1996-0319>
- Fajardo, U., Cossíos, D. and Pacheco, V. 2014. Dieta de *Leopardus colocolo* (Carnivora: Felidae) en la Reserva Nacional de Junín, Junín, Perú. *Revista Peruana de Biología* 21: 61–70.
- Farhadinia, M. S., F. Hosseini-Zavarei, B. Nezami, H. Harati, H. Absalan, E. Fabiano, and L. Marker. 2012. Feeding ecology of the Asiatic cheetah *Acinonyx jubatus venaticus* in low prey habitats in

- northeastern Iran: Implications for effective conservation. *J. Arid Environ.* 87:206–211. Elsevier Ltd.
- Fasola, L., C. Chehébar, D. W. Macdonald, G. Porro, and M. H. Cassini. 2009. Do alien North American mink compete for resources with native South American river otter in Argentinean Patagonia? *J. Zool.* 277:187–195.
- Fay, F.H. and Stephenson, R.O. 1989. Annual, seasonal, and habitat-related variation in feeding habits of the arctic fox (*Alopex lagopus*) on St. Lawrence Island, Bering Sea. *Canadian Journal of Zoology* 67: 1986–1994.
- Fedriani, J.M., Ferreras, P., Delibes, M., 1998. Dietary response of the Eurasian badger, *Meles meles*, to a decline of its main prey in the Doñana National Park. *J. Zool.* 245, 214–218. <https://doi.org/10.1017/S0952836998246097>
- Ferreira, G.A., Nakano-Oliveira, E., Genaro, G., Lacerda-Chaves, A.K., 2013. Diet of the coati *Nasua nasua* (Carnivora: Procyonidae) in an area of woodland inserted in an urban environment in Brazil. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 86, 95–102. <https://doi.org/10.4067/S0716-078X2013000100008>
- Ferreira-Silva, E. and De Souza Lima, E. 2006. Termite predation by the hoary fox, *Pseudalopex vetulus* (Lund) (Carnivora, Canidae), in a pasture in Mato Grosso, Central Brazil. *Mammalia* 70: 255–260.
- Figuerola, J., 2013. Composición de la dieta del oso andino *Tremarctos ornatus* (Carnivora: Ursidae) en nueve áreas naturales protegidas del Perú. *Therya* 4, 327–359. <https://doi.org/10.12933/therya-13-108>
- Fischer, C., Ferrari, N., Weber, J.-M., 2005. Exploitation of food resources by badgers (*Meles meles*) in the Swiss Jura Mountains. *J. Zool.* 266, 121–131. <https://doi.org/10.1017/S0952836905006576>
- Foster-Turley, P. A. 1992. Conservation ecology of sympatric Asian otters *Aonyx cinerea* and *Lutra perspicillata*. University of Florida.
- Fragoso, S., Santos-Reis, M. 2000. Utilizacao dos recursos troficos pela doninha no Parque Natural das Serras de Aire e Candeeiros. *Revista de Biologia*, 18 (1-4): 23-32
- Franco, M., Guevara, G., Correa, L., Soto-Gamboa, M., 2013. Trophic interactions of the endangered Southern river otter (*Lontra provocax*) in a Chilean Ramsar wetland inferred from prey sampling, fecal analysis, and stable isotopes. *Naturwissenschaften* 100, 299–310. <https://doi.org/10.1007/s00114-013-1027-4>
- Fredriksson, G.M., Wich, S.A., Trisno, 2006. Frugivory in sun bears (*Helarctos malayanus*) is linked to El Niño-related fluctuations in fruiting phenology, East Kalimantan, Indonesia. *Biol. J. Linn. Soc.* 89, 489–508. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2006.00688.x>
- Fretueg, G.R., Martin, T.J., Widga, C., Ruez, D.R.J., 2015. Summer diet characteristics of North American river otters (*Lontra canadensis*) in Central Illinois. *Am. Midl. Nat.* 173, 294–304.
- Gade-Jørgensen, I., Stagegaard, R., 2000. Diet composition of wolves *Canis lupus* in east-central Finland. *Acta Theriol. (Warsz)*. 45, 537–547. <https://doi.org/10.4098/AT.arch.00-52>
- Gamble, R.L., 1980. The ecology and distribution of *Mustela frenata longicauda* Bonaparte and its relationships to other *Mustela* spp. in sympatry. University of Manitoba.
- García, V.B. and Kittlein, M.J. 2005. Diet, habitat use, and relative abundance of pampas fox (*Pseudalopex gymnocercus*) in northern Patagonia, Argentina. *Mammalian Biology* 70: 218–226.
- Gatti, A., Bianchi, R., Rosa, C.R.X. and Mendes, S.L. 2006. Diet of two sympatric carnivores, *Cerdocyon thous* and *Procyon cancrivorus*, in a restinga area of Espírito Santo State, Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 22: 227–230.
- Genbere, G.E. 2017. [Ecology of the Ethiopian wolf (*Canis simensis* Rüppell 1835) in a changing landscape: Human carnivore interactions in Afroalpine ecosystems of Ethiopia. PhD. Thesis, Leiden University.
- Georgiev, D. G. 2006. Diet of the otter *Lutra lutra* in different habitats of south-eastern Bulgaria. *IUCN Otter Spec. Gr. Bull.* 23:4–10.
- Ghadirian, T., Qashqaei, A.T., Soofi, M., Abolghasemi, H., Ghoddousi, A., 2017. Diet of Asiatic black bear in its westernmost distribution range, southern Iran. *Ursus* 28, 15–19. <https://doi.org/10.2192/URSU-D-16-00003.1>
- Giannatos, G., Karypidou, A., Legakis, A. and Polymeni, R. 2010. Golden jackal (*Canis aureus* L.) diet in Southern Greece. *Mammalian Biology* 75: 227–232.
- Gil Sánchez, J.M., 1998. Dieta comparada del gato montés (*Felis silvestris*) y la jineta (*Genetta genetta*) en un área de simpatría de las Sierras Subbéticas (SE España). *Miscel-lània Zoològica* 21, 57–64.
- Gil-Sánchez, J.M., Herrera-Sánchez, F.J., Rodríguez-Siles, J., Sáez, J.M., Díaz-Portero, M.Á., Arredondo, Á., Álvarez, B., Cancio, I., de Lucas, J., Castillo, S., McCain, E., Pérez, J., Valenzuela, G., Martínez

- Valderrama, J., Bautista, J., Sarabia, C., Leonard, J., Sánchez-Cerdá, M., Virgós, E., Qninba, A., 2020. Feeding specialization of honey badgers in the Sahara desert: a trial of life in a hard environment. *Diversity* 12, 59. <https://doi.org/10.3390/d12020059>
- Gokula, V., N. Sivaganesan, and M. Varadarajan. 1995. Food of the sloth bear (*Melursus ursinus*) in Mundanthurai Plateau, Tamil Nadu. *J. Bombay Nat. Hist. Soc.* 92:408–410.
- Goldenberg, M., Goldenberg, F., Funk, S.M., Henschel, J. and Millesi, E. 2010. Diet composition of black-backed jackals, *Canis mesomelas* in the Namib Desert. *Folia Zoologica* 59: 93–101.
- Goldstein Aizman, I.R., 1990. Distribución y hábitos alimentarios del oso frontino, *Tremarctos ornatus*, en Venezuela. Universidad Simon Bolívar.
- Gómez-Ortiz, Y., Monroy-Vilchis, O. and Mendoza-Martínez, G.D. 2015. Feeding interactions in an assemblage of terrestrial carnivores in central Mexico. *Zoological Studies* 54.
- Gompper, M.E., 1996. Sociality and asociality in white-nosed coatis (*Nasua narica*): foraging costs and benefits. *Behav. Ecol.* 7, 254–263. <https://doi.org/10.1093/beheco/7.3.254>
- Gonzalez Lagos, C.A., 2006. Dieta del huillín (*Lontra provocax*) en el humedal de Boroa, IX región, Chile. Universidad Austral de Chile.
- González Ruvalcaba, S., 2008. Dieta del coyote (*Canis latrans*) en la Laguna de Santiaguillo, Durango, México. Universidad de Guadalajara.
- Goodman, S. M., F. J. Kerridge, and R. C. Ralisoamalala. 2003. A note on the diet of *Fossa fossana* (Carnivora) in the central eastern humid forests of Madagascar. *Mammalia* 67:595–598.
- Goodman, S. M., O. Langrand, and B. P. N. Rasolonandrasana. 1997. The food habits of *Cryptoprocta ferox* in the high mountain zone of the Andringitra Massif, Madagascar (Carnivora, Viverridae). *Mammalia* 61:185–192.
- Gorgadze, G., 2013. Seasonal diet of the otter (*Lutra lutra*) on the Alazani river (Georgia). *Hystrix* 24, 157–160. <https://doi.org/10.4404/hystrix-24.2-4685>
- Gori, M., G. M. Carpaneto, and P. Ottino. 2003. Spatial distribution and diet of the Neotropical otter *Lontra longicaudis* in the Ibera Lake (northern Argentina). *Acta Theriol. (Warsz)*. 48:495–504.
- Gormezano, L.J., Rockwell, R.F., 2013. What to eat now? Shifts in polar bear diet during the ice-free season in western Hudson Bay. *Ecol. Evol.* 3, 3509–3523. <https://doi.org/10.1002/ece3.740>
- Gorshkov, P.K. (1974) The diet of the badger in Tartarstan. *Sbornik Nanchno-technicheskoi Infomacii VNIOZ*, 44, 43-47
- Graber, D.M., White, M., 1983. Black bear food habits in Yosemite National Park. *Bears their Biol. Manag.* 5, 1–10.
- Graham, D.C., 1978. Grizzly bear distribution, use of habitats, food habits and habitat characterization in Pelican and Hayden Valleys, Yellowstone National Park. Montana State University.
- Grassman, L. I., M. E. Tewes, N. J. Silvy, and K. Kreetiyutanont. 2005. Ecology of three sympatric felids in a mixed evergreen forest in north-central Thailand. *J. Mammal.* 86:29–38.
- Grassman, L.I., Tewes, M.E., Silvy, N.J., Kreetiyutanont, K., 2005. Spatial organization and diet of the leopard cat (*Prionailurus bengalensis*) in north-central Thailand. *J. Zool.* 266, 45–54. <https://doi.org/10.1017/S095283690500659X>
- Grassman, L.I.J., Tewes, M.E., Silvy, N.J. and Kreetiyutanont, K. 2005. Spatial ecology and diet of the dhole *Cuon alpinus* (Canidae, Carnivora) in north central Thailand. *Mammalia* 69: 11–20.
- Graw, B., Manser, M., 2016. Life history patterns and biology of the slender mongoose (*Galerella sanguinea*) in the Kalahari Desert. *J. Mammal.* 98, 332–338. <https://doi.org/10.1093/jmammal/gyw178>
- Green, K., and W. S. Osborne. 1981. The diet of foxes, *Vulpes vulpes* (L.), in relation to abundance of prey above the winter snowline in New South Wales. *Aust. Wildl. Res.* 8:349–360.
- Greenleaf, S.S., Matthews, S.M., Wright, R.G., Beecham, J.J., Leithead, H.M., 2009. Food habits of American black bears as a metric for direct management of human–bear conflict in Yosemite Valley, Yosemite National Park, California. *Ursus* 20, 94–101. <https://doi.org/10.2192/08GR027.1>
- Greenwood, R.J., Sargeant, A.B., Piehl, J.L., Buhl, D.A., Hanson, B.A., 1999. Foods and foraging of prairie striped skunks during the avian nesting season. *Wildl. Soc. Bull.* 27, 823–832. <https://doi.org/10.2307/3784105>
- Guerrero, S., Sandoval, M.R., Zalapa, S.S., 2000. Determinacion de la dieta del mapache (*Procyon lotor henningsii* Wagler, 1831) en la costa sur de Jalisco, Mexico. *Acta Zool. Mex.* 80, 211–221.
- Habtamu, T., Bekele, A., Ahmed, R., Gadisa, T., Birlie, B., Tolemariam, T., Belay, B., 2017. Diets of the African civet *Civettictis civetta* (Schreber, 1778) in selected coffee forest habitat, south-western Ethiopia. *Afr. J. Ecol.* 55, 573–579. <https://doi.org/10.1111/aje.12390>

- Harman, D.M., Stains, H.J., 1979. The raccoon (*Procyon lotor*) on St. Catherines Island, Georgia. 5, Winter, spring, and summer food habits. *Am. Museum Novit.* 2679, 1–24.
- Harrison, R. L. 2010. Ecological relationships of bobcats (*Lynx rufus*) in the Chihuahuan desert of New Mexico. *Southwest. Nat.* 55:374–381.
- Hart, J.A., Katembo, M., Punga, K., 1996. Diet, prey selection and ecological relations of leopard and golden cat in the Ituri Forest, Zaire. *Afr. J. Ecol.* 34, 364–379. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2028.1996.tb00632.x>
- Hartová-Nentvichová, M., M. Šálek, J. Červený, and P. Koubek. 2010. Variation in the diet of the red fox (*Vulpes vulpes*) in mountain habitats: effects of altitude and season. *Mammal. Biol.* 75:334–340.
- Hashimoto, Y., 2002. Seasonal food habits of the Asiatic black bear (*Ursus thibetanus*) in the Chichibu Mountains, Japan. *Mammal Study* 27, 65–72. <https://doi.org/10.3106/mammalstudy.27.65>
- Hatler, D.F., 1967. Some aspects in the ecology of the black bear (*Ursus Americanus*) in interior Alaska. University of Alaska.
- Hawkins, C. E., and P. A. Racey. 2008. Food habits of an endangered carnivore, *Cryptoprocta ferox*, in the dry deciduous forests of western Madagascar. *J. Mammal.* 89:64–74.
- Helder-José, Ker de Andrade, H., 1997. Food and feeding habits of the neotropical river otter *Lontra longicaudis* (Carnivora, Mustelidae). *Mammalia* 61, 193–203. <https://doi.org/10.1515/mamm.1997.61.2.193>
- Helldin, J.O., 2000. Seasonal diet of pine marten *Martes martes* in southern boreal Sweden. *Acta Theriol. (Warsz)*. 45, 409–420. <https://doi.org/10.4098/AT.arch.00-40>
- Henschel, J.R., Skinner, J.D., 1990. The diet of the spotted hyaenas *Crocuta crocuta* in Kruger National Park. *Afr. J. Ecol.* 28, 69–82. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2028.1990.tb01138.x>
- Heptner, V. G., and N. P. Naumov. 1967. Mammals of the Soviet Union: carnivora (weasel; additional species). Volume II, part 1b. Vysshaya Shkola Publishers, Moscow.
- Heptner, V.G. and Naumov, N.P. 1967. Mammals of the Soviet Union: Sirenia and Carnivora (Sea Cows; Wolves and Bears). Volume II, Part 1a. Vysshaya Shkola Publishers, Moscow, .
- Heptner, V.G., Sludskii, A.A., 1972. Mammals of the Soviet Union: carnivora (hyaenas and cats). Volume II, part 2. Vysshaya Shkola Publishers, Moscow.
- Hernández, Á., Zaldivar, P., 2016. Ecology of stoats *Mustela erminea* in a valley of the Cantabrian Mountains, northwestern Spain. *Vertebr. Zool.* 66, 225–238.
- Hernández, L. and Delibes, M. 1994. Seasonal food habits of coyotes, *Canis latrans*, in the Bolsón de Mapimí, southern Chihuahuan Desert, Mexico. *Zeitschrift Fur Säugetierkunde* 59: 82–86.
- Herrera Flores, R.N., 2018. Análisis de la dieta del cacomixtle (*Bassariscus astutus*) en Zapotitlán Salinas, Puebla. Benemérita Universidad Autónoma de Puebla.
- Hersteinsson, P. and Macdonald, D.W. 1996. Diet of arctic foxes (*Alopex lagopus*) in Iceland. *Journal of Zoology* 240: 457–474.
- Hira, F., Mahmood, T.J., Sakhawat, A., Faraz, A., Muhammad, F., Shaista, A., 2020. Sympatric mongoose species may opt for spatial adjustments to avoid feeding competition at Margalla Hills National Park Islamabad, Pakistan. *Wildlife Biol.* 2020, wlb.00654. <https://doi.org/10.2981/wlb.00654>
- Home, C. and Jhala, Y. V. 2009. Food habits of the Indian fox (*Vulpes bengalensis*) in Kutch, Gujarat, India. *Mammalian Biology* 74: 403–411.
- Hoodicoff, C.S., 2003. Ecology of the badger (*Taxidea taxus jeffersonii*) in the Thompson region of British Columbia: implications for conservation. University of Victoria.
- Huey, R.B. 1969. Winter diet of the peruvian desert fox. *Ecology* 50: 1089–1091.
- Humphries, B.D., Ramesh, T. and Downs, C.T. 2016. Diet of black-backed jackals (*Canis mesomelas*) on farmlands in the KwaZulu-Natal Midlands, South Africa. *Mammalia* 80: 405–412.
- Huygens, O.C., Miyashita, T., Dahle, B., Carr, M., Izumiyama, S., Sugawara, T., Hayashi, H., 2003. Diet and feeding habits of Asiatic black bears in the Northern Japanese Alps. *Ursus* 14, 236–245. <https://doi.org/10.2307/3873023>
- Hwang, M.-H., Garshelis, D.L., Wang, Y., 2002. Diets of asiatic black bears in Taiwan, with methodological and geographical comparisons. *Ursus* 13, 111–125. <https://doi.org/10.2307/3873193>
- Inman, R.M., Packila, M.L., 2015. Wolverine (*Gulo gulo*) food habits in Greater Yellowstone. *Am. Midl. Nat.* 173, 156–161. <https://doi.org/10.1674/0003-0031-173.1.156>
- Iriarte, J.A., Jiménez, J.E., Contreras, L.C. and Jaksić, F.M. 1989. Small-mammal availability and consumption by the fox, *Dusicyon culpeus*, in central Chilean scrublands. *Journal of Mammalogy* 70: 641–645.

- Iversen, M., Aars, J., Haug, T., Alsos, I.G., Lydersen, C., Bachmann, L., Kovacs, K.M., 2013. The diet of polar bears (*Ursus maritimus*) from Svalbard, Norway, inferred from scat analysis. *Polar Biol.* 36, 561–571. <https://doi.org/10.1007/s00300-012-1284-2>
- Jácomo, A.T. de A., Silveira, L. and Diniz-Filho, J.A.F. 2004. Niche separation between the maned wolf (*Chrysocyon brachyurus*), the crab-eating fox (*Dusicyon thous*) and the hoary fox (*Dusicyon vetulus*) in central Brazil. *Journal of Zoology* 262: 99–106.
- Jaksic, F.M., Schlatter, R.P. and Yáñez, J.L. 1980. Feeding Ecology of Central Chilean Foxes, *Dusicyon culpaeus* and *Dusicyon griseus*. *Journal of Mammalogy* 61: 254–260.
- Jędrzejewska, B., Sidorovich, V.E., Pikulik, M.M., Jędrzejewski, W., 2001. Feeding habits of the otter and the American mink in Białowieża Primeval Forest (Poland) compared to other Eurasian populations. *Ecography (Cop.)*. 24, 165–180. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0587.2001.240207.x>
- Johnson, W. E., and W. L. Franklin. 1991. Feeding and spatial ecology of *Felis geoffroyi* in southern Patagonia. *J. Mammal.* 72:815–820.
- Jones, K. L., D. H. Van Vuren, and K. R. Crooks. 2008. Sudden increase in a rare endemic carnivore: ecology of the island spotted skunk. *J. Mammal.* 89:75–86.
- Juarez, K.M. and Marinho-Filho, J. 2002. Diet, habitat use, and home ranges of sympatric canids in central Brazil. *Journal of Mammalogy* 83: 925–933.
- Juárez-Casillas, L.A., Varas, C., 2013. Evaluation of black bear (*Ursus americanus*) diet and consequences in its conservation in Sierra de Picachos, Nuevo León, Mexico. *Rev. Mex. Biodivers.* 84, 970–976. <https://doi.org/10.7550/rmb.33376>
- Juraszek, A., 2014. Ecologia alimentar de carnívoros em remanescentes de mata Atlântica entremeados por matriz silvicultural, na região sul do Brasil. Universidade Estadual do Oeste do Paraná Centro.
- Kamler, J. F., W. B. Ballard, M. C. Wallace, and P. S. Gipson. 2007. Diets of swift foxes (*Vulpes velox*) in continuous and fragmented prairie in Northwestern Texas. *Southwest. Nat.* 52:504–510.
- Kamler, J.F., Inthapanya, X., Rasphone, A., Bousa, A., Vongkhamheng, C., Johnson, A. and Macdonald, D.W. 2020. Diet, prey selection, and activity of Asian golden cats and leopard cats in northern Laos. *Journal of Mammalogy*.
- Kamler, J.F., Johnson, A., Vongkhamheng, C. and Bousa, A. 2012. The diet, prey selection, and activity of dholes (*Cuon alpinus*) in northern Laos. *Journal of Mammalogy* 93: 627–633.
- Kanchanasaka, B., and N. Duplaix. 2011. Food habits of the hairy-nosed otter (*Lutra sumatrana*) and the small-clawed otter (*Aonyx cinereus*) in Pru Toa Daeng Peat Swamp Forest, Southern Thailand. *IUCN Otter Spec. Gr. Bull.* 28:139–149.
- Kanchanasakha, B., 2000. Study on diet of large Indian civet in rubber plantation Surat-Thani province. *J. Wildl. Thail.* 8, 133–143.
- Karsene, Y., M. Chammem, F. Li, A. Eddine, A. Hermann, and S. Nour. 2019. Spatial and temporal variability in the distribution, daily activity and diet of fennec fox (*Vulpes zerda*), red fox (*Vulpes vulpes*) and African golden wolf (*Canis anthus*) in southern Tunisia. *Mammal. Biol.* 95:41–50. Elsevier GmbH.
- Kauhala, K. and Auniola, M. 2001. Diet of raccoon dogs in summer in the Finnish archipelago. *Ecography* 24: 151–156.
- Kaunda, S.K.K., Skinner, J.D., 2003. Black-backed jackal diet at Mokolodi Nature Reserve, Botswana. *Afr. J. Ecol.* 41, 39–46. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2028.2003.00405.x>
- Kawanishi, K. and Sunquist, M.E. 2008. Food habits and activity patterns of the Asiatic golden cat (*Catopuma temminckii*) and dhole (*Cuon alpinus*) in a primary rainforest of Peninsular Malaysia. *Mammal Study* 33: 173–177.
- Kays, R.W., 2000. The behavior and ecology of olingos (*Bassaricyon gabbii*) and their competition with kinkajous (*Potos flavus*) in central Panama. *Mammalia* 64, 1–10. <https://doi.org/10.1515/mamm.2000.64.1.1>
- Khechekhouche, E., Brahmi, K., Kerboub, A., Slimani, S., Bissati, S., Doumandji, S., Aulagnier, S., 2018. Variations saisonnières du régime alimentaire du fennec, *Vulpes zerda* (Canidae, Carnivora), en Algérie. *Rev. d'écologie (la Terre la vie)* 73, 103–114.
- Kiseleva, N. V. 2009. The peculiarities of feeding of the American mink (*Neovison vison*) in the Southern Urals. *Biol. Bull.* 36:403–406.
- Klare, U., J. F. Kamler, and D. W. Macdonald. 2011. The bat-eared fox: a dietary specialist? *Mammal. Biol.* 76:646–650. Elsevier GmbH.
- Klare, U., Kamler, J.F. and Macdonald, D.W. 2014. Seasonal diet and numbers of prey consumed by cape foxes *Vulpes chama* in South Africa. *Wildlife Biology* 20: 190–195.

- Konecny, M. J. 1989. Movement patterns and food habits of four sympatric carnivore species in Belize, Central America. Pp. 243–264, in *Advances in Neotropical mammalogy* (K. H. Redford and J. E. Eisenberg, eds.). Sandhill Crane Press, Gainesville, Florida, 614 pp.
- Koskela, A., Kojola, I., Aspi, J., Hyvärinen, M., 2013. The diet of breeding female wolverines (*Gulo gulo*) in two areas of Finland. *Acta Theriol. (Warsz)*. 58, 199–204. <https://doi.org/10.1007/s13364-012-0111-z>
- Kotviski, B.M., Facure, K.G., de Azevedo, F.C., Freitas-Junior, M.C., Lemos, F.G., 2019. Trophic niche overlap and resource partitioning among wild canids in an anthropized neotropical ecotone. *Mastozool. Neotrop.* 26, 368–376. <https://doi.org/10.31687/saremMN.19.26.2.0.29>
- Kraus, C., and H. G. Rödel. 2004. Where have all the covies gone? Causes and consequences of predation by the minor grison on a wild cavy population. *Oikos* 105:489–500.
- Krishnakumar, H., and M. Balakrishnan. 2003. Feeding ecology of the common palm civet *Paradoxurus hermaphroditus* (Pallas) in semi-urban habitats in Trivandrum, India. *Small Carniv. Conserv. Newsl. J. IUCN/SSC Mustelid, Viver. Procyonid Spec. Gr.* 28:10–11.
- Krofel, M., D. Huber, and I. Kos. 2011. Diet of Eurasian lynx *Lynx lynx* in the northern Dinaric Mountains (Slovenia and Croatia). *Acta Theriol. (Warsz)*. 56:315–322.
- Kruuk, H., 1976. Feeding and social behaviour of the striped hyaena (*Hyaena vulgaris* Desmarest). *East African Wildl. J. (African J. Ecol.* 14, 91–111. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2028.1976.tb00155.x>
- Kruuk, H., Mills, M.G.L., 1983. Notes on food and foraging of the Honey Badger *Mellivora capensis* in the Kalahari Gemsbok National Park. *Koedoe* 26, 153–157. <https://doi.org/10.4102/koedoe.v26i1.595>
- Kumara, H.N. and Singh, M. 2012. Distribution, den characteristics and diet of the Indian fox *Vulpes bengalensis* (Mammalia: Canidae) in Karnataka, India: preliminary observations. *Journal of Threatened Taxa* 4: 3349–3354.
- Kwan, F. T. 2011. The diet of the common palm civet, *Paradoxurus hermaphroditus* (Pallas, 1777) in urban and forested environments in Singapore. *National University of Singapore in.*
- Lanszki, J. 2003. Feeding habits of stone martens in a Hungarian village and its surroundings. *Folia Zool.* 52:367–377.
- Lanszki, J., A. Zalewski, and G. Horváth. 2007. Comparison of red fox *Vulpes vulpes* and pine marten *Martes martes* food habits in a deciduous forest in Hungary. *Wildlife Biol.* 13:258–271.
- Laurie, A., Seidensticker, J., 1977. Behavioural ecology of the Sloth bear (*Melursus ursinus*). *J. Zool.* 182, 187–204. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1977.tb04155.x>
- Le Jacques, D., Lode, T., 1994. L'alimentation de la Genette d'Europe, *Genetta genetta* L., 1758, dans un bocage de l'ouest de la France. *Mammalia* 58, 383–390. <https://doi.org/10.1515/mamm.1994.58.3.383>
- Lemons, P. R. 2001. Ecology of swift foxes (*Vulpes velox*) in northwest Texas: diets and den site activity. Texas Tech University.
- Leuchtenberger, C., M. L. Rheingantz, C. A. Zucco, A. C. Catella, W. E. Magnusson, and G. Mourão. 2020. Giant otter diet differs between habitats and from fisheries offtake in a large Neotropical floodplain. *J. Mammal.* 101:1650–1659.
- Li, F., Luo, Z., Li, ChunLin, Li, ChunWang, Jiang, Z., 2013. Biogeographical patterns of the diet of Palearctic badger: Is badger an earthworm specialist predator? *Chinese Sci. Bull.* 58, 2255–2261. <https://doi.org/10.1007/s11434-012-5650-9>
- Libois, R., Fareh, M., Brahimi, A., Rosoux, R., 2015. Régime alimentaire et stratégie trophique saisonnière de la Loutre d'Europe, *Lutra lutra*, dans le Moyen Atlas (Maroc). *Rev. d'écologie (la Terre la vie)* 70, 314–327.
- Libois, R.M., Hallet-Libois, C., Lafontaine, L., 1987. Le régime de la loutre (*Lutra lutra*) en Bretagne intérieure. *Rev. d'écologie (la Terre la vie)* 42, 135–144.
- Libois, R.M., Rosoux, R., 1991. Ecologie de la loutre (*Lutra lutra*) dans le Marais Poitevin. II. Aperçu général du régime alimentaire. *Mammalia* 55, 35–47. <https://doi.org/10.1515/mamm.1991.55.1.35>
- Lilienfeld C., M. D. 2000. Determinación de los hábitos alimenticios del aguará guazú (*Chrysocyon brachyurus*) en dos zonas del Parque Nacional Noël Kempff Mercado. Licenciado en Ciencias Biológicas, Universidad Autónoma "Gabriel René Moreno", Santa Cruz
- Lin, X., Wu, K., Shi, L., 2010. Food habitats of the red fox (*Vulpes vulpes*) in the Junggar Basin Desert. *Acta Theriol. Sin.* 30, 346–350.

- Lindsay, I. M., and D. W. MacDonald. 1986. Behaviour and ecology of the Ruppell's fox, *Vulpes ruppelli*, in Oman. *Mammalia* 50:461–474.
- Linh San, E. Do, Nqinana, A., Madikiza, Z.J.K., Somers, M.J., 2020. Diet of the marsh mongoose around a non-permanent reservoir: response of a generalist opportunist forager to the absence of crabs. *African Zool.* 55, 240–244. <https://doi.org/10.1080/15627020.2020.1768145>
- Liu, Q., Harris, R.B. and Wang, X. 2010. Food habits of the Tibetan fox (*Vulpes ferrilata*) in the Kunlun Mountains, Qinghai Province, China. *Mammalian Biology* 75: 283–286.
- Liu, X.-P., Zhang, H.-H., Dou, H.-S., Liu, S.-T., Li, G.-H., 2009. Diet composition of *Nyctereutes procyonoides* by dung analysis. *Chinese J. Zool.* 44, 138–140.
- Lobachev, Y.S. (1976) Ecology of the badger in the mountains of south-eastern Kazakstan. *Biulleten Moscovskogo Obchestva Ispytatelei Prirody, Seria Biologi*, 81, 71-91.
- Lobachev. Y.S. (1982) Genus badger *Meles* Brisson, 1762. In: *Mammals of Kazakhstan* (ed. by E. V. Gvozdev & E. I. Strautman), pp. 151-170. Nauka, Alma-Ata.
- Lobos, G., Tapia, G., Alzamora, A., Rebolledo, N., Salinas, H., Trujillos, J.C., Girón, G., Ascanio, R., 2020. Dieta del zorro culpeo *Lycalopex culpaeus* (Molina, 1782) durante la megasequía de Chile central: rol del ganado y evidencia de una alta interacción trófica entre mamíferos carnívoros. *Mastozoología Neotrop.* 27, 319–327. <https://doi.org/10.31687/saremMN.20.27.2.0.10>
- Lockie, J.D., 1961. The food of the pine marten *Martes martes* in West Ross-shire, Scotland. *Proc. Zool. Soc. London* 136, 187–195. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1961.tb06171.x>
- Lode, T. 1994. Feeding habits of the stone marten *Martes foina* and environmental factors in western France. *Zeitschrift fur Saugetierkd.* 59:189–191.
- Lodé, T., 1993. Diet composition and habitat use of sympatric polecat and American mink in western France. *Acta Theriol. (Warsz.)* 38, 161–166. <https://doi.org/10.4098/AT.arch.93-14>
- Lodé, T., Lechat, I., Le Jacques, D., 1991. Le régime alimentaire de la genette en limite Nord-Ouest de son aire de répartition. *Rev. d'écologie (la Terre la vie)* 46, 339–348.
- Lofroth, E.C., Krebs, J.A., Harrower, W.L., Lewis, D., 2007. Food habits of wolverine *Gulo gulo* in montane ecosystems of British Columbia, Canada. *Wildlife Biol.* 13, 31–37. [https://doi.org/10.2981/0909-6396\(2007\)13\[31:FHOWGG\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2981/0909-6396(2007)13[31:FHOWGG]2.0.CO;2)
- Loumassine, H. A., F. Bounaceur, S. E. Doumandji, and F. Maghniche. 2014. Ecologie trophique du Fennec *Vulpes zerda* (Zimmermann 1780) et l'hérisson du désert *Paraechinus aethiopicus* (Ehrenberg 1833) dans la région du Grand Erg Occidental «Timimoun». *Rev. Ecol.* 10:56–60.
- Lovari, S., C. P. Pokheral, S. R. Jnawali, L. Fusani, and F. Ferretti. 2015. Coexistence of the tiger and the common leopard in a prey-rich area: the role of prey partitioning. *J. Zool.* 295:122–131.
- Loveridge, A.J. and Macdonald, D.W. 2003. Niche separation in sympatric jackals (*Canis mesomelas* and *Canis adustus*). *Journal of Zoology* 259: S0952836902003114.
- Lucherini, M., Crema, G., 1995. Seasonal variation in the food habits of badgers in an Alpine valley. *Hystrix* 7, 165–171. <https://doi.org/10.4404/hystrix-7.1-2-4067>
- Lukasik, V.M. and Alexander, S.M. 2011. Spatial and temporal variation of coyote (*Canis latrans*) diet in Calgary, Alberta. *Cities and the Environment* 4: 1–25.
- Lynch, Á. B., and Y. McCann. 2007. The diet of the pine marten (*Martes martes*) in Killarney National Park. *Biol. Environ. Proc. R. Irish Acad.* 107:67–76.
- Ma HC. 1990. The ecology of Siberian weasel (*Mustela sibirica davidiana*) in alpine grasslands of Taiwan-study of feeding habits, habitat and population. Master's thesis, National Taiwan Normal Univ. (in Chinese).
- MacDonald, J.T., Nel, J.A.J., 1986. Comparative diets of sympatric small carnivores. *South African J. Wildl. Res.* 16, 115–121.
- Mace, R.D., Jonkel, C.J., 1986. Local food habits of the grizzly bear in Montana. *Bears their Biol. Manag.* 6, 105–110. <https://doi.org/10.2307/3872813>
- MacHutchon, A.G., Wellwood, D.W., 2003. Grizzly bear food habits in the Northern Yukon, Canada. *Ursus* 14, 225–235.
- Mahmood, T., Adil, A., 2017. Diet composition of small Indian mongoose (*Herpestes javanicus*) varies seasonally in its native range. *Anim. Biol.* 67, 69–80. <https://doi.org/10.1163/15707563-00002516>
- Mahmood, T., I. Hussain, and M. S. Nadeem. 2011. Population estimates, habitat preference and the diet of small Indian mongoose (*Herpestes javanicus*) in Potohar Plateau Pakistan. *Pak. J. Zool.* 43:103–111.

- Majumder, A., Sankar, K., Qureshi, Q. and Basu, S. 2011. Food habits and temporal activity patterns of the golden jackal *Canis aureus* and the jungle cat *Felis chaus* in Pench Tiger Reserve, Madhya Pradesh. *Journal of Threatened Taxa* 3: 2221–2225.
- Malecha, A.W., Antczak, M., 2013. Diet of the European polecat *Mustela putorius* in an agricultural area in Poland. *Folia Zool.* 62, 48–53. <https://doi.org/10.25225/fozo.v62.i1.a7.2013>
- Malo, A.F., Lozano, J., Huertas, D.L. and Virgós, E. 2004. A change of diet from rodents to rabbits (*Oryctolagus cuniculus*). Is the wildcat (*Felis silvestris*) a specialist predator? *Journal of Zoology* 263: 401–407.
- Manfredi, C., M. Lucherini, A. D. Canepuccia, and E. B. Casanave. 2004. Geographical variation in the diet of geoffroy's cat (*Oncifelis geoffroyi*) in pampas grassland of Argentina. *J. Mammal.* 85:1111–1115.
- Maran, T., Kruuk, H., Macdonald, D.W., Polma, M., 1998. Diet of two species of mink in Estonia: displacement of *Mustela lutreola* by *M. vison*. *J. Zool.* 245, 218–222. <https://doi.org/10.1017/S0952836998256093>
- Marassi, M., Biancardi, C.M., 2002. Diet of the Eurasian badger (*Meles meles*) in an area of the Italian Prealps. *Hystrix* 13, 19–28. <https://doi.org/10.4404/hystrix-13.1-2-4182>
- Marker, L., Dickman, A.J., Mills, M.G.L. & Mac-Donald, D.W. 2010. Cheetahs and ranchers in Namibia: a case study. In: D.W. Macdonald & A.J. Loveridge (Eds), *Biology and conservation of wild felids* (pp.353–372). Oxford University Press, Oxford.
- Martín, R., Rodríguez, A., Delibes, M., 1995. Local feeding specialization by badgers (*Meles meles*) in a mediterranean environment. *Oecologia* 101, 45–50. <https://doi.org/10.1007/BF00328898>
- Martinelli, M.M., Volpi, T.A., 2010. Diet of racoon *Procyon cancrivorus* (Carnivora, Procyonidae) in a mangrove and restinga area in Espírito Santo state, Brazil. *Nat. on-line* 8, 150–151.
- Martinoli, A., Preatoni, D.G., 1995. Food habits of the stone marten (*Martes foina*) in the upper Aveto Valley (Northern Apennines, Italy). *Hystrix* 7, 137–142. <https://doi.org/10.4404/hystrix-7.1-2-4062>
- Martinoli, A., Preatoni, D.G., Chiarenzi, B., Wauters, L.A., Tosi, G., 2001. Diet of stoats (*Mustela erminea*) in an Alpine habitat: the importance of fruit consumption in summer. *Acta Oecologica* 22, 45–53. [https://doi.org/10.1016/S1146-609X\(01\)01102-X](https://doi.org/10.1016/S1146-609X(01)01102-X)
- Massara, R.L., Oliveira Paschoal, A.M. de, Hirsch, A., Chiarello, A.G., 2012. Diet and habitat use by maned wolf outside protected areas in Eastern Brazil. *Trop. Conserv. Sci.* 5, 284–300. <https://doi.org/10.1177/194008291200500305>
- Mbizah, M.M., Marino, J. and Groom, R.J. 2012. Diet of four sympatric carnivores in Savé Valley Conservancy, Zimbabwe: implications for conservation of the African wild dog (*Lycaon pictus*). *South African Journal of Wildlife Research* 42: 94–103.
- McLellan, B.N., 2011. Implications of a high-energy and low-protein diet on the body composition, fitness, and competitive abilities of black (*Ursus americanus*) and grizzly (*Ursus arctos*) bears. *Can. J. Zool.* 89, 546–558. <https://doi.org/10.1139/z11-026>
- McShane, T.O., Grettenberger, J.F., 1984. Food of the golden jackal (*Canis aureus*) in central Niger. *Afr. J. Ecol.* 22, 49–53. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2028.1984.tb00673.x>
- Mealey, S.P., 1975. The natural food habits of free ranging grizzly bears in Yellowstone National Park, 1973-1974. Montana State University. <https://doi.org/10.2307/3872882>
- Medina, G., 1997. A comparison of the diet and distribution of southern river otter (*Lutra provocax*) and mink (*Mustela vison*) in Southern Chile. *J. Zool.* 242, 291–297. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1997.tb05802.x>
- Medina-Vogel, G., C. Delgado Rodriguez, R. E. Alvarez P., and J. L. Bartheld, V. 2004. Feeding ecology of the marine otter (*Lutra felina*) in a rocky seashore of the south of Chile. *Mar. Mammal Sci.* 20:134–144.
- Meena, V., Y. V. Jhala, R. Chellam, and B. Pathak. 2011. Implications of diet composition of Asiatic lions for their conservation. *J. Zool.* 284:60–67.
- Melville, H.I.A.S., Bothma, J. du P. and Mills, M.G.L. 2004. Prey selection by caracal in the Kgalagadi Transfrontier Park. *South African Journal of Wildlife Research* 34: 67–75.
- Mengüllüoğlu, D., H. Ambarlı, A. Berger, and H. Hofer. 2018. Foraging ecology of Eurasian lynx populations in southwest Asia: conservation implications for a diet specialist. *Ecol. Evol.* 8:9451–9463.
- Mills, M.G.L., Mills, M.E.J., 1978. The diet of the brown hyaena *Hyaena brunnea* in the Southern Kalahari. *Koedoe* 21, 125–149. <https://doi.org/10.4102/koedoe.v21i1.968>

- Moleón, M. and Gil-Sánchez, J.M. 2006. Food habits of the wildcat (*Felis silvestris*) in a peculiar habitat: the Mediterranean high mountain. *Journal of Zoology* 260: 17–22.
- Moors, P.J., 1975. The food of weasels (*Mustela nivalis*) on farmland in north-east Scotland. *J. Zool.* 177, 455–461. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1975.tb02245.x>
- Moreno, R. S., R. W. Kays, and R. Samudio. 2006. Competitive release in diets of ocelot (*Leopardus pardalis*) and puma (*Puma concolor*) after jaguar (*Panthera onca*) decline. *J. Mammal.* 87:808–816.
- Motta-Junior, J.C., 2000. Variação temporal e seleção de presas na dieta do lobo guará na Estação Ecológica de Luis Antônio, in: Santos, J.E., Pires, J.S.R. (Eds.), Estação Ecológica de Jataí. Volumen I. RIMA Editora, São Carlos, pp. 331–346.
- Motta-Junior, J.C., Lombardi, J.A., Talamoni, S.A., 1994. Notes on crab-eating fox (*Dusicyon thous*) seed dispersal and food habits in southeastern Brazil. *Mammalia* 58, 156–159.
- Motta-Junior, J.C., Talamoni, S.A., Lombardi, J.A., Simokomaki, K., 1996. Diet of the maned wolf, *Chrysocyon brachyurus*, in central Brazil. *J. Zool.* 240, 277–284. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1996.tb05284.x>
- Mukherjee, S., Goyal, S.P., Johnsingh, A.J.T. and Leite Pitman, M.R.P. 2004. The importance of rodents in the diet of jungle cat (*Felis chaus*), caracal (*Caracal caracal*) and golden jackal (*Canis aureus*) in Sariska Tiger Reserve, Rajasthan, India. *Journal of Zoology* 262: 405–411.
- Müller, S. 2006. [Diet composition of wolves (*Canis lupus*) on the Scandinavian peninsula determined by scat analysis. PhD. Thesis, Technical University of Munich.
- Mullu, D., Balakrishnan, M., 2014. Ecology of African civet (*Civettictis civetta*) in Arba Minch Forest, Arba Minch, Ethiopia. *Sci. Technol. arts Res. J.* 3, 99–102. <https://doi.org/10.4314/star.v3i3.16>
- Muñoz-Pedrerros, A., Yáñez, J., Norambuena, H. V. and Zúñiga, A. 2018. Diet, dietary selectivity and density of South American grey fox, *Lycalopex griseus*, in Central Chile. *Integrative Zoology* 13: 46–57.
- Murakami, T. 2003. Food habits of the Japanese sable *Martes zibellina brachyura* in eastern Hokkaido, Japan. *Mammal Study* 28:129–134.
- Murdoch, J.D., Buyandelger, S., 2010. An account of badger diet in an arid steppe region of Mongolia. *J. Arid Environ.* 74, 1348–1350. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2010.04.009>
- Murdoch, J.D., Munkhzul, T., Buyandelger, S., Reading, R.P. and Sillero-Zubiri, C. 2010. Seasonal food habits of corsac and red foxes in Mongolia and the potential for competition. *Mammalian Biology* 75: 36–44.
- Murphy, E.C., Dowding, J.E., 1994. Range and diet of stoats (*Mustela erminea*) in a New Zealand beech forest. *N. Z. J. Ecol.* 18, 11–18.
- Murphy, S.M., Ulrey, W.A., Guthrie, J.M., Maehr, D.S., Abrahamson, W.G., Maehr, S.C., Cox, J.J., 2017. Food habits of a small Florida black bear population in an endangered ecosystem. *Ursus* 28, 92–104. <https://doi.org/10.2192/URSU-D-16-00031.1>
- Nadeem, M.S., Naz, R., Shah, S.I., Beg, M.A., Kayani, A.R., Mushtaq, M. and Mahmood, T. 2012. Season- and locality-related changes in the diet of Asiatic jackal (*Canis aureus*) in Potohar, Pakistan. *Turkish Journal of Zoology* 36: 798–805.
- Nakabayashi, M., 2015. Feeding ecology of three frugivorous civets in Borneo. Kyoto University. <https://doi.org/10.14989/doctor.k18842>
- Nakamura, T., N. Kanzaki, and N. Maruyama. 2001. Seasonal changes in food habits of Japanese martens in Hinode-cho and Akiruno-shi, Tokyo. *Wildl. Conserv. Japan* 6:15–24.
- Nava-Vargas, V., Tejero-Díez, J.D., Chávez-Tapia, C.B., 1999. Hábitos alimentarios del cacomixtle *Bassariscus astutus* (Carnivora: Procyonidae) en un matorral xerófilo de Hidalgo, México. *An. del Inst. Biol. Ser. Zool.* 70, 51–63.
- Nayerul Haque, M. D., and V. S. Vijayan. 1993. Food habits of the fishing cat *Felis viverrina* in Keoladeo National Park, Bharatpur, Rajasthan. *J. Bombay Nat. Hist. Soc.* 90:498–500.
- Nayerul Haque, M. D., and V. S. Vijayan. 1995. Food habits of the smooth Indian otter (*Lutra perspicillata*) in Keoladeo National Park, Bharatpur, Rajasthan (India). *Mammalia* 59:345–348.
- Neal, E., 1970. The banded mongoose, *Mungos mungo* Gmelin. *East African Wildl. J. (African J. Ecol.* 8, 63–71. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2028.1970.tb00831.x>
- Nel, J.A.J. 1978. Notes on the food and foraging behavior of the bat-eared fox, *Otocyon megalotis*. *Bulletin of Carnegie Museum of Natural History* 6: 132–137.
- Noordhuis, R. 2002. The river otter (*Lontra canadensis*) in Clarcke county (Georgia, USA) - survey, food habits and environmental factors. *IUCN Otter Spec. Gr. Bull.* 19:75–86.

- Nowak, S., Mystajek, R.W., Kłosińska, A. and Gabryś, G. 2011. Diet and prey selection of wolves (*Canis lupus*) recolonising Western and Central Poland. *Mammalian Biology* 76: 709–715.
- Nozaki, E., Azuma, S., Aoi, T., Torii, H., Ito, T., Maeda, K., 1983. Food habits of Japanese black bear. *Bears Their Biol. Manag.* 5, 106–109. <https://doi.org/10.2307/3872526>
- Núñez Placencia, P. del C., 2014. Ecología alimentaria de la nutria marina chungungo (*Lontra felina*; Molina, 1782) en la Isla Guafo, region de Los Lagos, Chile. Universidad Austral de Chile.
- Núñez, M.B., Bozzolo, L., 2006. Descripción de la dieta del zorro gris, *Pseudalopex griseus* (Canidae) (Gray, 1869), en el Parque Nacional Sierra de las quijadas, San Luis, Argentina. *Gayana (Concepción)* 70, 163–167. <https://doi.org/10.4067/S0717-65382006000200002>
- Odden, J., J. D. C. Linnell, and R. Andersen. 2006. Diet of Eurasian lynx, *Lynx lynx*, in the boreal forest of southeastern Norway: the relative importance of livestock and hares at low roe deer density. *Eur. J. Wildl. Res.* 52:237–244.
- Odden, M., P. Wegge, and T. Fredriksen. 2010. Do tigers displace leopards? If so, why? *Ecol. Res.* 25:875–881.
- Ohdachi, S., Aoi, T., 1987. Japan food habits of brown bears in Hokkaido, Japan. *Bears their Biol. Manag.* 7, 215–220.
- Olmos, F., 1993. Notes on the food habits of Brazilian “Caatinga” carnivores. *Mammalia* 57, 126–130.
- Oubellil, D., 2011. Sélection de l’habitat et écologie alimentaire du Chacal doré *Canis aureus algirensis* dans le Parc National de Djurdjura. Université Mouloud Mammeri de Tizi Ouzou.
- Owens, M.J., Owens, D.D., 1978. Feeding ecology and its influence on social organization in Brown hyenas (*Hyaena brunnea*, Thunberg) of the Central Kalahari Desert. *East African Wildl. J. (African J. Ecol.* 16, 113–135. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2028.1978.tb00433.x>
- Palacios, R., R. S. Walker, and A. J. Novaro. 2012. Differences in diet and trophic interactions of Patagonian carnivores between areas with mostly native or exotic prey. *Mamm. Biol.* 77:183–189.
- Palazón, S., Rafart, E., 2010. Dieta de la gineta común *Genetta genetta* (Linnaeus, 1758) en los hábitats riparios de Navarra. *Galemys* 22, 3–18.
- Palazón, S., Ruiz-Olmo, J., Gosálbez, J., 2004. Diet of European mink (*Mustela lutreola*) in Northern Spain. *Mammalia* 68, 159–165. <https://doi.org/10.1515/mamm.2004.016>
- Palazón, S., Ruiz-Olmo, J., Gosálbez, J., 2008. Autumn–winter diet of three carnivores, European mink (*Mustela lutreola*), Eurasian otter (*Lutra lutra*) and small-spotted genet (*Genetta genetta*), in northern Spain. *Anim. Biodivers. Conserv.* 31, 37–43.
- Palomares, F., Delibes, M., 1991. Dieta del meloncillo, *Herpestes ichneumon*, en el Coto del Rey (Norte del Parque Nacional de Doñana, S.O. de España). *Acta Vertebr.*
- Panthi, S., Aryal, A., Coogan, S.C.P., 2019. Diet and macronutrient niche of Asiatic black bear (*Ursus thibetanus*) in two regions of Nepal during summer and autumn. *Ecol. Evol.* 9, 3717–3727. <https://doi.org/10.1002/ece3.4926>
- Paralikiidis, N.P., Papageorgiou, N.K., Kontsiotis, V.J., Tsiompanoudis, A.C., 2010. The dietary habits of the brown bear (*Ursus arctos*) in western Greece. *Mammal. Biol.* 75, 29–35. <https://doi.org/10.1016/j.mambio.2009.03.010>
- Pardini, R. 1998. Feeding ecology of the neotropical river otter *Lontra longicaudis* in an Atlantic Forest stream, south-eastern Brazil. *J. Zool.* 245:385–391.
- Parker, G. R., J. W. Maxwell, L. D. Morton, and G. E. J. Smith. 1983. The ecology of the lynx (*Lynx canadensis*) on Cape Breton Island. *Can. J. Zool.* 61:770–786.
- Parry, G. S., S. Burton, B. Cox, and D. W. Forman. 2011. Diet of coastal foraging Eurasian otters (*Lutra lutra* L.) in Pembrokeshire south-west Wales. *Eur. J. Wildl. Res.* 57:485–494.
- Pedó, E., Tomazzoni, A.C., Hartz, S.M. and Christoff, A.U. 2006. Diet of crab-eating fox, *Cerdocyon thous* (Linnaeus) (Carnivora, Canidae), in a suburban area of southern Brazil. *Revista Brasileira de Zoologia* 23: 637–641.
- Pellanda, M., Almeida, C.M.C., Santos, M. de F.M. dos, Hartz, S.M., 2010. Dieta do mão-pelada (*Procyon cancrivorus*, Procyonidae, Carnivora) no Parque Estadual de Itapuã, sul do Brasil. *Neotrop. Biol. Conserv.* 5, 154–159. <https://doi.org/10.4013/nbc.2010.53.03>
- Pereira, J. A., R. S. Walker, and A. J. Novaro. 2012. Effects of livestock on the feeding and spatial ecology of Geoffroy’s cat. *J. Arid Environ.* 76:36–42.
- Persson, I.-L., Wikan, S., Swenson, J.E., Mysterud, I., 2001. The diet of the brown bear *Ursus arctos* in the Pasvik Valley, northeastern Norway. *Wildlife Biol.* 7, 27–37. <https://doi.org/10.2981/wlb.2001.006>

- Peyton, B., 1980. Ecology, distribution, and food habits of spectacled bears, *Tremarctos ornatus*, in Peru. *J. Mammal.* 61, 639–652. <https://doi.org/10.2307/1380309>
- Poblete, A.A., Górski, K., Moscoso, J., 2019. Estimación de dietas del chungungo *Lontra felina* (Molina, 1782) en dos localidades de la región del Biobío, Chile. *Gayana (Concepción)* 83, 1–9. <https://doi.org/10.4067/S0717-65382019000100001>
- Popp, J.N., Hamr, J., Larkin, J.L., Mallory, F.F., 2018. Black bear (*Ursus americanus*) and wolf (*Canis spp.*) summer diet composition and ungulate prey selectivity in Ontario, Canada. *Mammal Res.* 63, 433–441. <https://doi.org/10.1007/s13364-018-0368-y>
- Porto, L. and Rui, A.M. 2019. Diet and habitat use by two sympatric canids in the Pampas of South America. *Neotropical Biology and Conservation* 14: 1–12.
- Posłuszny, M., M. Pilot, J. Goszczyński, and B. Gralak. 2007. Diet of sympatric pine marten (*Martes martes*) and stone marten (*Martes foina*) identified by genotyping of DNA from faeces. *Ann. Zool. Fennici* 44:269–284.
- Pradhan, S., Saha, G.K. and Khan, J.A. 2001. Food habits of the red panda, *Ailurus fulgens* in the Singhalila National Park, Darjeeling, India. *Journal of the Bombay Natural History Society* 98: 224–230.
- Prigioni, C., de Marinis, A.M., 1995. Diet of the polecat *Mustela putorius* L. in riverine habitats (Northern Italy). *Hystrix* 7, 69–72. <https://doi.org/10.4404/hystrix-7.1-2-4054>
- Prigioni, C., Tacchi, F., 1991. Nicchia trofica della volpe *Vulpes vulpes* nella valle del Ticino. *Hystrix* 3, 65–75. <https://doi.org/10.4404/hystrix-3.1-3941>
- Proulx, G., 2016. American badger predation on Richardson's ground squirrels in southwestern Saskatchewan, Canada, in: Proulx, G., Do Linh San, E. (Eds.), *Badgers: Systematics, Biology, Conservation and Research Techniques*. Alpha Wildlife Publications, Sherwood Park, pp. 219–236.
- Quintela, F.M., Iob, G., Artioli, L.G.S., 2014. Diet of *Procyon cancrivorus* (Carnivora, Procyonidae) in restinga and estuarine environments of southern Brazil. *Iheringia. Série Zool.* 104, 143–149. <https://doi.org/10.1590/1678-476620141042143149>
- Rahajanirina, L. P. 2003. Contribution à l'étude biologique, écologique et ethologique de *Cryptoprocta ferox* (Bennett, 1833) dans la forêt de la région de Tsimaloto, du Parc National d'Ankarafantsika, Madagascar. Université d'Antananarivo.
- Ramesh, T., and C. T. Downs. 2015. Diet of serval (*Leptailurus serval*) on farmlands in the Drakensberg Midlands, South Africa. *Mammalia* 79:399–407.
- Ramesh, T., K. Sankar, and Q. Qureshi. 2009. Additional notes on the diet of sloth bear *Melursus ursinus* in Mudumalai Tiger Reserve as shown by scat analysis. *J. Bombay Nat. Hist. Soc.* 106:204–206.
- Ramnanan, R., Swanepoel, L.H. and Somers, M.J. 2013. The diet and presence of African wild dogs (*Lycaon pictus*) on private land in the Waterberg Region, South Africa. *South African Journal of Wildlife Research* 43: 68–73.
- Rasolofoniaina, B., P. Razafy, A. Andrianarimisa, E. Razafimahatratra, and P. M. Kappeler. 2019. Feeding ecology of the bokiboky, *Mungotictis decemlineata* (family Eupleridae). *Malagasy Nat.* 13:152–161.
- Rather, T.A., Tajdar, S., Kumar, S., Khan, J.A., 2020. Seasonal variation in the diet of sloth bears in Bandhavgarh Tiger Reserve, Madhya Pradesh, India. *Ursus* 31e12, 1–8. <https://doi.org/10.2192/URSUS-D-19-00013.2>
- Ray, J.C., 1997. Comparative ecology of two African forest mongooses, *Herpestes naso* and *Atilax paludinosus*. *Afr. J. Ecol.* 35, 237–253. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2028.1997.086-89086.x>
- Ray, J.C., Sunquist, M.E., 2001. Trophic relations in a community of African rainforest carnivores. *Oecologia* 127, 395–408. <https://doi.org/10.1007/s004420000604>
- Reid, D., Jiang, M., Teng, Q., Qin, Z., Hu, J., 1991. Ecology of the asiatic black bear (*Ursus thibetanus*) in Sichuan, China. *Mammalia* 55, 221–237. <https://doi.org/10.1515/mamm.1991.55.2.221>
- Reid, D.G., Jinchu, H. and Yan, H. 1991. Ecology of the red panda *Ailurus fulgens* in the Wolong Reserve, China. *Journal of Zoology* 225: 347–364.
- Reimov, R & Nuriatdinov, T. (1970) Ecological and morphological features of some mammals from the family Mustelidae near the delta of the river Amud Dar'ia *Ekologiya*, 5, 83-84.
- Ríos-Uzeda, B., Villalpando, G., Palabral, O., Álvarez, O., 2009. Dieta de oso andino en la región alta de Apolobamba y Madidi en el norte de La Paz, Bolivia. *Ecol. en Bol.* 44, 50–55.
- Rivadeneira-Canedo, C., 2008. Study of the Andean bear (*Tremarctos ornatus*) as a legitimate seed disperser and elements of its diet in the region of Apolobamba-Bolivia. *Ecol. en Bol.* 43, 29–40.

- Rivest, P., Bergeron, J.-M., 1981. Density, food habits, and economic importance of raccoons (*Procyon lotor*) in Quebec agrosystems. *Can. J. Zool.* 59, 1755–1762. <https://doi.org/10.1139/z81-241>
- Roberts, N.M., Rabeni, C.F., Stanovick, J.S., Hamilton, D.A., 2008. River otter food habits in the Missouri Ozarks. *Can. F. Nat.* 122, 303–311.
- Roberts, P.D., Somers, M.J., White, R.M., Nel, J.A.J., 2007. Diet of the South African large-spotted genet *Genetta tigrina* (Carnivora, Viverridae) in a coastal dune forest. *Acta Theriol. (Warsz.)* 52, 45–53. <https://doi.org/10.1007/BF03194198>
- Rocha, A.C.C.L., 2008. Dieta de três espécies de carnívoros simpátricos no Parque Nacional Grande Sertão Veredas, MG e Ecologia e comportamento do lobo-guará (*Chrysocyon brachyurus*, Illiger, 1815). Universidade Federal de Minas Gerais.
- Rocha-Mendes, F., S. B. Mikich, J. Quadros, and W. A. Pedro. 2010. Feeding ecology of carnivores (Mammalia, Carnivora) in Atlantic Forest remnants, Southern Brazil. *Biota Neotrop.* 10:21–30.
- Rodrigues, D.H.D., 2017. Dieta de quatis (*Procyonidae*: *Nasua nasua* Linnaeus, 1766) em áreas de visitação pública no Parque Nacional do Caparaó e Parque Municipal das Mangabeiras. Universidade Federal de Viçosa.
- Rodriguez, F.H.G., Hass, A., Lacerda, A.C.R., Grando, R.L.S.C., Bagno, M.A., Bezerra, A.M.R., Silva, W.R., 2007. Feeding habits of the maned wolf (*Chrysocyon brachyurus*) in the Brazilian Cerrado. *Mastozoología Neotrop.* 14, 37–51.
- Rodríguez-Bolaños, A., A. Cadena, and P. Sánchez. 2000. Trophic characteristics in social groups of the Mountain coati, *Nasuella olivacea* (Carnivora: Procyonidae). *Small Carniv. Conserv. Newsl. J. IUCN/SSC Mustelid, Viver. Procyonid Spec. Gr.* 23:1–6.
- Rodríguez-Jorquera, I., Sepúlveda, M.A., 2011. Trophic spatial variations in the Southern river otter, *Lontra provocax*, in freshwater habitats, Chile. *IUCN Otter Spec. Gr. Bull.* 28, 70–75.
- Romain, D.A., Obbard, M.E., Atkinson, J.L., 2013. Temporal variation in food habits of the American black bear (*Ursus americanus*) in the boreal forest of northern Ontario. *Can. Field-Naturalist* 127, 118–130. <https://doi.org/10.22621/cfn.v127i2.1442>
- Romero, V.L., 2017. Ecología trófica, uso del hábitat y densidad de tres especies de cánidos (Carnivora, Canidae) simpátricos en el Parque Nacional Mburucuyá, Corrientes, Argentina. Universidad Nacional del Nordeste.
- Romo, M.C. 1995. Food habits of the Andean fox (*Pseudalopex culpaeus*) and notes on the mountain cat (*Felis colocolo*) and puma (*Felis concolor*) in the Río Abiseo National Park, Perú. *Mammalia* 59: 335–343.
- Rood, J.P., 1975. Population dynamics and food habits of the banded mongoose. *East African Wildl. J. (African J. Ecol.* 13, 89–111. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2028.1975.tb00125.x>
- Rosalino, L.M., Santos-Reis, M., 2002. Feeding habits of the common genet *Genetta genetta* (Carnivora: Viverridae) in a semi-natural landscape of central Portugal. *Mammalia* 66, 195–205. <https://doi.org/10.1515/mamm.2002.66.2.195>
- Rosas, F.C.W., Zuanon, J.A.S., Carter, S.K., 1999. Feeding ecology of the giant otter, *Pteronura brasiliensis*. *Biotropica* 31, 502–506. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.1999.tb00393.x>
- Rosas-Ribeiro, P. F., F. C. W. Rosas, and J. Zuanon. 2012. Conflict between Fishermen and Giant Otters *Pteronura brasiliensis* in Western Brazilian Amazon. *Biotropica* 44:437–444.
- Ross, S., B. Munkhtsog, and S. Harris. 2010. Dietary composition, plasticity, and prey selection of Pallas's cats. *J. Mammal.* 91:811–817.
- Rowe-Rowe, D. T., 1975. — Biology of Natal Muselids. M. Sc. thesis, University of Natal, Durban.
- Rulison, E.L., Luiselli, L., Burke, R.L., 2012. Relative impacts of habitat and geography on raccoon diets. *Am. Midl. Nat.* 168, 231–246. <https://doi.org/10.1674/0003-0031-168.2.231>
- Ryszkowski, L., Wagner, C.K., Goszczyński, J., Truszkowski, J., 1971. Operation of predators in a forest and cultivated fields. *Ann. Zool. Fennici* 8, 160–168.
- Sade, S., J. R. Rau, and J. I. Orellana. 2012. Dieta del quique (*Galictis cuja* Molina 1782) en un remanente de bosque valdiviano fragmentado del sur de Chile. *Gayana (Concepción)* 76:112–116.
- Sáenz, J. 1994. Ecología del pizote (*Nasua narica*) y su papel como dispersador de semillas en el bosque seco tropical, Costa Rica. Tesis de Maestría en Manejo de Vida Silvestre, Universidad Nacional, San José, Costa Rica.
- Salvador, A. and Abad, P.L. 1987. Food habits of a wolf population (*Canis lupus*) in León province, Spain. *Mammalia* 51: 45–52.
- Sánchez, M., Rodrigues, P., Ortuño, V., Herrero, J., 2008. Feeding habits of the genet *Genetta genetta* in an Iberian continental wetland. *Hystrix* 19, 133–142. <https://doi.org/10.4404/hystrix-19.2-4423>

- Sánchez-González, R., A. D. Hernández-Saint Martin, O. C. Rosas Rosas, and J. García-Chávez. 2018. Diet and abundance of bobcat (*Lynx rufus*) in the Potosino-Zacatecano Plateau, Mexico. *Therya* 9:107–112.
- Sandoval Sandoval, M. del R., 1998. Hábitos de alimentación del coyote *Canis latrans vigilis*, Merriam 1897 en la región de Tenacatita, Jalisco. Universidad de Guadalajara.
- Sankar, K., and B. Jethwa. 2002. Notes on the food habits of striped hyena *Hyaena hyaena* Linn. 1758 in Sariska Tiger Reserve, Rajasthan. *J. Bombay Nat. Hist. Soc.* 99:104–105.
- Sankar, K., Johnsingh, A.J.T., 2002. Food habits of tiger (*Panthera tigris*) and leopard (*Panthera pardus*) in Sariska Tiger Reserve, Rajasthan, India, as shown by scat analysis. *Mammalia* 66, 285–289.
- Sansores Sánchez, R.E., 2016. Influencia de los recursos antropogénicos en la abundancia y dieta del babisuri (*Bassariscus astutus saxicola* Merriam, 1897) en el complejo insular Espíritu Santo, B.C.S., México. Centro de investigaciones biológicas del noroeste, S.C.
- Santos, E.F., Setz, E.Z.F., Gobbi, N., 2003. Diet of the maned wolf (*Chrysocyon brachyurus*) and its role in seed dispersal on a cattle ranch in Brazil. *J. Zool.* 260, 203–208.
<https://doi.org/10.1017/S0952836903003650>
- Santos, M.J., Matos, H.M., Baltazar, C., Grilo, C., Santos-Reis, M., 2009. Is polecat (*Mustela putorius*) diet affected by “mediterraneity”? *Mamm. Biol.* 74, 448–455.
<https://doi.org/10.1016/j.mambio.2009.08.007>
- Sasaki, H. and Kawabara, M. 1994. Food habits of the raccoon dog *Nyctereutes procyonoides viverrinus* in a mountainous area of Japan. *Journal of the Mammalogical Society of Japan* 19: 1–8.
- Sasaki, H., Ono, Y., 1994. Habitat use and selection of the Siberian weasel *Mustela sibirica coreana* during the non-mating Season. *J. Mammal. Soc. Japan* 19, 21–32.
- Schaller, G. B. 1967. The deer and the tiger. University of Chicago Press, Chicago, 370 pp.
- Schaller, G.B. 1998. Wildlife of the Tibetan steppe. University of Chicago Press, Chicago, IL, USA.
- Schaller, G.B., Qitao, T., Johnson, K.G., Xiaoming, W., Heming, S., Jinchu, H., 1989. The feeding ecology of giant pandas and Asiatic black bears in the Tangjiahe Reserve, China, in: Gittleman, J.L. (Ed.), *Carnivore Behavior, Ecology, and Evolution*. Vol. 1. Cornell University Press, Ithaca, NY, pp. 212–241. <https://doi.org/10.7591/9781501745812-014>
- Schenone, L., Aristarchi, C., Meriggi, A., 2004. Ecología del lupo (*Canis lupus*) in Provincia di Genova: distribuzione, consistenza, alimentazione e impatto sulla zootecnia. *Hystrix* 15, 13–30.
<https://doi.org/10.4404/hystrix-15.2-4333>
- Scognamillo, D., I. E. Maxit, M. Sunquist, and J. Polisar. 2003. Coexistence of jaguar (*Panthera onca*) and puma (*Puma concolor*) in a mosaic landscape in the Venezuelan llanos. *J. Zool.* 259:269–279.
- Selko, L.F., 1937. Food habits of Iowa skunks in the fall of 1936. *J. Wildl. Manage.* 1, 70–76.
<https://doi.org/10.2307/3795763>
- Sethy, J., Chauhan, N.P.S., 2018. Dietary preference of Malayan sun bear *Helarctos malayanus* in Namdapha Tiger Reserve, Arunachal Pradesh, India. *Wildlife Biol.* wlb.00351.
<https://doi.org/10.2981/wlb.00351>
- Sidorovich, V. E., A. A. Sidorovich, and I. V. Izotova. 2006. Variations in the diet and population density of the red fox *Vulpes vulpes* in the mixed woodlands of northern Belarus. *Mammal. Biol.* 71:74–89.
- Sidorovich, V. E., D. A. Krasko, and A. A. Dyman. 2005. Landscape-related differences in diet, food supply and distribution pattern of the pine marten, *Martes martes* in the transitional mixed forest of northern Belarus. *Folia Zool.* 54:39–52.
- Sidorovich, V.E. 2001. Findings on the ecology of hybrids between the European mink *Mustela lutreola* and polecat *M. putorius* at the Lovat upper reaches, NE Belarus. *Small Carnivore Conservation* 24: 1–5.
- Sidorovich, V.E., Polozov, A.G., Lauzhel, G.O., Krasko, D.A., 2000. Dietary overlap among generalist carnivores in relation to the impact of the introduced raccoon dog *Nyctereutes procyonoides* on native predators in northern Belarus. *Zeitschrift für Säugetierkd.* 65, 271–285.
- Sidorovich, V.E., Solovej, I.A., Sidorovich, A.A. and Dyman, A.A. 2008. Seasonal and annual variation in the diet of the raccoon dog *Nyctereutes procyonoides* in northern Belarus: the role of habitat type and family group. *Acta Theriologica* 53: 27–38.
- Sidorovich, V.E., Tikhomirova, L.L., Jędrzejewska, B., 2003. Wolf *Canis lupus* numbers, diet and damage to livestock in relation to hunting and ungulate abundance in northeastern Belarus during 1990–2000. *Wildlife Biol.* 9, 103–111. <https://doi.org/10.2981/wlb.2003.032>
- Sielfeld WK. 1990. Dieta del chungungo (*Lutra felina*, Molina, 1782) (Mustelidae, Carnivora) en Chile austral. *Revista de Investigaciones Científicas y Técnicas, Serie Ciencias de Mar* 1: 23-29

- Sielfeld, W. 1989. Sobreposición de nicho y patrones de distribución de *Lutra felina* y *L. provocax* (Mustelidae, Carnivora) en el medio marino de Sudamerica Austral. *Ans Mus Hist Nat Valparaiso* 20:103-108
- Sillero-Zubiri, C. and Gottelli, D. 1995. Diet and Feeding Behavior of Ethiopian Wolves (*Canis simensis*). *Journal of Mammalogy* 76: 531–541.
- Sillero-Zubiri, C., Hoffmann, M. and Macdonald, D.W. 2004. Canids: Foxes, Wolves, Jackals and Dogs. Status Survey and Conservation Action Plan. IUCN/SSC Canid Specialist Group, Gland, Switzerland and Cambridge, .
- Silva, J.A., Talamoni, S.A., 2003. Diet adjustments of maned wolves, *Chrysocyon brachyurus* (Illiger) (Mammalia, Canidae), subjected to supplemental feeding in a private natural reserve, Southeastern Brazil. *Rev. Bras. Zool.* 20, 339–345. <https://doi.org/10.1590/S0101-81752003000200026>
- Silva, R.E., Rosas, F.C.W., Zuanon, J., 2014. Feeding ecology of the giant otter (*Pteronura brasiliensis*) and the Neotropical otter (*Lontra longicaudis*) in Jaú National Park, Amazon, Brazil. *J. Nat. Hist.* 48, 465–479. <https://doi.org/10.1080/00222933.2013.800607>
- Simonetti, J.A., Poiani, A., Raedeke, K.J., 1984. Food habits of *Dusicyon griseus* in Northern Chile. *J. Mammal.* 65, 515–517. <https://doi.org/10.2307/1381109>
- Skarén, U. 1993. Food of *Lutra lutra* in Central Finland. *IUCN Otter Spec. Gr. Bull.* 8:31–34.
- Slough, B. G., W. R. Archibald, S. S. Beare, and R. H. Jessup. 1989. Food habits of martens, *Martes americana*, in the South Central Yukon territory. *Can. Field-Naturalist* 103:18–22.
- Smirnov, M. & Noskov, V. (1977) The badger in Buriatia, Ohota i Ohotnichie Hozaistvo, 2, 12-14
- Snead, E., Hendrickson, G.O., 1942. Food habits of the badger in Iowa. *J. Mammal.* 23, 380–391. <https://doi.org/10.2307/1375048>
- Somers, M. J. 2000. Seasonal variation in the diet of Cape clawless otters (*Aonyx capensis*) in a marine habitat. *African Zool.* 35:261–268.
- Somers, M. J., and J. A. J. Nel. 2003. Diet in relation to prey of Cape clawless otters in two rivers in the Western Cape Province, South Africa. *African Zool.* 38:317–326.
- Sovada, M. A., C. C. Roy, and D. J. Telesco. 2001. Seasonal food habits of swift fox (*Vulpes velox*) in cropland and rangeland landscapes in western Kansas. *Am. Midl. Nat.* 145:101–111.
- Ståhlberg, S., Bassi, E., Viviani, V., Apollonio, M., 2017. Quantifying prey selection of Northern and Southern European wolves (*Canis lupus*). *Mamm. Biol.* 83, 34–43. <https://doi.org/10.1016/j.mambio.2016.11.001>
- Stein, A. B., T. K. Fuller, and L. L. Marker. 2013. Brown hyaena feeding ecology on Namibian farmlands. *South African J. Wildl. Res.* 43:27–32.
- Steinmetz, R., Seuaturien, N., Intanajitjuy, P., Inrueang, P. and Prempre, K. 2020. The effects of prey depletion on dietary niches of sympatric apex predators in Southeast Asia. *Integrative Zoology*.
- Stenseth, N.E., Lutnæs, P.N., Bjarnadóttir, V., Dahle, B., Fossum, K.H., Jørgensen, P., Johansen, T., Neumann, W., Opseth, O., Rønning, O., Steyaert, S.M.J.G., Zedrosser, A., Brunberg, S., Swenson, J.E., 2016. Seasonal and annual variation in the diet of brown bears *Ursus arctos* in the boreal forest of southcentral Sweden. *Wildlife Biol.* 22, 107–116. <https://doi.org/10.2981/wlb.00194>
- Stuart, C. and Stuart, T. 2003. A note on the diet of the water mongoose *Atilax paludinosus* in the central Great Karoo, South Africa. *Small Carnivore Conservation* 29: 13–14.
- Stuart, C. and Stuart, T. 2003. A short note on the analysis of the scats of water mongoose *Atilax paludinosus* and rusty-spotted genet *Genetta maculata* from Kasanka National Park, north-east Zambia. *Small Carnivore Conservation* 29: 15.
- Stuart, C., and T. Stuart. 1998. Notes on the diet of four species of viverrid in a limited area of southern Namaqualand, Northern Cape, South Africa. *Small Carniv. Conserv. Newsl. J. IUCN/SSC Mustelid, Viver. Procyonid Spec. Gr.* 19:9–10.
- Stuart, C.T. 1976. Diet of the Black Backed Jackal *Canis mesomelas* in the Central Namib Desert, South West Africa. *Zoologica Africana* 11: 193–205.
- Stuart, C.T., 1983. Food of the large grey mongoose *Herpestes ichneumon* in the south-west Cape Province. *South African J. Zool.* 18, 401–403. <https://doi.org/10.1080/02541858.1983.11447845>
- Stuart, C.T., Shaughnessy, 1984. Content of *Hyaena brunnea* and *Canis mesomelas* scats from southern coastal Namibia. *Mammalia* 48, 611–612.
- Stuart, C.T., Stuart, T. and Pereboom, V. 2003. Diet of the bat-eared fox (*Otocyon megalotis*), based on scat analysis, on the Western Escarpment, South Africa. *Canid News* 6: 1–5.

- Stuewer, F.W., 1943. Raccoons: their habits and management in Michigan. *Ecol. Monogr.* 13, 203–257. <https://doi.org/10.2307/1943528>
- Su, S. and Sale, J. 2007. Niche differentiation between common palm civet *Paradoxurus hermaphroditus* and small indian civet *Viverricula indica* in regenerating degraded forest, Myanmar. *Small Carnivore Conservation* 36: 30–34.
- Sunquist, M. E., E Sunquist, and D. E. Daneke. 1989. Ecological separation in a Venezuelan llanos carnivore community. Pp. 197–232, in *Advances in Neotropical mammalogy* (K. H. Redford and J. E Eisenberg, eds.). Sandhill Crane Press, Gainesville, Florida, 614 pp.
- Swingen, M.B., DePerno, C.S. and Moorman, C.E. 2015. Seasonal coyote diet composition at a low-productivity site. *Southeastern Naturalist* 14: 397–404.
- Tatara, M., and T. Doi. 1994. Comparative analyses on food habits of Japanese marten, Siberian weasel and leopard cat in the Tsushima islands, Japan. *Ecol. Res.* 9:99–107.
- Thinley, P., Kamler, J.F., Wang, S.W., Lham, K., Stenkewitz, U. and Macdonald, D.W. 2011. Seasonal diet of dholes (*Cuon alpinus*) in northwestern Bhutan. *Mammalian Biology* 76: 518–520.
- Tiralla, N., Holzapfel, M., Ansorge, H., 2021. Feeding ecology of the wolf (*Canis lupus*) in a near-natural ecosystem in Mongolia. *Mamm. Biol.* 101, 83–89. <https://doi.org/10.1007/s42991-020-00093-z>
- Torres García, J.A., 2015. Avances metodológicos en el estudio de la alimentación del meloncillo y comparación con la dieta del zorro en dos localidades con distinta abundancia de conejo. Universidad de Castilla-La Mancha.
- Troya, V., Cuesta, F., Peralvo, M., 2004. Food habits of Andean bears in the Oyacachi River Basin, Ecuador. *Ursus* 15, 57–60. [https://doi.org/10.2192/1537-6176\(2004\)015<0057:FHOABI>2.0.CO;2](https://doi.org/10.2192/1537-6176(2004)015<0057:FHOABI>2.0.CO;2)
- Tsai, C.-W., 2007. Food resource partitioning between sympatric yellow-throated marten (*Martes flavigula chrysosphila*) and Siberian weasel (*Mustela sibirica taivana*). National Taiwan University.
- Tumlison, R., Karnes, M., 1987. Seasonal changes in food habits of river otters in southwestern Arkansas beaver swamps. *Mammalia* 51, 225–231. <https://doi.org/10.1515/mamm.1987.51.2.225>
- Uresk, D. W., and J. C. Sharps. 1986. Denning habitat and diet of the swift fox in western south Dakota. *Gt. Basin Nat.* 46:249–253.
- Valenzuela, D., 1998. Natural history of the white-nosed coati, *Nasua narica*, in a tropical dry forest of western Mexico. *Rev. Mex. Mastozoología (Nueva Epoca)* 3, 26–44. <https://doi.org/10.22201/ie.20074484e.1998.3.1.59>
- Van Der Zee, D. 1981. Prey of the Cape clawless otter (*Aonyx capensis*) in the Tsitsikama Coastal National Park, South Africa. *J. Zool.* 194:467–483.
- Vanak, A.T. and Gompper, M.E. 2009. Dietary niche separation between sympatric free-ranging domestic dogs and Indian foxes in Central India. *Journal of Mammalogy* 90: 1058–1065.
- Varela, O., Cormenzana-Méndez, A., Krapovickas, L. and Bucher, E.H. 2008. Seasonal diet of the pampas fox (*Lycalopex gymnocercus*) in the Chaco dry woodland, northwestern Argentina. *Journal of Mammalogy* 89: 1012–1019.
- Verwoerd, D. J. 1987. Observations on the food and status of the Cape clawless otter *Aonyx capensis* at Betty's Bay, South Africa. *South African J. Zool.* 22:33–39.
- Vieira, E.M., Port, D., 2007. Niche overlap and resource partitioning between two sympatric fox species in southern Brazil. *J. Zool.* 272, 57–63. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2006.00237.x>
- Villalobos Escalante, A., Buenrostro-Silva, A. and Sánchez-de la Vega, G. 2014. Dieta de la zorra gris *Urocyon cinereoargenteus* y su contribución a la dispersión de semillas en la costa de Oaxaca, México. *Therya* 5: 355–363.
- Villepique, J. T., B. M. Pierce, V. C. Bleich, and R. T. Bowyer. 2011. Diet of cougars (*Puma concolor*) following a decline in a population of mule deer (*Odocoileus hemionus*): lack of evidence for switching prey. *Southwest. Nat.* 56:187–192.
- Virgós, E., Casanovas, J.G., Blázquez, T., 1996. Genet (*Genetta genetta* L., 1758) diet shift in mountains of central Spain. *Zeitschrift für Säugetierkd.* 61, 221–227.
- von Schantz, T., 1980. Prey consumption of a red fox population in Southern Sweden, in: Zimen, E. (Ed.), *Biogeographica*, Vol. 18: The Red Fox. Springer Science+Business Media, The Hague, pp. 53–64. https://doi.org/10.1007/978-94-017-5592-4_15
- Vuillermoz, P., and A. Sapoznikow. 1998. Hábitos alimenticios y selección de presas de los carnívoros medianos en la Reserva de Vida Silvestre “Campos del Tuyú.” *Boletín Técnico* No. 44. Fundación Vida Silvestre Argentina, Buenos Aires, Argentina.
- Vulla, E., Hobson, K.A., Korsten, M., Leht, M., Martin, A.-J., Lind, A., Männil, P., Valdmann, H., Saarma, U., 2009. Carnivory is positively correlated with latitude among omnivorous mammals: evidence

- from brown bears, badgers and pine martens. *Ann. Zool. Fennici* 46, 395–415.
<https://doi.org/10.5735/086.046.0601>
- Walker, R.S., Novaro, A.J., Perovic, P., Palacios, R., Donadio, E., Lucherini, M., Pia, M. and López, M.S. 2007. Diets of three species of andean carnivores in high-altitude deserts of Argentina. *Journal of Mammalogy* 88: 519–525.
- Wang, E. 2002. Diets of ocelots (*Leopardus pardalis*), margays (*L. wiedii*), and oncillas (*L. tigrinus*) in the Atlantic Rainforest in Southeast Brazil. *Stud. Neotrop. Fauna Environ.* 37:207–212.
- Wang, H., Fuller, T.K., 2003. Food habits of four sympatric carnivores in southeastern China. *Mammalia* 67, 513–519. <https://doi.org/10.1515/mamm-2003-0405>
- Waser, P.M., 1980. Small nocturnal carnivores: ecological studies in the Serengeti. *Afr. J. Ecol.* 18, 167–185. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2028.1980.tb00640.x>
- Watson, L. H., and A. J. Lang. 2003. Diet of Cape clawless otters in Groenvlei Lake, South Africa. *South African J. Wildl. Res.* 33:135–137.
- Weber, D., 1989. The diet of polecats (*Mustela putorius* L.) in Switzerland. *Zeitschrift für Säugetierkd.* 54, 157–171.
- Weckel, M., W. Giuliano, and S. Silver. 2006. Jaguar (*Panthera onca*) feeding ecology: distribution of predator and prey through time and space. *J. Zool.* 270:25–30.
- Weckwerth, R. P., and V. D. Hawley. 1962. Marten food habits and population fluctuations in Montana. *J. Wildl. Manage.* 26:55–74.
- Wei, F., Feng, Z., Wang, Z., Li, M., 1999. Feeding strategy and resource partitioning between giant and red pandas. *Mammalia* 63, 417–430. <https://doi.org/10.1515/mamm.1999.63.4.417>
- Werhahn, G., N. Kusi, D. Karmacharya, A. M. Sherchan, P. Manandhar, S. Manandhar, T. R. Bhatta, J. Joshi, S. Bhattarai, A. N. Sharma, J. Kaden, M. Ghazali, and H. Senn. 2018. Eurasian lynx and Pallas's cat in Dolpa district of Nepal: genetics, distribution and diet. *CATnews* 67:34–36.
- Whitfield, A.K., Blaber, S.J.M., 1980. The diet of *Atilax paludinosus* (water mongoose) at St Lucia, South Africa. *Mammalia* 44, 315–318. <https://doi.org/10.1515/mamm.1980.44.3.315>
- Widdows, C.D., Downs, C.T., 2015. A genet drive-through: are large spotted genets using urban areas for “fast food”? a dietary analysis. *Urban Ecosyst.* 18, 907–920. <https://doi.org/10.1007/s11252-015-0438-8>
- Wilson, J.A. and Thomas, B. 1999. Diet and seed dispersal efficiency of the gray fox (*Urocyon cinereoargenteus*) in Chaparral. *Bull. Southern California Acad. Sci.* 98: 119–126.
- Wilson, R. F., and N. Namaskari. 2020. Analysis of the food-web of a population of smooth-coated Otters *Lutrogale perspicillata* (Mammalia: Mustelidae) in a saline littoral mangrove habitat. *IUCN Otter Spec. Gr. Bull.* 37:3–19.
- Wong, S. Te, 2002. The ecology of Malayan sun bears (*Helarctos malayanus*) in the lowland tropical rainforest of Sabah Malaysian Borneo. University of Montana.
- Woodroffe, R., Lindsey, P.A., Romañach, S.S. and Ranah, S.M.K. 2007. African wild dogs (*Lycaon pictus*) can subsist on small prey: implications for conservation. *Journal of Mammalogy* 88: 181–193.
- Wu, H.Y., 1999. Is there current competition between sympatric Siberian weasels (*Mustela sibirica*) and ferret badgers (*Melogale moschata*) in a subtropical forest ecosystem of Taiwan? *Zool. Stud.* 38, 443–451.
- Xiong, M., Wang, D., Bu, H., Shao, X., Zhang, D., Li, S., Wang, R. and Yao, M. 2017. Molecular dietary analysis of two sympatric felids in the Mountains of Southwest China biodiversity hotspot and conservation implications. *Scientific Reports* 7: 41909.
- Yáñez, J. L., J. C. Cárdenas, P. Gezelle, and F. M. Jaksic. 1986. Food habits of the southernmost mountain lions (*Felis concolor*) in South America: natural versus livestocked ranges. *J. Mammal.* 67:604–606.
- Yonzon, P. B., and M. L. Hunter, Jr. 1989. Ecological study of the red panda in the Nepal-Himalaya. Pp. 1–7, in *Red panda biology* (A. R. Glatston, ed.). SPB Academic Publishing, The Hague, The Netherlands, 187 pp.
- Zagainova, O.S., Markov, N.I., 2011. The diet of Asian badger, *Meles leucurus* Hodgson, 1847, in Samarovskii Chugas Nature Park, Western Siberia. *Russ. J. Ecol.* 42, 414–420.
<https://doi.org/10.1134/S1067413611050158>
- Zalewski, A., Bartoszewicz, M., 2012. Phenotypic variation of an alien species in a new environment: the body size and diet of American mink over time and at local and continental scales. *Biol. J. Linn. Soc.* 105, 681–693. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2011.01811.x>

- Zapata, S. C., A. Travaini, and R. Martínez-Peck. 2001. Seasonal feeding habits of the Patagonian hog-nosed skunk *Conepatus humboldtii* in southern Patagonia. *Acta Theriol. (Warsz)*. 46:97–102.
- Zapata, S. C., A. Travaini, M. Delibes, and R. Martínez-Peck. 2005. Annual food habits of the lesser grison (*Galictis cuja*) at the southern limit of its range. *Mammalia* 69:85–88.
- Zapata, S.C., Travaini, A., Delibes, M. and Martínez-Peck, R. 2005. Food habits and resource partitioning between grey and culpeo foxes in southeastern Argentine Patagonia. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 40: 97–103.
- Zemouche, J., 2018. Trophic ecology of rusty-spotted genet *Genetta maculata* and slender mongoose *Herpestes sanguineus* in Telperion Nature Reserve, with a focus on dietary segregation as a possible mechanism of coexistence. University of the Witwatersrand.
- Zhang, L., Wang, A., Yuan, L., Bao, W., Yang, Y., Baterr, 2011. Preliminary comparison of diet composition of four small sized carnivores at Saihanwula Nature Reserve, Inner Mongolia. *Acta Theriol. Sin.* 31, 55–61. <https://doi.org/10.16829/j.slx.2011.01.009>
- Zhou, Y., Chen, W., Kaneko, Y., Newman, C., Liao, Z., Zhu, X., Buesching, C.D., Xie, Z., Macdonald, D.W., 2015. Seasonal dietary shifts and food resource exploitation by the hog badger (*Arctonyx collaris*) in a Chinese subtropical forest. *Eur. J. Wildl. Res.* 61, 125–133. <https://doi.org/10.1007/s10344-014-0881-5>
- Zhou, Y., Zhang, J., Slade, E., Zhang, L., Palomares, F., Chen, J., Wang, X., Zhang, S., 2008. Dietary shifts in relation to fruit availability among masked palm civets (*Paguma larvata*) in Central China. *J. Mammal.* 89, 435–447. <https://doi.org/10.1644/07-MAMM-A-048R1.1>
- Zhou, Y.-B., Newman, C., Buesching, C.D., Zalewski, A., Kaneko, Y., Macdonald, D.W., Xie, Z.-Q., 2011. Diet of an opportunistically frugivorous carnivore, *Martes flavigula*, in subtropical forest. *J. Mammal.* 92, 611–619. <https://doi.org/10.1644/10-MAMM-A-296.1>
- Zhu, B., Wang, B., Ran, J., Li, B., Huang, F., Li, X., Gu, X., 2019. Seasonal variation of daily activity patterns and diet of yellow-throated marten (*Martes flavigula*). *Acta Theriol. Sin.* 39, 52–61.
- Zielinski, W.J., Duncan, N.P., 2004. Diets of sympatric populations of american martens (*Martes americana*) and fishers (*Martes pennanti*) in California. *J. Mammal.* 85, 470–477. [https://doi.org/10.1644/1545-1542\(2004\)085<0470:DOSPOA>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1644/1545-1542(2004)085<0470:DOSPOA>2.0.CO;2)
- Zielinski, W.J., Duncan, N.P., Farmer, E.C., Truex, R.L., Clevenger, A.P., Barrett, R.H., 1999. Diet of fishers (*Martes pennanti*) at the southernmost extent of their range. *J. Mammal.* 80, 961–971. <https://doi.org/10.2307/1383266>
- Zielinski, W.J., Spencer, W.D., Barrett, R.H., 1983. Relationship between food habits and activity patterns of pine martens. *J. Mammal.* 64, 387–396. <https://doi.org/10.2307/1380351>
- Zuercher, G.L., Gipson, P.S. and Carrillo, O. 2005. Diet and habitat associations of bush dogs *Speothos venaticus* in the Interior Atlantic Forest of eastern Paraguay. *Oryx* 39: 86–89.
- Zuñiga, A., Muñoz-Pederos, A., Fierro, A., 2008. Dieta de *Lycalopex griseus* (Gray, 1837) (Mammalia: Canidae) en la depresión intermedia del sur de Chile. *Gayana* 72, 113–116.
- Zúñiga, A.H. and Fuenzalida, V. 2016. Dieta del zorro culpeo (*Lycalopex culpaeus* Molina 1782) en un área protegida del sur de Chile. *Mastozoología Neotropical* 23: 201–205.

APÉNDICE 3.2

Tabla con valores promediados y escalados por especie del consumo de V (vertebrados no peces), P (peces), A (artrópodos y otros invertebrados), M (moluscos), F (frutos) y RV (otros restos vegetales) y los distintos agrupamientos

Especie	V	P	A	M	F	RV	UPGMC	k-medias	Van Valkenburgh
<i>Acinonyx jubatus</i>	1,28	-0,30	-1,01	-0,21	-0,61	0,05	1	7	hiper.
<i>Ailuropoda melanoleuca</i>	-1,35	-0,30	-1,05	-0,21	-0,61	6,88	2	4	herb.
<i>Ailurus fulgens</i>	-1,34	-0,30	-1,05	-0,21	-0,14	6,17	2	4	herb.
<i>Amblonyx cinereus</i>	-0,90	1,86	0,38	2,31	-0,61	-0,48	1	6	omn.
<i>Aonyx capensis</i>	-1,15	2,35	0,61	0,51	-0,61	-0,31	1	6	omn.
<i>Arctictis binturong</i>	-1,35	-0,30	-1,05	-0,21	4,50	-0,48	3	1	herb.
<i>Arctonyx collaris</i>	-0,32	-0,30	0,76	2,37	-0,48	-0,42	1	5	omn.
<i>Atelocynus microtis</i>	-0,47	1,47	-0,04	-0,21	-0,10	-0,22	1	3	omn.
<i>Atilax paludinosus</i>	-0,23	0,10	0,63	0,09	-0,58	0,00	1	5	omn.
<i>Bassaricyon gabbii</i>	-1,35	-0,30	-1,05	-0,21	4,50	-0,48	3	1	herb.
<i>Bassariscus astutus</i>	-0,72	-0,30	-0,03	-0,15	1,61	-0,03	1	1	omn.
<i>Bdeogale nigripes</i>	-0,19	-0,30	1,01	-0,21	-0,45	-0,48	1	5	insec.
<i>Canis aureus</i>	0,31	-0,30	-0,62	-0,18	0,32	0,39	1	3	meso.
<i>Canis latrans</i>	0,19	-0,30	-0,63	-0,20	0,61	0,32	1	3	meso.
<i>Canis lupus</i>	1,24	-0,30	-1,00	-0,21	-0,32	-0,30	1	7	hiper.
<i>Canis simensis</i>	1,48	-0,30	-1,05	-0,21	-0,61	-0,39	1	7	hiper.
<i>Caracal caracal</i>	0,97	-0,30	-0,69	-0,21	-0,55	0,12	1	7	hiper.
<i>Catopuma temminckii</i>	1,52	-0,30	-1,05	-0,21	-0,61	-0,48	1	7	hiper.
<i>Cerdocyon thous</i>	-0,42	-0,27	-0,10	-0,17	1,16	-0,02	1	1	omn.
<i>Chrysocyon brachyurus</i>	-0,21	-0,29	-0,65	-0,21	1,39	0,26	1	1	omn.
<i>Civettictis civetta</i>	-0,82	-0,30	0,18	0,18	1,59	-0,25	1	1	omn.
<i>Conepatus chinga</i>	-0,97	-0,30	1,67	-0,04	-0,57	0,30	1	5	insec.
<i>Crocota crocuta</i>	1,46	-0,29	-1,01	-0,21	-0,61	-0,42	1	7	hiper.
<i>Cryptoprocta ferox</i>	1,21	-0,30	-0,71	-0,21	-0,55	-0,48	1	7	hiper.
<i>Cuon alpinus</i>	1,51	-0,30	-1,05	-0,21	-0,61	-0,46	1	7	hiper.
<i>Cynictis penicillata</i>	-0,80	-0,30	1,27	0,00	-0,27	0,24	1	5	insec.
<i>Eira barbara</i>	0,05	-0,30	-0,57	-0,21	1,32	-0,48	1	1	omn.
<i>Enhydra lutris</i>	-1,35	-0,19	0,60	11,88	-0,61	-0,48	4	2	omn.
<i>Felis chaus</i>	1,22	-0,30	-0,84	-0,21	-0,61	-0,14	1	7	hiper.
<i>Felis margarita</i>	1,26	-0,30	-0,72	-0,21	-0,61	-0,48	1	7	hiper.
<i>Felis silvestris</i>	1,19	-0,30	-0,64	-0,21	-0,61	-0,48	1	7	hiper.
<i>Fossa fossana</i>	-0,40	-0,30	1,40	-0,21	-0,61	-0,48	1	5	insec.
<i>Galerella pulverulenta</i>	-0,23	-0,30	0,87	0,58	-0,47	-0,32	1	5	insec.
<i>Galerella sanguinea</i>	-0,45	-0,30	0,60	-0,21	-0,55	1,17	1	5	omn.
<i>Galictis cuja</i>	1,37	-0,30	-0,88	-0,21	-0,59	-0,48	1	7	hiper.
<i>Genetta genetta</i>	0,55	-0,28	-0,35	-0,10	-0,03	-0,31	1	3	meso.
<i>Genetta maculata</i>	0,09	-0,30	0,14	-0,21	-0,51	0,66	1	3	meso.
<i>Genetta servalina</i>	0,27	-0,30	0,47	-0,21	-0,53	-0,48	1	3	meso.
<i>Genetta tigrina</i>	-0,51	-0,29	0,69	-0,17	-0,43	0,94	1	5	omn.
<i>Gulo gulo</i>	1,52	-0,30	-1,05	-0,21	-0,61	-0,48	1	7	hiper.
<i>Helarctos malayanus</i>	-1,22	-0,30	0,80	-0,21	1,69	-0,48	1	1	insec.

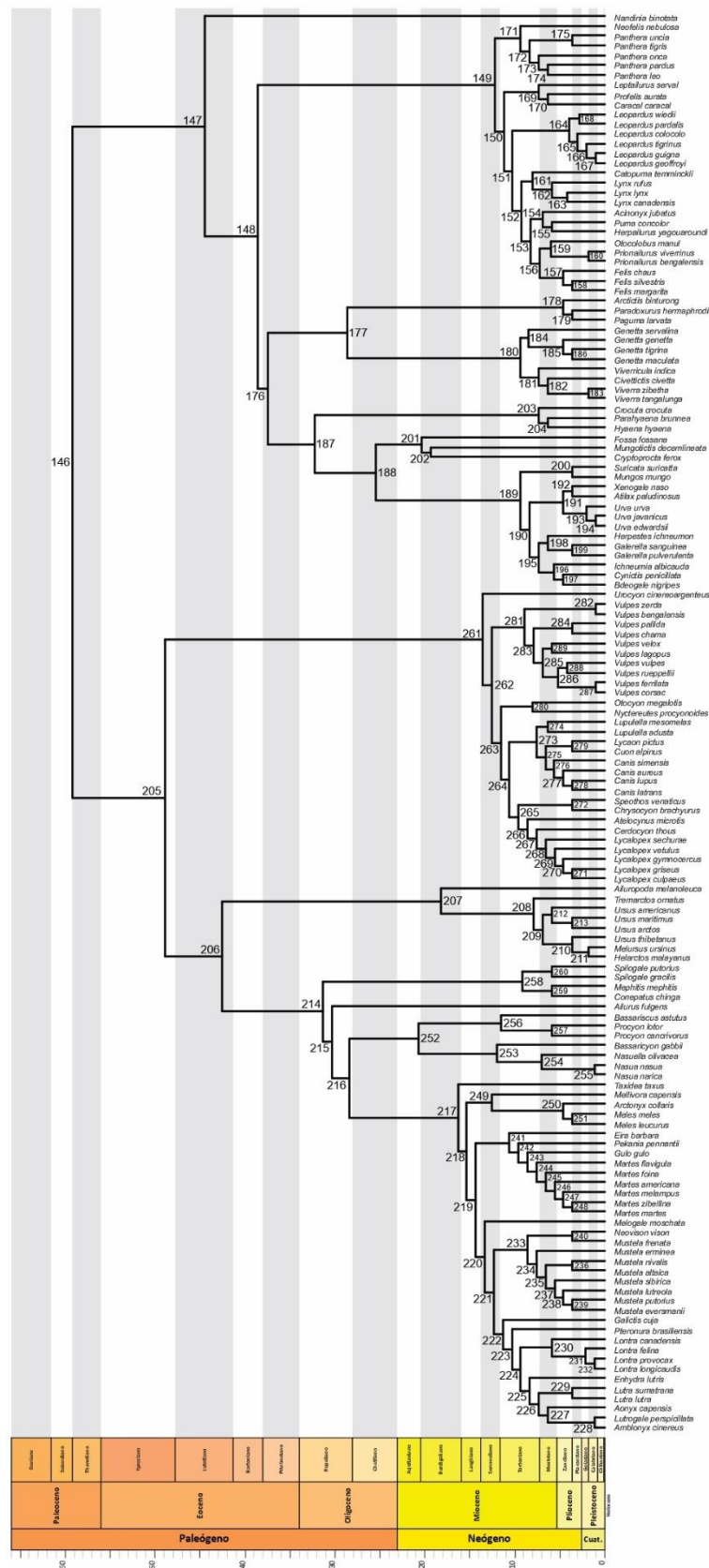
Especie	V	P	A	M	F	RV	UPGMC	k-medias	Van Valkenburgh
<i>Herpailurus yagouaroundi</i>	1,20	-0,30	-0,71	-0,21	-0,56	-0,42	1	7	hiper.
<i>Herpestes ichneumon</i>	0,67	-0,27	-0,36	0,08	-0,48	-0,02	1	3	hiper.
<i>Hyaena hyaena</i>	0,91	-0,30	-0,54	-0,21	-0,30	-0,39	1	7	hiper.
<i>Ichneumia albicauda</i>	-1,04	-0,30	2,11	0,42	-0,61	-0,48	1	5	insec.
<i>Leopardus colocolo</i>	1,37	-0,30	-0,98	-0,21	-0,61	-0,23	1	7	hiper.
<i>Leopardus geoffroyi</i>	1,29	-0,24	-0,92	-0,21	-0,61	-0,23	1	7	hiper.
<i>Leopardus guigna</i>	1,01	-0,30	-0,56	-0,21	-0,61	-0,16	1	7	hiper.
<i>Leopardus pardalis</i>	1,22	-0,30	-0,83	-0,21	-0,49	-0,32	1	7	hiper.
<i>Leopardus tigrinus</i>	0,99	-0,30	-0,55	-0,21	-0,58	-0,18	1	7	hiper.
<i>Leopardus wiedii</i>	1,35	-0,30	-0,91	-0,21	-0,53	-0,45	1	7	hiper.
<i>Leptailurus serval</i>	1,42	-0,30	-1,00	-0,21	-0,61	-0,33	1	7	hiper.
<i>Lontra canadensis</i>	-1,21	2,56	0,59	0,47	-0,55	-0,42	1	6	omn.
<i>Lontra felina</i>	-1,34	1,72	1,26	0,79	-0,61	-0,48	1	5	insec.
<i>Lontra longicaudis</i>	-1,14	3,55	-0,06	0,31	-0,59	-0,36	1	6	pisc.
<i>Lontra provocax</i>	-1,26	1,30	1,53	-0,02	-0,61	-0,48	1	5	insec.
<i>Lupulella adusta</i>	-0,35	-0,30	-0,11	-0,21	0,63	0,62	1	3	omn.
<i>Lupulella mesomelas</i>	0,13	-0,30	-0,21	-0,21	0,14	0,30	1	3	meso.
<i>Lutra lutra</i>	-0,73	3,72	-0,54	-0,08	-0,61	-0,48	1	6	pisc.
<i>Lutra sumatrana</i>	-0,67	4,26	-0,91	-0,21	-0,61	-0,48	1	6	pisc.
<i>Lutrogale perspicillata</i>	-1,11	4,03	-0,37	0,76	-0,61	-0,48	1	6	pisc.
<i>Lycalopex culpaeus</i>	0,85	-0,30	-0,70	-0,21	-0,13	-0,17	1	7	hiper.
<i>Lycalopex griseus</i>	0,18	-0,30	0,06	-0,07	-0,06	-0,12	1	3	meso.
<i>Lycalopex gymnocercus</i>	-0,73	-0,30	0,06	-0,09	1,44	0,06	1	1	omn.
<i>Lycalopex sechurae</i>	-1,07	-0,30	-0,66	-0,21	3,35	-0,34	1	1	herb.
<i>Lycalopex vetulus</i>	-1,06	-0,30	1,27	-0,21	0,53	-0,17	1	5	insec.
<i>Lycaon pictus</i>	1,52	-0,30	-1,05	-0,21	-0,61	-0,48	1	7	hiper.
<i>Lynx canadensis</i>	1,52	-0,30	-1,05	-0,21	-0,61	-0,48	1	7	hiper.
<i>Lynx lynx</i>	1,52	-0,30	-1,05	-0,21	-0,61	-0,48	1	7	hiper.
<i>Lynx rufus</i>	1,48	-0,30	-1,01	-0,21	-0,61	-0,48	1	7	hiper.
<i>Martes americana</i>	0,72	-0,26	-0,56	-0,20	-0,04	-0,30	1	3	hiper.
<i>Martes flavigula</i>	0,42	-0,30	-0,56	-0,16	0,35	-0,04	1	3	meso.
<i>Martes foina</i>	0,21	-0,30	-0,53	-0,21	0,81	-0,20	1	3	meso.
<i>Martes martes</i>	0,27	-0,30	-0,30	-0,20	0,41	-0,26	1	3	meso.
<i>Martes melampus</i>	-0,73	-0,29	0,23	-0,14	1,43	-0,27	1	1	omn.
<i>Martes zibellina</i>	0,51	-0,30	-0,79	-0,21	0,81	-0,48	1	3	meso.
<i>Meles leucurus</i>	-0,39	-0,29	0,87	-0,20	-0,10	-0,22	1	5	insec.
<i>Meles meles</i>	-0,78	-0,30	0,81	0,14	0,56	-0,13	1	5	insec.
<i>Mellivora capensis</i>	0,59	-0,30	0,14	-0,21	-0,61	-0,48	1	3	meso.
<i>Melogale moschata</i>	-0,98	-0,30	2,07	-0,15	-0,54	-0,48	1	5	insec.
<i>Melursus ursinus</i>	-1,34	-0,30	1,06	-0,21	1,46	-0,38	1	1	insec.
<i>Mephitis mephitis</i>	-0,55	-0,30	0,90	-0,02	-0,30	0,37	1	5	insec.
<i>Mungos mungo</i>	-1,32	-0,30	2,52	-0,17	-0,59	-0,44	1	5	insec.
<i>Mungotictis decemlineata</i>	-0,96	-0,30	2,10	-0,09	-0,61	-0,48	1	5	insec.
<i>Mustela altaica</i>	1,06	-0,23	-0,70	-0,21	-0,48	-0,29	1	7	hiper.
<i>Mustela erminea</i>	0,97	-0,30	-0,78	-0,21	0,00	-0,48	1	7	hiper.
<i>Mustela eversmanii</i>	1,35	-0,22	-0,88	-0,21	-0,61	-0,48	1	7	hiper.
<i>Mustela frenata</i>	1,52	-0,30	-1,05	-0,21	-0,61	-0,48	1	7	hiper.

Especie	V	P	A	M	F	RV	UPGMC	k-medias	Van Valkenburgh
<i>Mustela lutreola</i>	0,35	1,51	-0,69	-0,12	-0,51	-0,48	1	3	meso.
<i>Mustela nivalis</i>	1,48	-0,30	-1,05	-0,21	-0,55	-0,48	1	7	hiper.
<i>Mustela putorius</i>	1,05	-0,29	-0,57	-0,12	-0,52	-0,41	1	7	hiper.
<i>Mustela sibirica</i>	0,51	-0,21	-0,05	-0,21	-0,29	-0,46	1	3	meso.
<i>Nandinia binotata</i>	-0,66	-0,30	0,06	-0,21	1,71	-0,48	1	1	omn.
<i>Nasua narica</i>	-1,12	-0,30	0,54	-0,14	1,66	-0,19	1	1	omn.
<i>Nasua nasua</i>	-0,60	-0,30	0,30	-0,13	0,60	0,48	1	3	omn.
<i>Nasuella olivacea</i>	-1,08	-0,30	1,38	-0,21	-0,03	0,46	1	5	insec.
<i>Neofelis nebulosa</i>	1,52	-0,30	-1,05	-0,21	-0,61	-0,48	1	7	hiper.
<i>Neovison vison</i>	0,32	0,97	-0,44	0,87	-0,61	-0,47	1	3	meso.
<i>Nyctereutes procyonoides</i>	-0,11	-0,14	-0,09	0,06	0,06	0,52	1	3	omn.
<i>Otocolobus manul</i>	1,31	-0,30	-0,86	-0,21	-0,61	-0,33	1	7	hiper.
<i>Otocyon megalotis</i>	-1,22	-0,30	1,99	-0,17	-0,31	-0,02	1	5	insec.
<i>Paguma larvata</i>	-0,73	-0,30	-0,54	0,03	2,41	-0,15	1	1	herb.
<i>Panthera leo</i>	1,52	-0,30	-1,05	-0,21	-0,61	-0,48	1	7	hiper.
<i>Panthera onca</i>	1,29	-0,30	-1,05	-0,21	-0,61	0,11	1	7	hiper.
<i>Panthera pardus</i>	1,44	-0,30	-1,04	-0,21	-0,56	-0,38	1	7	hiper.
<i>Panthera tigris</i>	1,44	-0,30	-1,05	-0,21	-0,59	-0,31	1	7	hiper.
<i>Panthera uncia</i>	1,52	-0,30	-1,05	-0,21	-0,61	-0,48	1	7	hiper.
<i>Paradoxurus hermaphroditus</i>	-0,98	-0,30	-0,61	0,06	3,01	-0,25	1	1	herb.
<i>Parahyaena brunnea</i>	0,74	-0,22	-0,80	-0,21	-0,58	0,87	1	7	hiper.
<i>Pekania pennantii</i>	0,48	-0,30	-0,14	-0,21	-0,41	0,06	1	3	meso.
<i>Prionailurus bengalensis</i>	1,08	-0,29	-0,82	-0,21	-0,61	0,17	1	7	hiper.
<i>Prionailurus viverrinus</i>	-0,19	2,66	-0,87	-0,21	-0,61	0,07	1	6	omn.
<i>Procyon cancrivorus</i>	-0,75	0,13	0,16	0,59	1,16	-0,39	1	1	omn.
<i>Procyon lotor</i>	-0,94	-0,07	0,26	0,67	1,12	0,13	1	1	omn.
<i>Profelis aurata</i>	1,37	-0,30	-0,86	-0,21	-0,61	-0,48	1	7	hiper.
<i>Pteronura brasiliensis</i>	-1,34	5,81	-1,01	0,11	-0,61	-0,48	5	6	pisc.
<i>Puma concolor</i>	1,42	-0,30	-0,98	-0,21	-0,57	-0,44	1	7	hiper.
<i>Speothos venaticus</i>	1,22	-0,30	-0,86	-0,21	-0,34	-0,48	1	7	hiper.
<i>Spilogale gracilis</i>	-0,60	-0,30	1,60	-0,21	-0,61	-0,39	1	5	insec.
<i>Spilogale putorius</i>	-0,03	-0,30	0,33	-0,21	-0,34	0,32	1	3	omn.
<i>Suricata suricatta</i>	-0,29	-0,30	0,78	-0,21	0,05	-0,48	1	5	omn.
<i>Taxidea taxus</i>	0,81	-0,20	-0,52	-0,21	-0,61	0,14	1	7	hiper.
<i>Tremarctos ornatus</i>	-1,19	-0,30	-0,97	-0,21	1,27	3,59	6	4	herb.
<i>Urocyon cinereoargenteus</i>	-0,36	-0,30	-0,02	-0,21	1,18	-0,31	1	1	omn.
<i>Ursus americanus</i>	-1,18	-0,30	-0,41	-0,21	1,27	2,43	6	4	herb.
<i>Ursus arctos</i>	-0,92	-0,28	-0,57	-0,20	0,55	3,12	6	4	herb.
<i>Ursus maritimus</i>	0,05	-0,30	-1,04	-0,17	-0,50	3,12	6	4	omn.
<i>Ursus thibetanus</i>	-1,21	-0,30	-0,80	-0,21	1,36	3,17	6	4	herb.
<i>Urva edwardsii</i>	0,42	-0,30	-0,22	0,25	-0,31	0,08	1	3	meso.
<i>Urva javanicus</i>	-0,10	-0,30	0,09	-0,08	0,01	0,44	1	3	omn.
<i>Urva urva</i>	-0,15	-0,25	0,69	0,97	-0,52	-0,28	1	5	omn.
<i>Viverra zibetha</i>	-1,16	-0,30	1,55	-0,21	0,22	-0,02	1	5	insec.
<i>Viverra zibetha</i>	-0,35	-0,20	0,12	-0,21	0,50	0,23	1	3	omn.

Especie	V	P	A	M	F	RV	UPGMC	k- medias	Van Valkenburgh
<i>Viverricula indica</i>	-0,29	-0,30	0,72	-0,16	-0,03	-0,27	1	5	omn.
<i>Vulpes bengalensis</i>	-0,42	-0,30	0,30	-0,21	0,45	0,23	1	3	omn.
<i>Vulpes chama</i>	0,51	-0,30	-0,22	-0,21	-0,51	0,26	1	3	meso.
<i>Vulpes corsac</i>	0,73	-0,30	-0,40	-0,21	-0,42	-0,04	1	3	hiper.
<i>Vulpes ferrilata</i>	1,38	-0,30	-0,91	-0,21	-0,61	-0,41	1	7	hiper.
<i>Vulpes lagopus</i>	0,81	-0,30	-0,71	0,40	-0,53	0,33	1	7	hiper.
<i>Vulpes pallida</i>	-1,15	-0,30	2,27	-0,21	-0,61	-0,31	1	5	insec.
<i>Vulpes rueppellii</i>	0,45	-0,30	-0,25	-0,21	-0,61	0,64	1	3	meso.
<i>Vulpes velox</i>	0,19	-0,30	0,32	-0,21	-0,61	0,17	1	3	meso.
<i>Vulpes vulpes</i>	0,34	-0,30	-0,17	-0,19	-0,13	0,08	1	3	meso.
<i>Vulpes zerda</i>	-1,00	-0,30	1,81	-0,21	-0,54	0,12	1	5	insec.
<i>Xenogale naso</i>	-0,37	-0,29	1,22	-0,21	-0,44	-0,48	1	5	insec.

APÉNDICE 3.3

Filogenia calibrada y referencias usadas para calcular el largo de rama



#NEXUS

((Nandinia_binotata:44.5,(((((((Acinonyx_jubatus:6.9,(Herpailurus_yagouaroundi:5.9,Puma_coloratus:5.9):1):1.35,((Felis_chaus:4.588,(Felis_margarita:3.588,Felis_silvestris:3.588):1):2.662,(Otocolobus_manul:5.95,(Prionailurus_bengalensis:1.79,Prionailurus_viverrinus:1.79):4.16):1.3):1):1,(Catopuma_temminckii:8.08,(Lynx_rufus:5.9,(Lynx_canadensis:4.2,Lynx_lynx:4.2):1.7):2.18):1.17):1,((Leopardus_colocolo:3.0117,(Leopardus_tigrinus:2.0117,(Leopardus_geoffroyi:1.0117,Leopardus_guigna:1.0117):1):1):1,(Leopardus_pardalis:2.8,Leopardus_wiedii:2.8):1.2117):6.2383):1,(Leptailurus_serval:7.333,(Caracal_caracal:6.333,Profelis_aurata:6.333):1):3.917):1,(Neofelis_nebulosa:9.333,((Panthera_onca:7.333,(Panthera_leo:6.333,Panthera_pardus:6.333):1):1,(Panthera_tigris:3.588,Panthera_uncia:3.588):4.745):1):2.917):26.35,(((Arctictis_binturong:4.588,(Paguma_larvata:3.588,Paradoxurus_hermaphroditus:3.588):1):24.012,((Viverricula_indica:7.333,(Civettictis_civetia:6.333,(Viverra_tangalunga:1.781,Viverra_zibetha:1.781):4.552):1):2.097,(Genetta_servalina:8.43,(Genetta_genetta:4.588,(Genetta_maculata:3.588,Genetta_tigrina:3.588):1):3.842):1):19.17):8.8,(((((((Atilax_paludinosus:3.588,Xenogale_naso:3.588):1,(Urva_urva:2.0117,(Urva_edwardsii:1.0117,Urva_javanicus:1.0117):1):2.5763):3.745,((Ichneumia_albicauda:5.6,(Bdeogale_nigripes:4.6,Cynictis_penicillata:4.6):1):1.733,(Herpestes_ichneumon:6.333,(Galerella_pulverulenta:3.588,Galerella_sanguinea:3.588):2.745):1):1,(Mungos_mungo:3.588,Suricata_suricata:3.588):5.745):16.167,(Fossa_fossana:20.4,(Cryptoprocta_ferox:19.4,Mungotictis_decemlineata:19.4):1):5.1):6.7,(Crocuta_crocuta:7.333,(Hyaena_hyaena:6.333,Parahyaena_brunnea:6.333):1):24.867):5.2):1.2):5.9):14.7,(((Ailuropoda_melanoleuca:18.2,(Tremarctos_ornatus:7.9,((Ursus_thibetanus:3.588,(Helarctos_malayanus:1.781,Melursus_ursinus:1.781):1.807):3.312,(Ursus_americanus:5.9,(Ursus_arctos:3.588,Ursus_maritimus:3.588):2.312):1):10.3):24.4,((Ailurus_fulgens:30.32,((Taxidea_taxus:16.333,((Melogale_moschata:13.333,((Galictis_cuja:11.333,(Pteronura_brasiliensis:10.333,((Enhydra_lutris:8.333,((Aonyx_capensis:6.333,(Amblonyx_cinereus:1.126,Lutrogale_perspicillata:1.126):5.207):1,(Lutra_lutra:3.588,Lutra_sumatrana:3.588):3.745):1):1,(Lontra_canadensis:5.9,(Lontra_felina:2.126,(Lontra_longicaudis:1.126,Lontra_provocax:1.126):1):3.774):3.433):1):1,((Mustela_erminea:7.588,((Mustela altaica:3.588,Mustela_nivalis:3.588):3,(Mustela_sibirica:5.588,(Mustela_lutreola:4.588,(Mustela_eversmanni:3.588,Mustela_putorius:3.588):1):1):1):1,(Mustela_frenata:3.588,Neovison_vision:3.588):5):3.745):1):1,(Eira_barbara:10.588,(Pekania_pennantii:9.588,(Gulo_gulo:8.588,(Martes_flavigula:7.588,(Martes_foina:6.588,(Martes_americanus:5.588,(Martes_melampus:4.588,(Martes_martes:3.588,Martes_zibellina:3.588):1):1):1):1):1):1):3.745):1,(Mellivora_capensis:12.55,(Arctonyx_collaris:4.588,(Meles_leucurus:3.588,Meles_meles:3.588):1):7.962):2.783):1):12.017,((Bassaricyon_gabbii:12,(Nasuella_olivacea:7,(Nasua_narica:1.126,Nasua_nasua:1.126):5.874):5):8.7,(Bassariscus_astutus:11.5,(Procyon_cancrivorus:5.9,Procyon_lotor:5.9):5.6):9.2):7.65):1.97):1,((Conepatus_chinga:5.9,Mephitis_mephitis:5.9):3.3,(Spilogale_gracilis:5.9,Spilogale_putorius:5.9):3.3):22.12):11.28):6.3,(Urocyon_cinereoargenteus:13.588,((((Atelocynus_microtis:8.588,(Cerdonyx_thous:7.588,(Lycalopex_sechurae:6.588,(Lycalopex_vetulus:5.588,(Lycalopex_gymnocercus:4.588,(Lycalopex_culpaesus:3.588,Lycalopex_griseus:3.588):1):1):1):1):1,(Chrysocyon_brachyurus:3.588,Speothos_venaticus:3.588):6):1,((Lupulella_adusta:6.333,Lupulella_mesomelas:6.333):1.267,((Canis_simensis:5.6,(Canis_aureus:4.6,(Canis_latrans:3.588,Canis_lupus:3.588):1.012):1):1,(Cuon_alpinus:3.588,Lycaon_pictus:3.588):3.012):1):2.988):1,(Nyctereutes_procyonoides:8,Otocyon_megalotis:8):3.588):1,((Vulpes_bengalensis:1.0117,Vulpes_zerda:1.0117):7.8883,((Vulpes_chama:3.588,Vulpes_pallida:3.588):4.312,((Vulpes_corsac:1.0

117,Vulpes_ferrilata:1.0117):4.1883,(Vulpes_rueppellii:4.2,Vulpes_vulpes:4.2):1):1.7,(Vulpes_lagopus:5.9,Vulpes_velox:5.9):1):1):3.688):1):35.312):10.3);

Especie / Nodo	FA (MA)	Cita FA
<i>Acinonyx jubatus</i>	5,333	Paleodb
<i>Ailuropoda melanoleuca</i>	0,781	Paleodb
<i>Ailurus fulgens</i>	0,0117	Paleodb
<i>Amblonyx cinereus</i>	0,126	Paleodb
<i>Aonyx capensis</i>	5,333	Paleodb
<i>Arctictis binturong</i>	0,0117	Paleodb
<i>Arctonyx collaris</i>	2,588	Paleodb
<i>Atelocynus microtis</i>	0,0117	Paleodb
<i>Atilax paludinosus</i>	2,588	Paleodb
<i>Bassaricyon gabbii</i>	0,0117	Koepfli et al., 2007
<i>Bassariscus astutus</i>	0,126	Koepfli et al., 2007
<i>Bdeogale nigripes</i>	0,0117	Paleodb
<i>Canis aureus</i>	3,6	Paleodb
<i>Canis latrans</i>	1,8	Paleodb
<i>Canis lupus</i>	2,588	Paleodb
<i>Canis simensis</i>	0,0117	Paleodb
<i>Caracal caracal</i>	5,333	Paleodb
<i>Catopuma temminckii</i>	0,0117	Paleodb
<i>Cerdocyon thous</i>	0,126	Paleodb
<i>Chrysocyon brachyurus</i>	2,588	Paleodb
<i>Civettictis civetta</i>	5,333	Paleodb
<i>Conepatus chinga</i>	0,0117	Paleodb
<i>Crocuta crocuta</i>	5,333	Paleodb
<i>Cryptoprocta ferox</i>	0,0117	Paleodb
<i>Cuon alpinus</i>	2,588	Paleodb
<i>Cynictis penicillata</i>	3,6	Paleodb
<i>Eira barbara</i>	0,126	Paleodb
<i>Enhydra lutris</i>	0,3	Paleodb
<i>Felis chaus</i>	0,0117	Paleodb
<i>Felis margarita</i>	0,0117	Paleodb
<i>Felis silvestris</i>	2,588	Paleodb
<i>Fossa fossana</i>	0,0117	Paleodb
<i>Galerella pulverulenta</i>	2,588	Paleodb
<i>Galerella sanguinea</i>	0,0117	Paleodb
<i>Galictis cuja</i>	0,0117	Paleodb
<i>Genetta genetta</i>	2,588	Paleodb
<i>Genetta maculata</i>	0,0117	Paleodb
<i>Genetta servalina</i>	0,0117	Paleodb
<i>Genetta tigrina</i>	2,588	Paleodb
<i>Gulo gulo</i>	2,588	Paleodb
<i>Helarctos malayanus</i>	0,781	Paleodb
<i>Herpailurus yagouaroundi</i>	0,126	Paleodb
<i>Herpestes ichneumon</i>	5,333	Paleodb
<i>Hyaena hyaena</i>	5,333	Paleodb
<i>Ichneumia albicauda</i>	2,588	Paleodb

Especie / Nodo	FA (MA)	Cita FA
<i>Leopardus colocolo</i>	0,0117	Paleodb
<i>Leopardus geoffroyi</i>	0,0117	Paleodb
<i>Leopardus guigna</i>	0,0117	Paleodb
<i>Leopardus pardalis</i>	0,3	Paleodb
<i>Leopardus tigrinus</i>	0,126	Paleodb
<i>Leopardus wiedii</i>	1,8	Paleodb
<i>Leptailurus serval</i>	3,6	Paleodb
<i>Lontra canadensis</i>	4,9	Paleodb
<i>Lontra felina</i>	0,0117	Paleodb
<i>Lontra longicaudis</i>	0,126	Paleodb
<i>Lontra provocax</i>	0,0117	Paleodb
<i>Lupulella adusta</i>	2,588	Paleodb
<i>Lupulella mesomelas</i>	5,333	Paleodb
<i>Lutra lutra</i>	2,588	Paleodb
<i>Lutra sumatrana</i>	0,0117	Paleodb
<i>Lutrogale perspicillata</i>	0,0117	Paleodb
<i>Lycalopex culpaeus</i>	2,588	Paleodb
<i>Lycalopex griseus</i>	0,781	Paleodb
<i>Lycalopex gymnocercus</i>	2,588	Paleodb
<i>Lycalopex sechurae</i>	0,126	Paleodb
<i>Lycalopex vetulus</i>	0,0117	Paleodb
<i>Lycaon pictus</i>	2,588	Paleodb
<i>Lynx canadensis</i>	1,8	Paleodb
<i>Lynx lynx</i>	3,2	Paleodb
<i>Lynx rufus</i>	4,9	Paleodb
<i>Martes americana</i>	2,588	Paleodb
<i>Martes flavigula</i>	0,0117	Paleodb
<i>Martes foina</i>	2,588	Paleodb
<i>Martes martes</i>	2,588	Paleodb
<i>Martes melampus</i>	0,0117	Paleodb
<i>Martes zibellina</i>	2,588	Paleodb
<i>Meles leucurus</i>	0,0117	Paleodb
<i>Meles meles</i>	2,588	Paleodb
<i>Mellivora capensis</i>	7,246	Paleodb
<i>Melogale moschata</i>	0,0117	Paleodb
<i>Melursus ursinus</i>	0,0117	Paleodb
<i>Mephitis mephitis</i>	4,9	Paleodb
<i>Mungos mungo</i>	2,588	Paleodb
<i>Mungotictis decemlineata</i>	0,0117	Paleodb
<i>Mustela altaica</i>	0,0117	Paleodb
<i>Mustela erminea</i>	1,8	Paleodb
<i>Mustela eversmanii</i>	0,0117	Paleodb
<i>Mustela frenata</i>	2,588	Paleodb
<i>Mustela lutreola</i>	0,781	Paleodb
<i>Mustela nivalis</i>	2,588	Paleodb
<i>Mustela putorius</i>	2,588	Paleodb
<i>Mustela sibirica</i>	0,126	Paleodb
<i>Nandinia binotata</i>	0,0117	Paleodb

Especie / Nodo	FA (MA)	Cita FA
<i>Nasua narica</i>	0,126	Koepfli <i>et al.</i> , 2007
<i>Nasua nasua</i>	0,126	Koepfli <i>et al.</i> , 2007
<i>Nasuella olivacea</i>	0,0117	Koepfli <i>et al.</i> , 2007
<i>Neofelis nebulosa</i>	0,126	Paleodb
<i>Neovison vison</i>	1,8	Paleodb
<i>Nyctereutes procyonoides</i>	2,588	Paleodb
<i>Otocolobus manul</i>	0,0117	Paleodb
<i>Otocyon megalotis</i>	2,588	Paleodb
<i>Paguma larvata</i>	2,588	Paleodb
<i>Panthera leo</i>	5,333	Paleodb
<i>Panthera onca</i>	2,588	Paleodb
<i>Panthera pardus</i>	5,333	Paleodb
<i>Panthera tigris</i>	2,588	Paleodb
<i>Panthera uncia</i>	2,588	Paleodb
<i>Paradoxurus hermaphroditus</i>	0,781	Paleodb
<i>Parahyaena brunnea</i>	3,6	Paleodb
<i>Pekania pennantii</i>	0,0117	Paleodb
<i>Prionailurus bengalensis</i>	0,781	Paleodb
<i>Prionailurus viverrinus</i>	0,0117	Paleodb
<i>Procyon cancrivorus</i>	0,126	Koepfli <i>et al.</i> , 2007
<i>Procyon lotor</i>	4,9	Koepfli <i>et al.</i> , 2007
<i>Profelis aurata</i>	0,0117	Paleodb
<i>Pteronura brasiliensis</i>	2,588	Paleodb
<i>Puma concolor</i>	4,9	Paleodb
<i>Speothos venaticus</i>	0,0117	Paleodb
<i>Spilogale gracilis</i>	0,126	Paleodb
<i>Spilogale putorius</i>	4,9	Paleodb
<i>Suricata suricatta</i>	2,588	Paleodb
<i>Taxidea taxus</i>	4,9	Paleodb
<i>Tremarctos ornatus</i>	0,0117	Paleodb
<i>Urocyon cinereoargenteus</i>	4,9	Paleodb
<i>Ursus americanus</i>	4,9	Paleodb
<i>Ursus arctos</i>	2,588	Paleodb
<i>Ursus maritimus</i>	1,806	Paleodb
<i>Ursus thibetanus</i>	2,588	Paleodb
<i>Urva edwardsii</i>	0,0117	Paleodb
<i>Urva javanicus</i>	0,0117	Paleodb
<i>Urva urva</i>	0,126	Paleodb
<i>Viverra zibetha</i>	0,0117	Paleodb
<i>Viverra zibetha</i>	0,781	Paleodb
<i>Viverricula indica</i>	0,0117	Paleodb
<i>Vulpes bengalensis</i>	0,0117	Paleodb
<i>Vulpes chama</i>	2,588	Paleodb
<i>Vulpes corsac</i>	0,0117	Paleodb
<i>Vulpes ferrilata</i>	0,0117	Paleodb
<i>Vulpes lagopus</i>	1,8	Paleodb
<i>Vulpes pallida</i>	0,0117	Paleodb
<i>Vulpes rueppellii</i>	0,0117	Paleodb

Especie / Nodo	FA (MA)	Cita FA
<i>Vulpes velox</i>	4,9	Paleodb
<i>Vulpes vulpes</i>	3,2	Paleodb
<i>Vulpes zerda</i>	0,0117	Paleodb
<i>Xenogale naso</i>	0,0117	Paleodb
146	59,2	Eizirik <i>et al.</i> , 2010
147	44,5	Eizirik <i>et al.</i> , 2010
148	38,6	Eizirik <i>et al.</i> , 2010
149	10,3	Eizirik <i>et al.</i> , 2010
150	10,3	Li <i>et al.</i> , 2016
151	9,81	Li <i>et al.</i> , 2016
152	8,76	Li <i>et al.</i> , 2016
153	8,17	Li <i>et al.</i> , 2016
154	4,99	Li <i>et al.</i> , 2016
155	3,66	Li <i>et al.</i> , 2016
156	7,25	Li <i>et al.</i> , 2016
157	4,23	Li <i>et al.</i> , 2016
158	2,67	Li <i>et al.</i> , 2016
159	5,95	Li <i>et al.</i> , 2016
160	1,79	Li <i>et al.</i> , 2016
161	8,08	Li <i>et al.</i> , 2016
162	3,48	Li <i>et al.</i> , 2016
163	1,61	Li <i>et al.</i> , 2016
164	3,14	Li <i>et al.</i> , 2016
165	2,67	Li <i>et al.</i> , 2016
166	1,33	Li <i>et al.</i> , 2016
167	0,86	Li <i>et al.</i> , 2016
168	2,47	Li <i>et al.</i> , 2016
169	6,28	Li <i>et al.</i> , 2016
170	1,8	Li <i>et al.</i> , 2016
171	5,67	Li <i>et al.</i> , 2016
172	3,72	Li <i>et al.</i> , 2016
173	2,73	Li <i>et al.</i> , 2016
174	1,86	Li <i>et al.</i> , 2016
175	2,67	Li <i>et al.</i> , 2016
176	37,4	Eizirik <i>et al.</i> , 2010
177	28,6	Eizirik <i>et al.</i> , 2010
184	8,43	Zhou <i>et al.</i> , 2017
187	32,2	Eizirik <i>et al.</i> , 2010
188	25,5	Eizirik <i>et al.</i> , 2010
189	8,7	Eizirik <i>et al.</i> , 2010
201	19,6	Eizirik <i>et al.</i> , 2010
202	19,4	Paleodb
203	7,2	Eizirik <i>et al.</i> , 2010
204	4,2	Koepfli <i>et al.</i> , 2006
205	48,9	Eizirik <i>et al.</i> , 2010
206	42,6	Eizirik <i>et al.</i> , 2010
207	18,2	Eizirik <i>et al.</i> , 2010
208	4,6	Paleodb

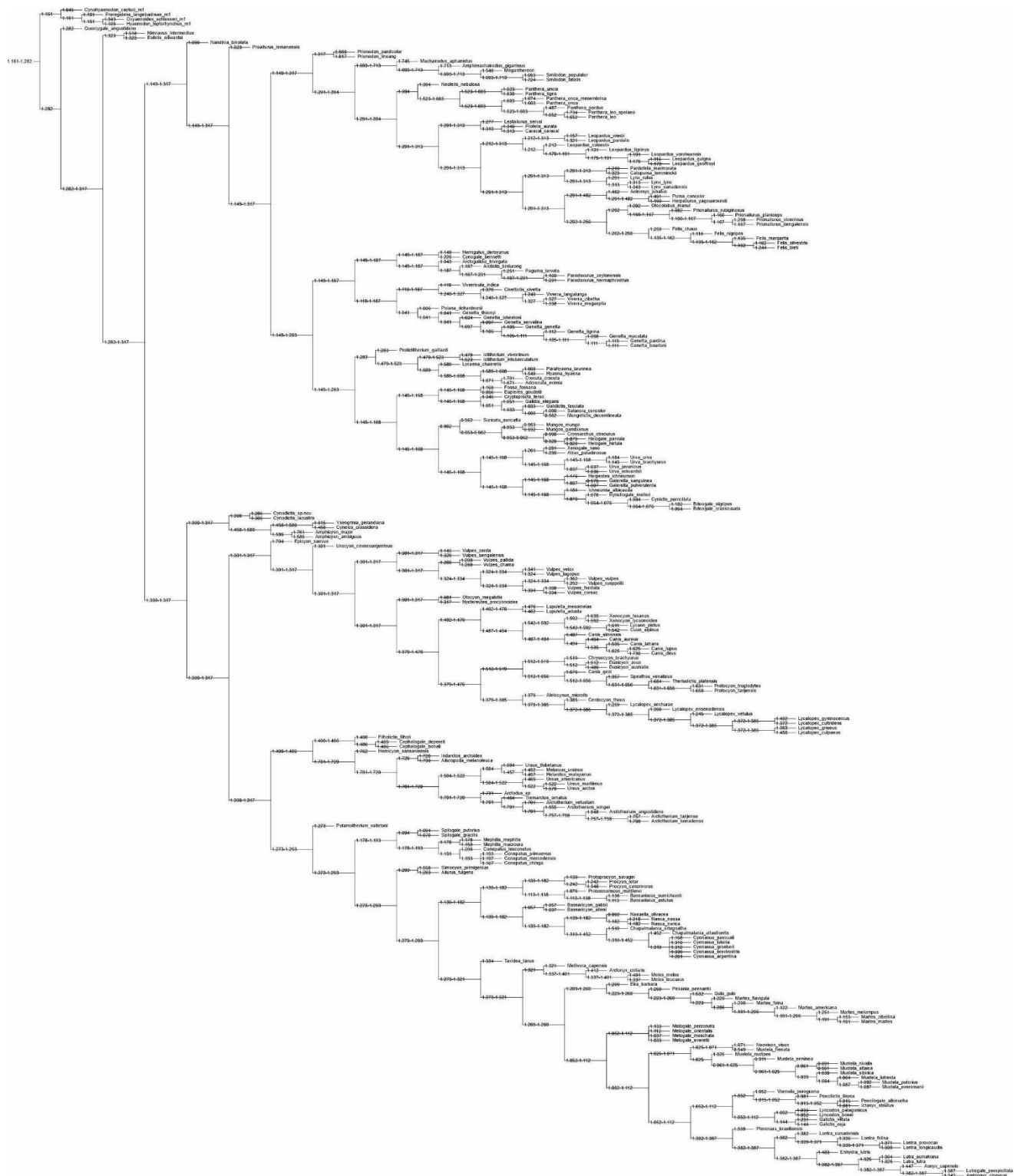
Especie / Nodo	FA (MA)	Cita FA
209	4,6	Paleodb
214	30,86	Sato <i>et al.</i> , 2012
215	30,32	Sato <i>et al.</i> , 2012
216	28,35	Sato <i>et al.</i> , 2012
217	16,07	Sato <i>et al.</i> , 2012
218	13,49	Sato <i>et al.</i> , 2012
219	13,3	Sato <i>et al.</i> , 2012
220	12,5	Sato <i>et al.</i> , 2012
221	10,49	Sato <i>et al.</i> , 2012
222	9,8	Sato <i>et al.</i> , 2012
223	7,37	Sato <i>et al.</i> , 2012
225	4,6	Sato <i>et al.</i> , 2012
226	3,16	Sato <i>et al.</i> , 2012
230	1,43	Sato <i>et al.</i> , 2012
233	6,56	Sato <i>et al.</i> , 2012
234	3,4	Sato <i>et al.</i> , 2012
235	2,62	Sato <i>et al.</i> , 2012
236	2	Sato <i>et al.</i> , 2012
237	1,52	Sato <i>et al.</i> , 2012
238	1,22	Sato <i>et al.</i> , 2012
239	0,61	Sato <i>et al.</i> , 2012
242	6,51	Sato <i>et al.</i> , 2012
243	5,41	Sato <i>et al.</i> , 2012
244	4,95	Sato <i>et al.</i> , 2012
245	2,46	Sato <i>et al.</i> , 2012
246	1,65	Sato <i>et al.</i> , 2012
249	12,55	Sato <i>et al.</i> , 2012
250	2,7	Sato <i>et al.</i> , 2012
251	1,81	Sato <i>et al.</i> , 2012
252	20,7	Koepfli <i>et al.</i> , 2007
253	12	Koepfli <i>et al.</i> , 2007
254	7	Koepfli <i>et al.</i> , 2007
256	11,5	Koepfli <i>et al.</i> , 2007
257	2,96	Koepfli <i>et al.</i> , 2007
258	9,2	Eizirik <i>et al.</i> , 2010
261	10	Zrzavý <i>et al.</i> , 2018
262	9,5	Zrzavý <i>et al.</i> , 2018
263	9	Zrzavý <i>et al.</i> , 2018
265	4,3	Zrzavý <i>et al.</i> , 2018
266	2,7	Zrzavý <i>et al.</i> , 2018
268	2,3	Zrzavý <i>et al.</i> , 2018
273	3,5	Zrzavý <i>et al.</i> , 2018
280	8	Zrzavý <i>et al.</i> , 2018
281	7	Zrzavý <i>et al.</i> , 2018

Bibliografía apéndice 3.3

- Eizirik, E., Murphy, W.J., Koepfli, K.P., Johnson, W.E., Dragoo, J.W., Wayne, R.K. y O'Brien, S.J. 2010. Pattern and timing of diversification of the mammalian order Carnivora inferred from multiple nuclear gene sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 56: 49–63.
- Koepfli, K.-P., Jenks, S.M., Eizirik, E., Zahirpour, T., Valkenburgh, B. Van y Wayne, R.K. 2006. Molecular systematics of the Hyaenidae: relationships of a relictual lineage resolved by a molecular supermatrix. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 38: 603–620.
- Koepfli, K.P., Gompfer, M.E., Eizirik, E., Ho, C.C., Linden, L., Maldonado, J.E. y Wayne, R.K. 2007. Phylogeny of the Procyonidae (Mammalia: Carnivora): molecules, morphology and the great American interchange. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 43: 1076–1095.
- Li, G., Davis, B.W., Eizirik, E. y Murphy, W.J. 2016. Phylogenomic evidence for ancient hybridization in the genomes of living cats (Felidae). *Genome Research* 26: 1–11.
- Sato, J.J., Wolsan, M., Prevosti, F.J., D'Elia, G., Begg, C., Begg, K., Hosoda, T., Campbell, K.L. y Suzuki, H. 2012. Evolutionary and biogeographic history of weasel-like carnivorans (Musteloidea). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 63: 745–757.
- Zhou, Y., Wang, S.-R. y Ma, J.-Z. 2017. Comprehensive species set revealing the phylogeny and biogeography of Feliformia (Mammalia, Carnivora) based on mitochondrial DNA. *PLOS ONE* 12: e0174902.
- Zrzavý, J., Duda, P., Robovský, J., Okřínová, I. y Pavelková Řičánková, V. 2018. Phylogeny of the Caninae (Carnivora): combining morphology, behaviour, genes and fossils. *Zoologica Scripta* 47: 373–389.

APÉNDICE 4.1

Optimización del logaritmo natural del tamaño del centroide



Optimización del porcentaje de vertebrados consumidos



Optimización del porcentaje de peces consumidos



Optimización del porcentaje de artrópodos consumidos



Optimización del porcentaje de frutas consumidos

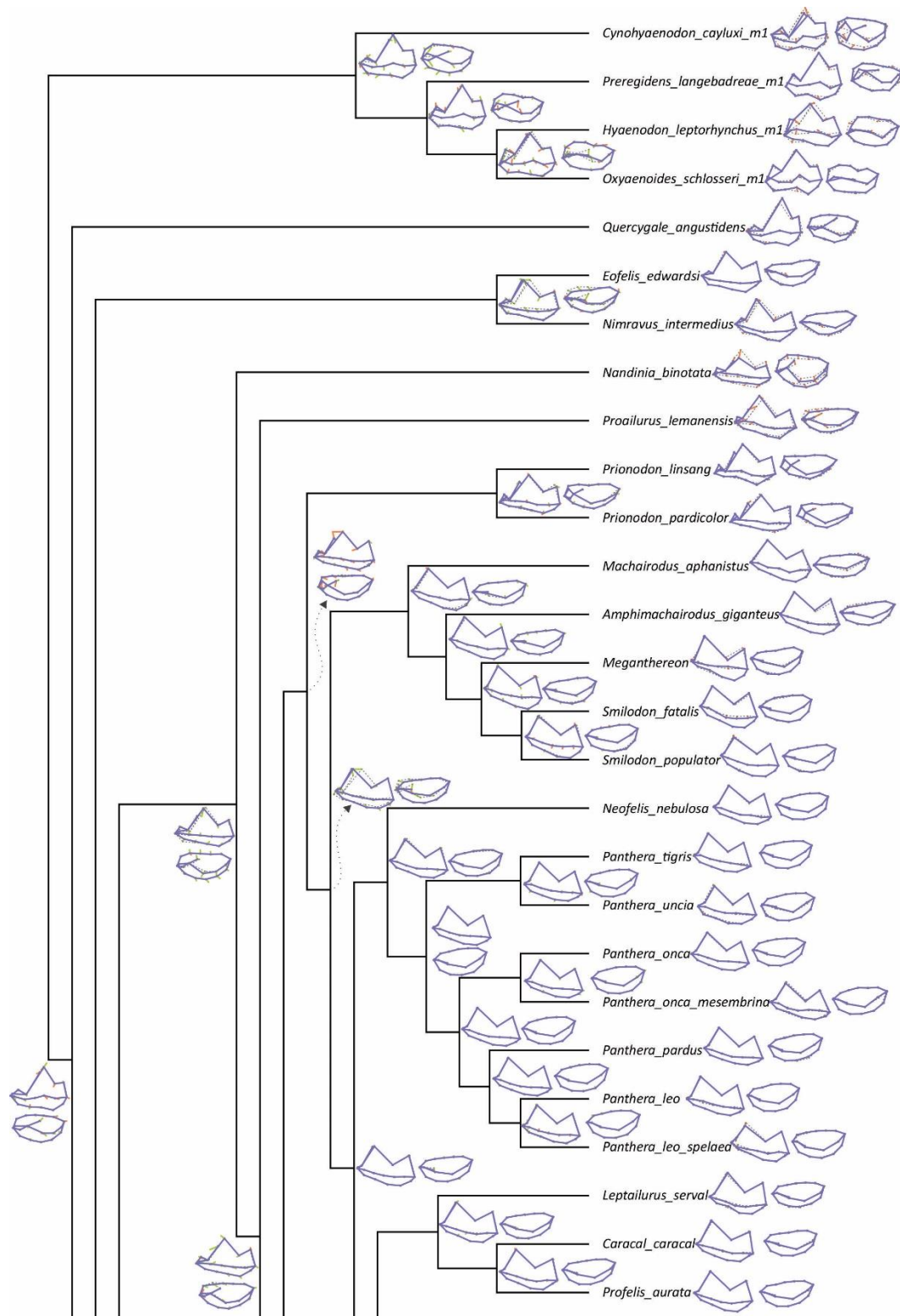


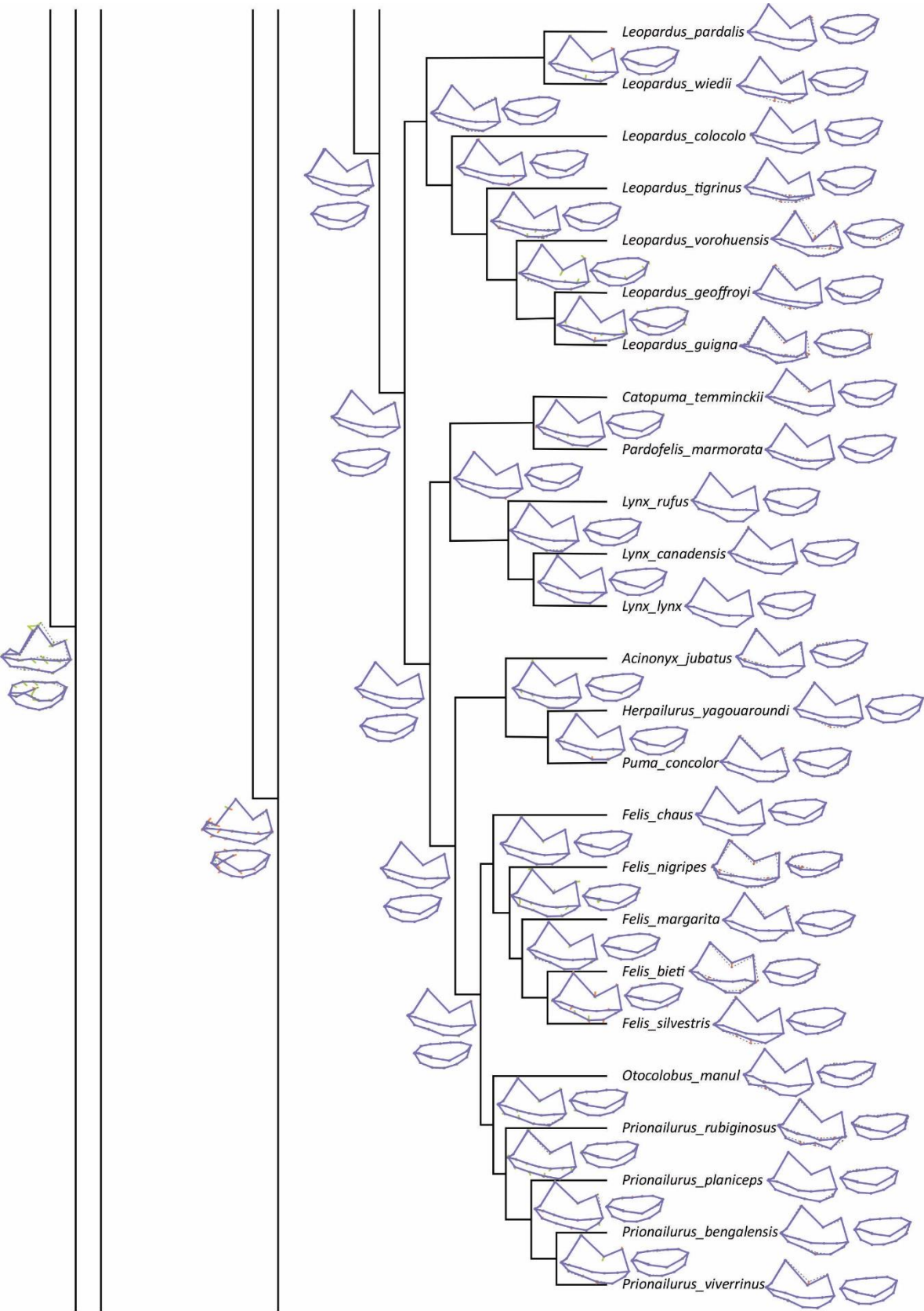
Optimización del porcentaje de otros restos vegetales consumidos

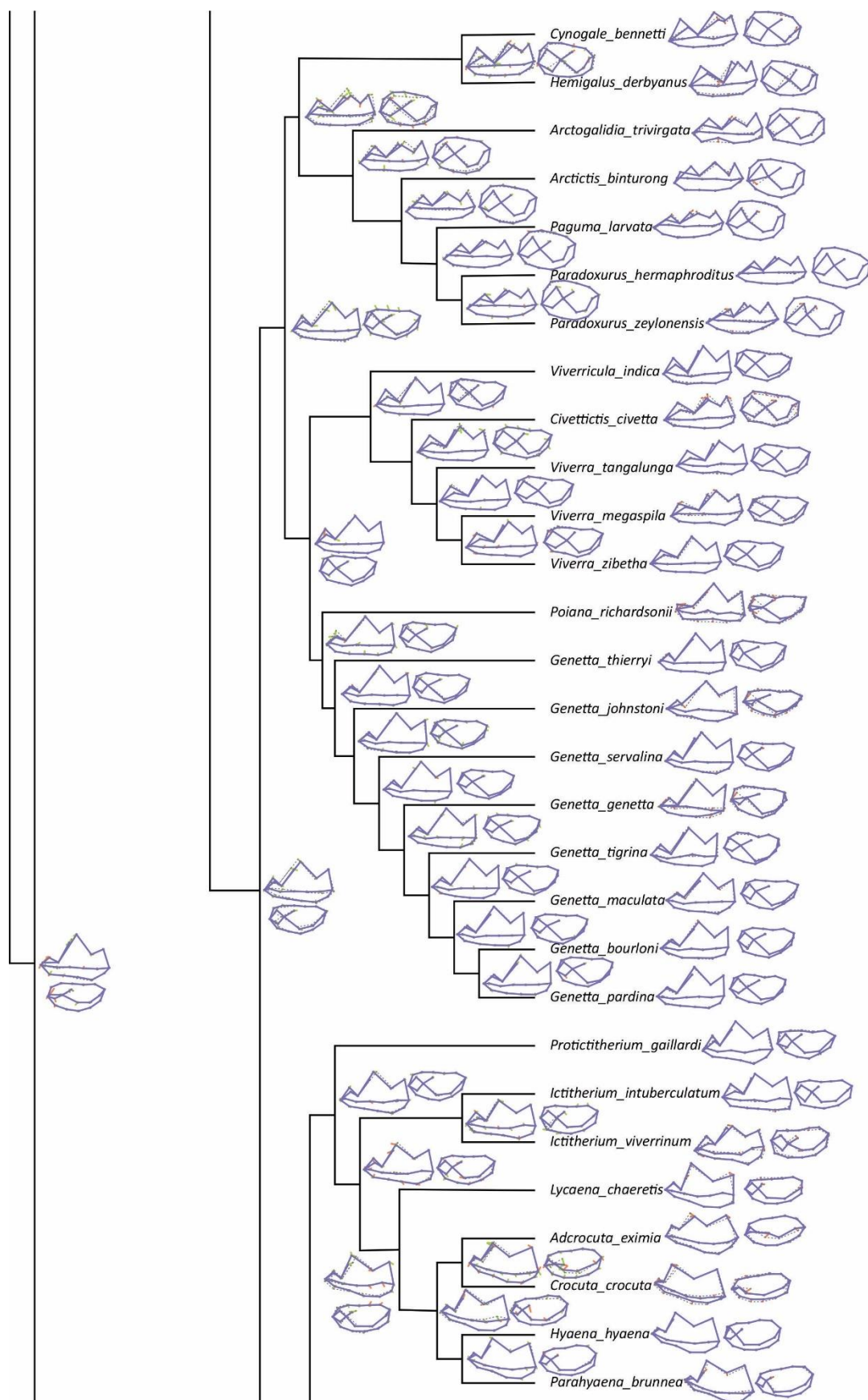


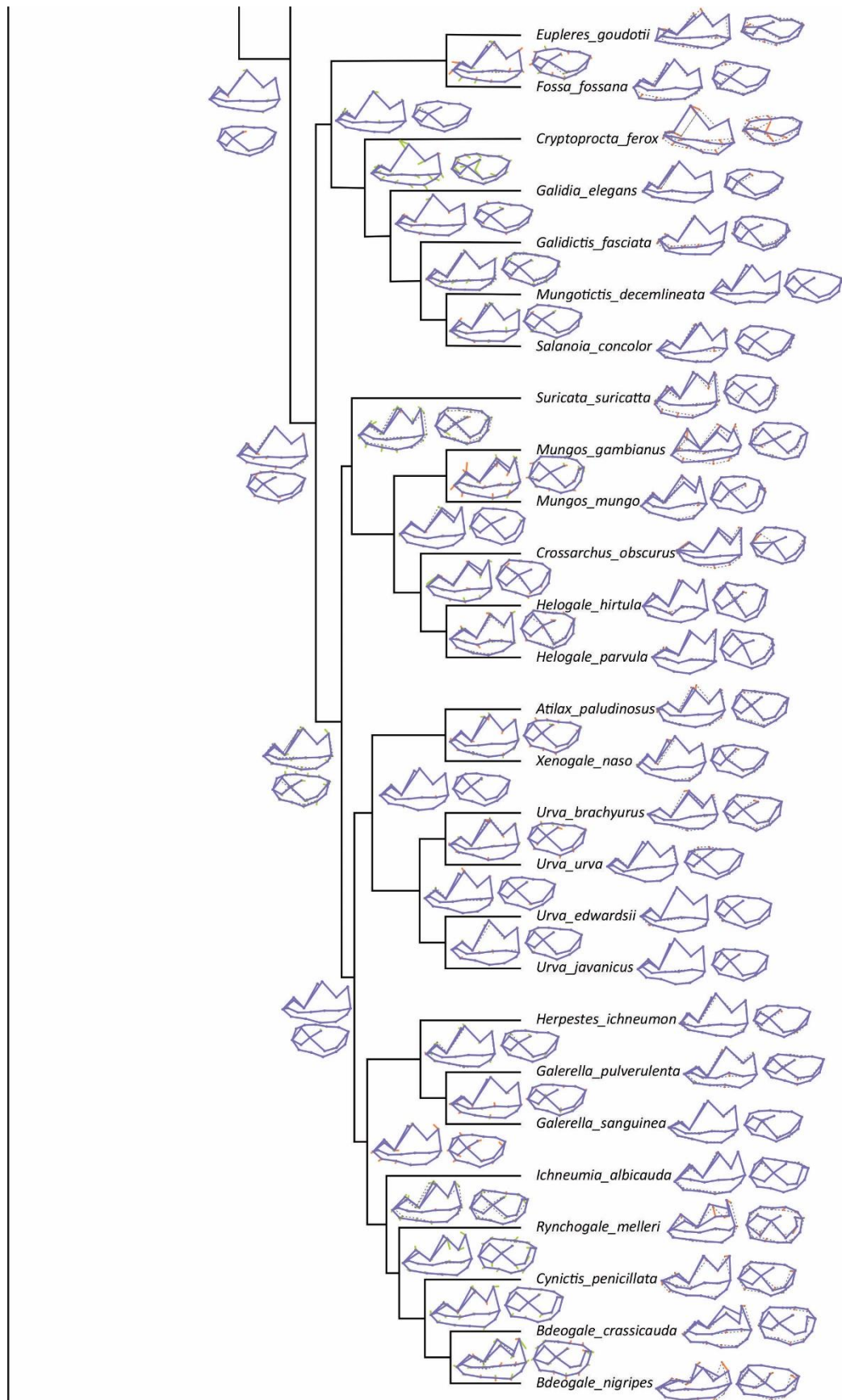
APÉNDICE 4.7

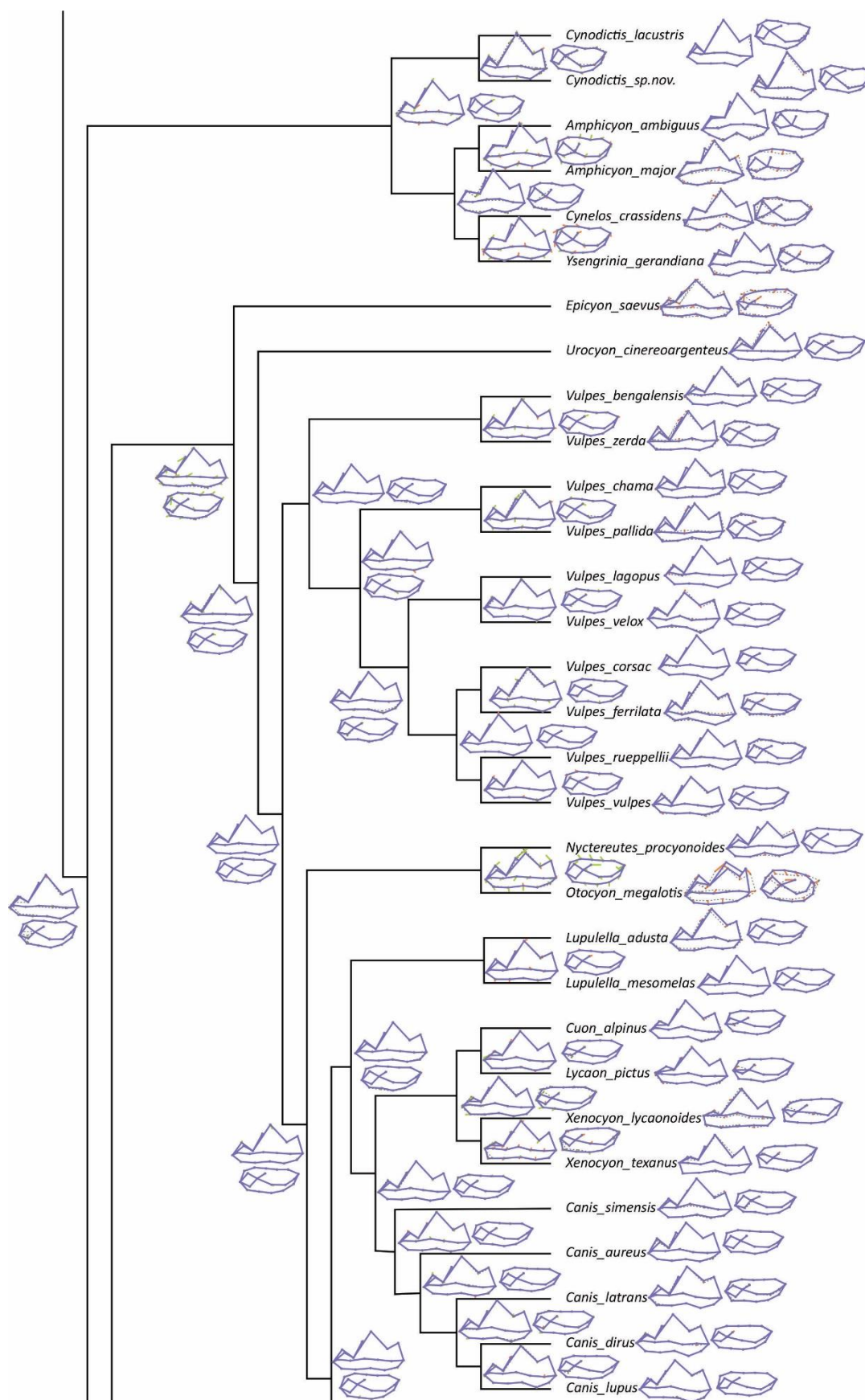
Optimización de la forma del molar

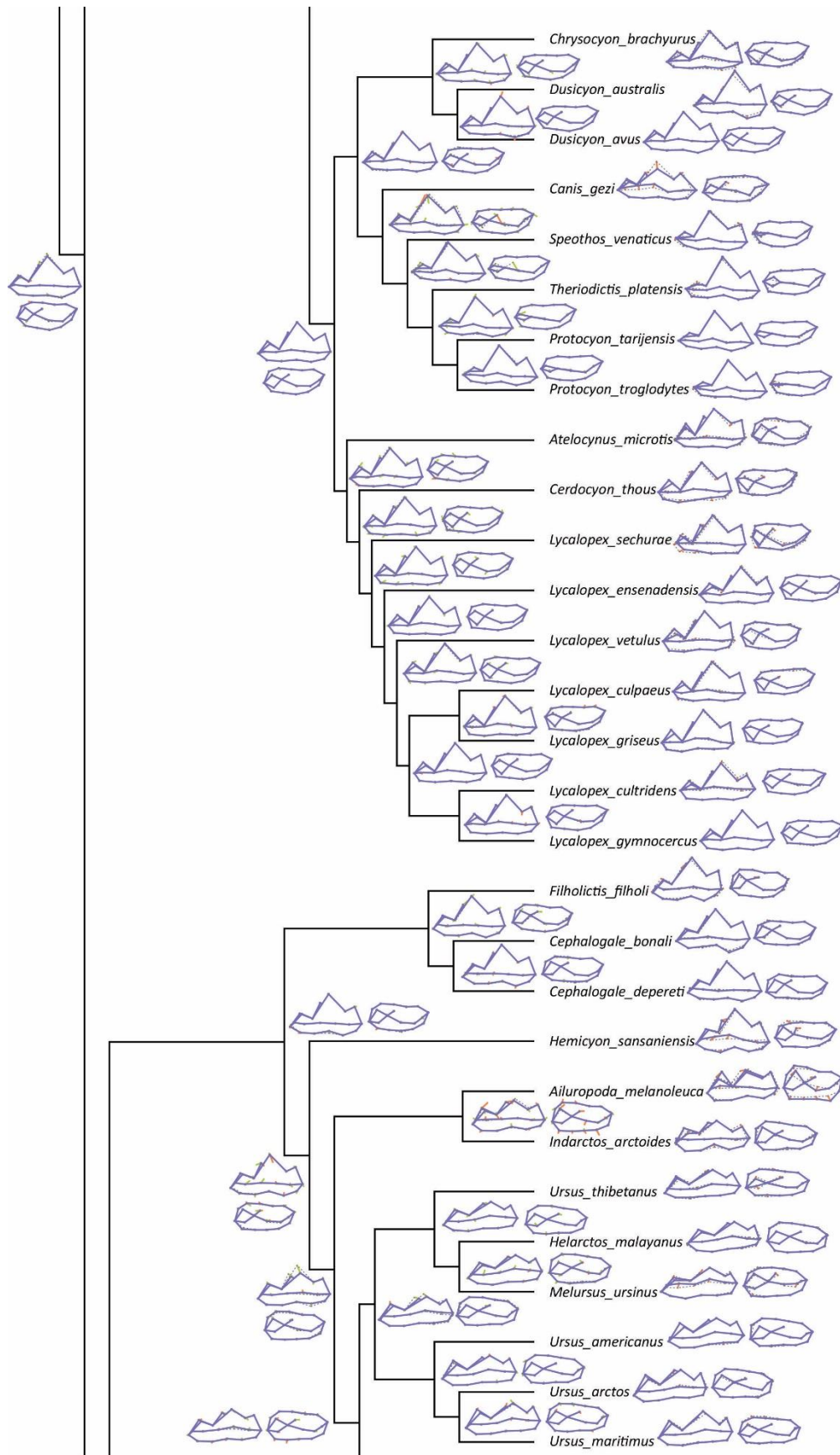


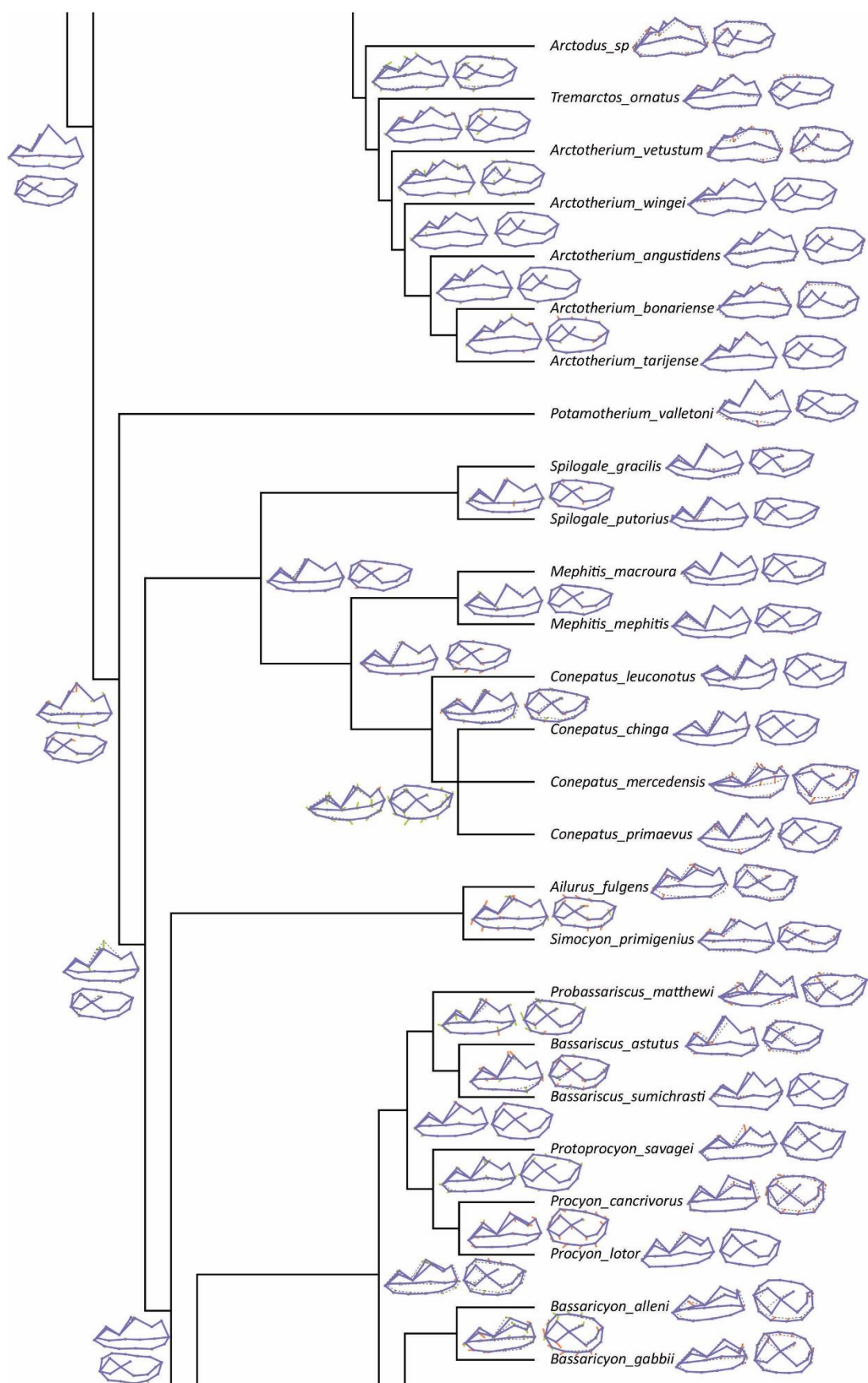




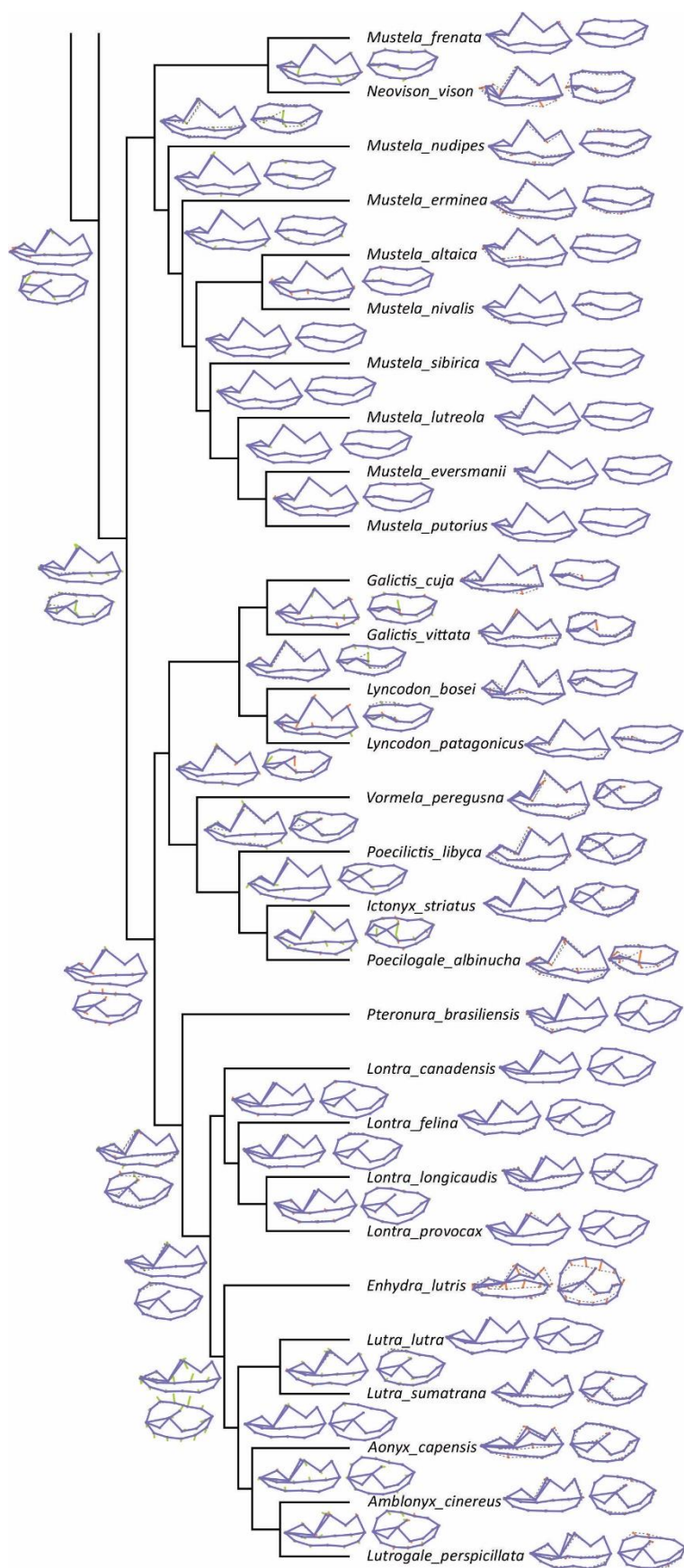












APÉNDICE 5.1

Base de datos de los diferentes grupos

Debido al gran tamaño de la base de datos se invita a descargarla del siguiente link

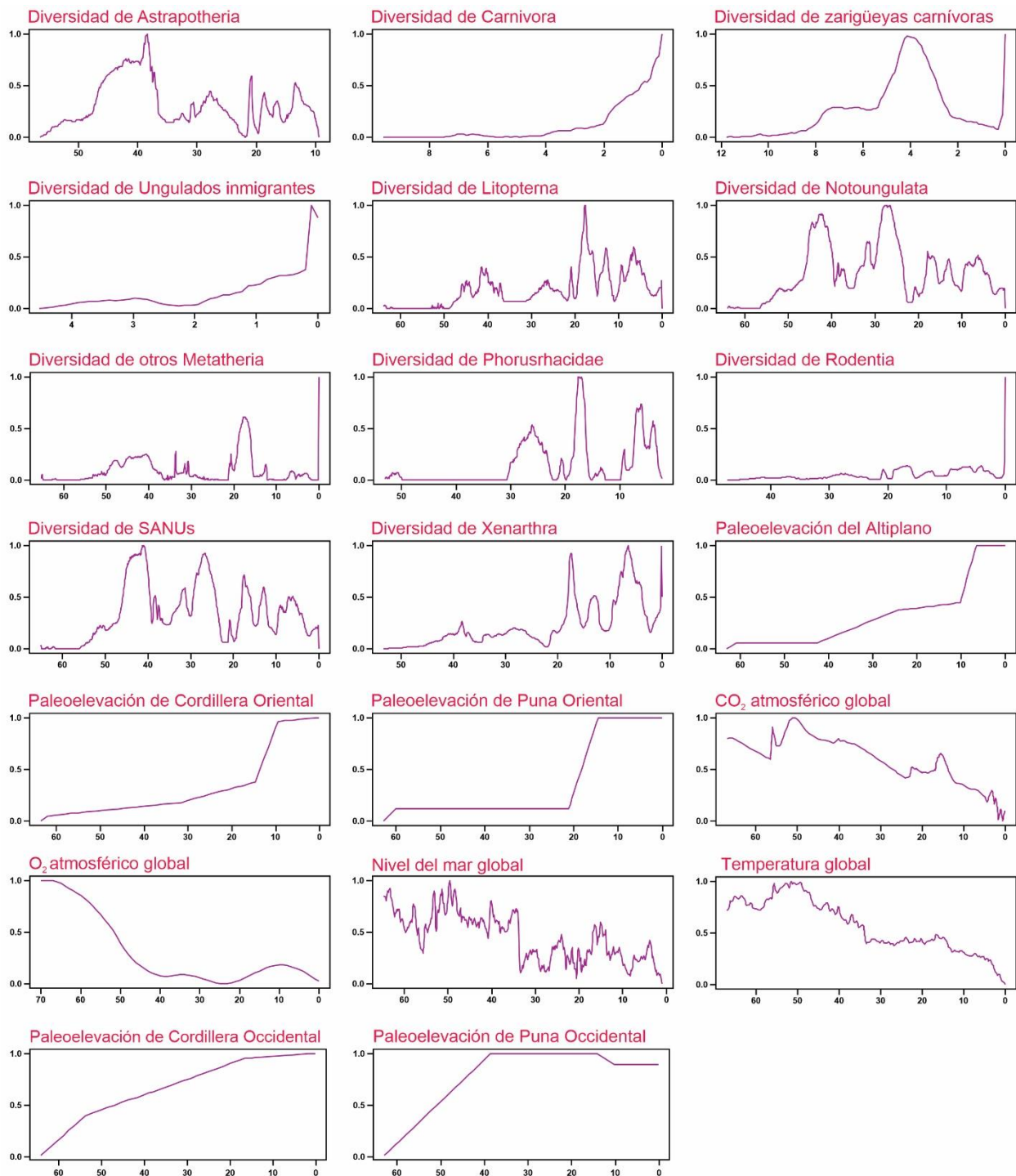
https://static-content.springer.com/esm/art%3A10.1038%2Fs41598-022-05266-z/MediaObjects/41598_2022_5266_MOESM2_ESM.xlsx

APÉNDICE 5.2

Estimaciones a posteriori de la tasa de preservación (número esperado de ocurrencias por linaje por Ma) y parámetro de heterogeneidad (parámetro de forma de la distribución Gamma). Se informan los límites inferior y superior de los intervalos de confianza del 95 %

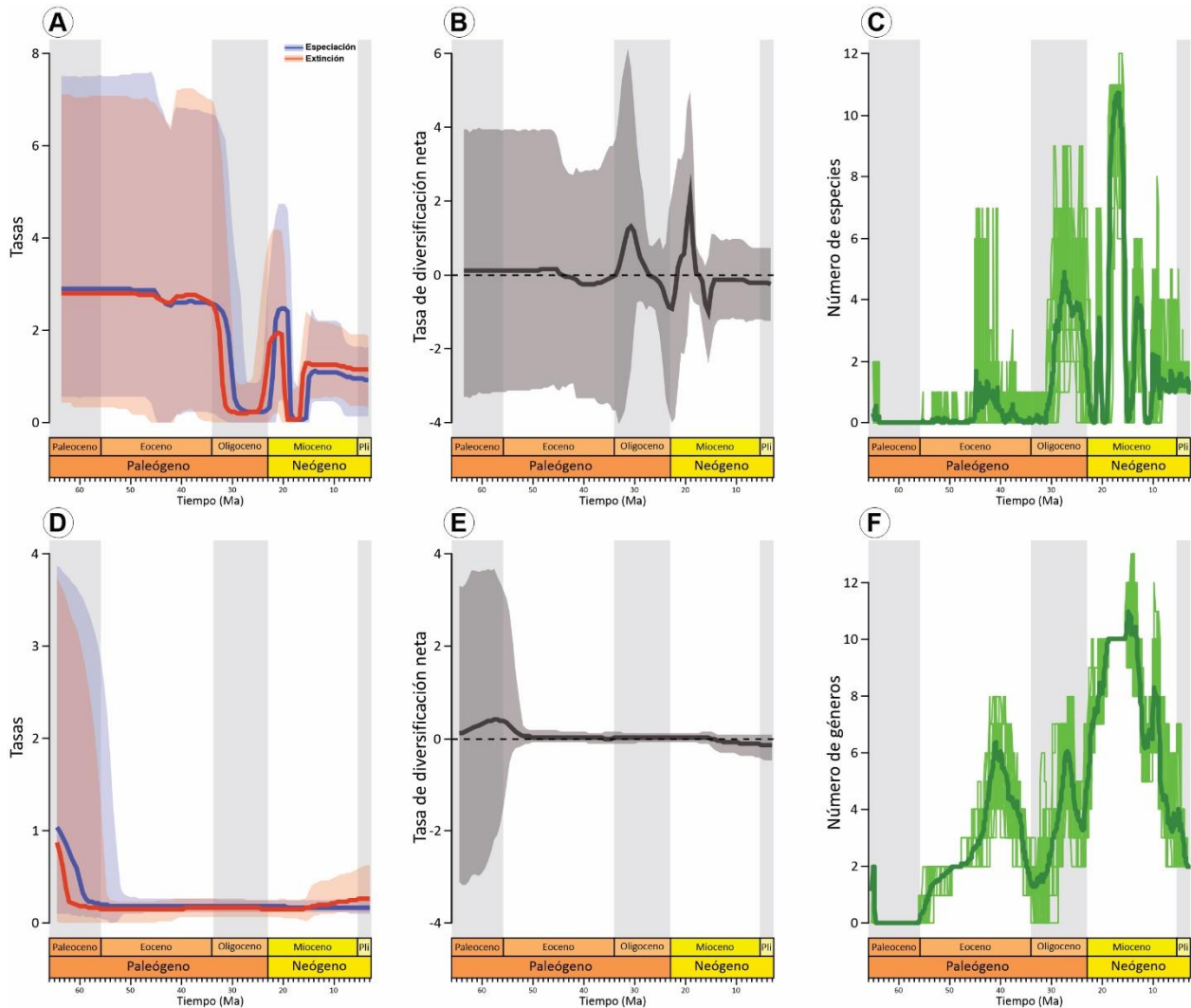
Clado	Tasa de preservación (q)	Parámetro de heterogeneidad (α)
Sparassodonta (ocurrencia de especies)	1,21 (0,80 – 1,67)	2,88 (0,42 – 7,74)
Sparassodonta (Edad/Piso de América del Sur)	1,51 (0,99 – 2,09)	2,23 (0,45 – 5,22)
Sparassodonta (especímenes fósiles)	4,17 (3,24 – 5,11)	0,84 (0,51 – 1,13)
Sparassodonta (ocurrencia de géneros)	0,65 (0,45 – 0,86)	2,00 (0,61 – 3,80)
Astrapotheria	1,07 (0,66 – 1,51)	0,81 (0,22 – 1,50)
Carnivora	7,84 (5,79 – 10,05)	1,03 (0,46 – 1,52)
Zarigüeyas carnívoras	1,17 (0,63 – 1,69)	10,51 (2,33 – 19,98)
Ungulados inmigrantes	22,11 (17,56 – 26,79)	0,55 (0,29 – 0,87)
Litopterna	1,18 (0,87 – 1,50)	1,16 (0,58 – 1,82)
Notoungulata	1,14 (0,95 – 1,33)	0,69 (0,38 – 1,08)
Otros Metatheria	1,55 (1,18 – 1,93)	0,93 (0,49 – 1,46)
Phorusrhacidae	1,14 (0,53 – 1,86)	9,46 (0,87 – 19,14)
Rodentia	4,02 (2,73 – 5,33)	0,68 (0,33 – 0,91)
SANUs	1,21 (1,04 – 1,39)	0,63 (0,40 – 0,89)
Xenarthra	5,54 (4,32 – 6,79)	0,33 (0,27 – 0,40)

APÉNDICE 5.3

Trayectorias paleoambientales utilizadas en este estudio

APÉNDICE 5.4

Las estimaciones bayesianas de las tasas de especiación (azul), extinción (rojo), diversificación neta (gris, especiación menos extinción) y diversidad (verde) del conjunto de datos de Edad/Piso de América del Sur (A-C) y del conjunto de datos de géneros (D-F). Las líneas sólidas indican tasas medias y las áreas sombreadas muestran intervalos de confianza del 95%



APÉNDICE 5.5

Parámetros de correlación (G_i) y shrinkage weights (W_i) de los modelos exponencial y lineal con el conjunto de datos de ocurrencia de especies. W_i superior a 0,5 (resaltado en negrita) indica evidencia significativa de correlación (sombreado en gris)

	Modelo exponencial				Modelo lineal			
	Tasa de especiación		Tasa de extinción		Tasa de especiación		Tasa de extinción	
	G_i	W_i	G_m	W_m	G_i	W_i	G_m	W_m
Diversidad de Sparassodonta	-5,95	0,93	0,02	0,33	-7,12	0,88	0,22	0,42
CO ₂ atmosférico global	2,72	0,62	0,80	0,44	5,28	0,64	1,29	0,48
O ₂ atmosférico global	0,57	0,41	0,20	0,40	0,93	0,47	0,67	0,47
Nivel del mar global	-1,79	0,53	0,08	0,39	-2,87	0,57	0,45	0,49
Temperatura global	0,94	0,45	0,94	0,44	1,53	0,51	1,05	0,46
Altiplano	-0,39	0,37	0,13	0,34	-0,20	0,42	0,62	0,44
Cordillera Oriental	-0,09	0,33	-0,03	0,33	-0,10	0,40	0,58	0,44
Puna Oriental	-0,33	0,34	0,16	0,32	-0,58	0,41	1,01	0,47
Cordillera Occidental	0,05	0,37	0,51	0,38	0,00	0,42	1,60	0,46
Puna Occidental	0,39	0,39	0,26	0,36	0,28	0,44	0,53	0,43
Astrapotheria	0,82	0,46	-1,72	0,55	0,52	0,44	-2,40	0,55
Ungulados inmigrantes	-0,32	0,42	0,09	0,41	-0,67	0,47	0,33	0,46
Litopterna	3,72	0,70	-1,13	0,48	4,60	0,65	-3,45	0,61
Notoungulata	-0,21	0,36	-0,50	0,39	-0,42	0,43	-0,39	0,42
Otros Metatheria	0,92	0,44	-1,91	0,59	0,35	0,44	-3,05	0,59
Rodentia	4,03	0,52	0,45	0,41	8,01	0,54	-0,16	0,47
SANUs	-0,56	0,39	-0,67	0,42	-0,60	0,43	-0,97	0,45
Xenarthra	-0,66	0,43	0,31	0,36	-1,08	0,47	0,07	0,41
Zarigüeyas carnívoras	0,15	0,34	-0,24	0,33	0,52	0,40	-0,32	0,41
Carnivora	-0,85	0,42	-0,02	0,38	-1,65	0,49	0,35	0,45
Phorusrhacidae	-0,47	0,40	-0,84	0,45	-0,60	0,42	-1,19	0,47

APÉNDICE 5.6

Parámetros de correlación (G_i) y shrinkage weights (W_i) de los modelos exponencial y lineal con el conjunto de datos de especímenes fósiles. W_i superior a 0,5 (resaltado en negrita) indica evidencia significativa de correlación (sombreado en gris)

	Modelo exponencial				Modelo lineal			
	Tasa de especiación		Tasa de extinción		Tasa de especiación		Tasa de extinción	
	G_i	W_i	G_m	W_m	G_i	W_i	G_m	W_m
Diversidad de Sparassodonta	-6,73	0,96	0,74	0,41	-6,30	0,90	1,45	0,49
CO ₂ atmosférico global	2,63	0,64	0,48	0,41	1,98	0,52	0,55	0,40
O ₂ atmosférico global	0,91	0,43	0,01	0,41	2,17	0,49	-0,26	0,45
Nivel del mar global	-1,06	0,47	1,21	0,51	-1,19	0,46	0,68	0,43
Temperatura global	0,74	0,45	0,67	0,43	0,99	0,45	0,35	0,41
Altiplano	-0,64	0,41	0,00	0,34	-1,61	0,50	0,07	0,38
Cordillera Oriental	0,30	0,36	-2,32	0,35	0,43	0,38	0,02	0,38
Puna Oriental	-0,49	0,36	0,72	0,43	-0,09	0,35	2,04	0,57
Cordillera Occidental	0,12	0,38	0,50	0,39	0,46	0,40	0,93	0,41
Puna Occidental	0,38	0,40	0,07	0,36	0,50	0,39	0,06	0,38
Astrapotheria	1,34	0,54	-1,43	0,54	1,79	0,52	-1,10	0,47
Ungulados inmigrantes	-0,12	0,43	0,54	0,44	0,08	0,44	1,03	0,45
Litopterna	3,61	0,77	-1,22	0,48	1,89	0,55	-2,48	0,55
Notoungulata	-0,09	0,34	-1,14	0,50	-0,05	0,34	-0,87	0,43
Otros Metatheria	0,73	0,44	-1,54	0,52	1,35	0,50	-2,08	0,54
Rodentia	1,08	0,45	-0,28	0,43	5,98	0,54	-1,58	0,47
SANUs	-0,42	0,38	-0,94	0,48	-0,20	0,37	-0,63	0,42
Xenarthra	-0,45	0,39	0,10	0,36	-0,37	0,38	-0,39	0,40
Zarigüeyas carnívoras	-0,09	0,35	0,07	0,33	0,03	0,35	0,11	0,36
Carnivora	-0,67	0,43	0,19	0,41	-0,71	0,44	0,72	0,43
Phorusrhacidae	-0,10	0,35	-1,14	0,51	0,29	0,37	-0,88	0,44

APÉNDICE 6.1

Análisis de dieta recolectados a partir de la bibliografía del consumo de V (vertebrados no peces), P (peces), A (artrópodos y otros invertebrados), M (moluscos), F (frutos) y RV (otros restos vegetales).

Especie	Lugar	Fecha	N° Fecas	V	P	A	M	F	RV	Cita
Marsupialia										
Dasyuromorphia										
Dasyuridae										
Dasyurinae										
<i>Dasyercus cristicauda</i>	Desierto Simpson, Queensland	De mzo. 1990 a jun. 1995	52	28,59	0,00	71,41	0,00	0,00	0,00	Chen <i>et al.</i> , 1998
	Desierto Strzelecki, Australia	De jul. a nov. 2016	87	14,77	0,00	85,23	0,00	0,00	0,00	Contos y Letnic, 2020
	Mt Keith, Australia	2001-2004	114	11,00	0,00	82,50	0,00	0,00	6,50	Turner, 2004
<i>Dasyurus geoffroii</i>	Norte de los Bosques Jarrah del oeste de Australia	De en. 2007 a my. 2008	262	46,18	0,18	50,89	0,00	2,06	0,69	Glen <i>et al.</i> , 2010
	Sur de los Bosques Jarrah del oeste de Australia	De mzo. 2006 a my. 2008	130	44,78	0,00	51,44	0,00	0,30	3,48	Glen <i>et al.</i> , 2010
	Forrestania, Australia	De febr. a jul. 2009	123	60,14	0,00	34,03	0,00	0,00	5,83	Rayner <i>et al.</i> 2012
<i>Dasyurus hallucatus</i>	Queensland, Australia	1994-1996	26	43,00	0,00	57,00	0,00	0,00	0,00	Pollock, 1999
	Pilbara, Australia	2011–2015	498	26,27	0,00	53,87	2,06	14,41	3,39	Dunlop <i>et al.</i> , 2017
<i>Dasyurus maculatus</i>	Bosques Marengo y Chaelundi, Australia	De en. 2003 a febr. 2004	424	70,81	0,00	17,56	0,00	0,00	11,63	Glen y Dickman, 2008
	Kosciuszko National Park, Australia	De abr. a sept. 2002–2004	1466	97,60	0,00	1,88	0,00	0,00	0,52	Dawson <i>et al.</i> , 2007
	East Gippsland, Australia	De dic. 1990 a my. 1993	319	87,00	0,00	13,00	0,00	0,00	0,00	Belcher, 1995
	Wet Tropics Area, Australia	1992-1994	1310	95,09	0,00	4,91	0,00	0,00	0,00	Burnett, 2001
	New England gorges, Australia	De my. 1980 a jun. 1984	1313	62,90	9,80	25,90	1,40	0,00	0,00	Jarman <i>et al.</i> , 2007
	Tasmania	1990-2015	177	84,53	0,00	15,47	0,00	0,00	0,00	Andersen <i>et al.</i> , 2017
<i>Dasyurus viverrinus</i>	Hobart, Australia	De febr. a oct. 1977	64	8,43	0,00	44,05	0,00	2,27	45,25	Blackhall, 1980

Especie	Lugar	Fecha	N° Fecas	V	P	A	M	F	RV	Cita
<i>Dasyurus viverrinus</i>	Tasmania	De jul. 2011 a my. 2012	229	20,02	0,00	44,02	0,00	0,00	35,96	Fancourt <i>et al.</i> , 2018
	Tasmania	1983-1984	5	26,67	0,00	53,33	0,00	0,00	20,00	Taylor, 1986
<i>Sarcophilus harrisii</i>	Tasmania	1983-1984	28	83,78	0,00	8,11	0,00	0,00	8,11	Taylor, 1986
	Tasmania	1990-2015	660	98,03	0,00	1,97	0,00	0,00	0,00	Andersen <i>et al.</i> , 2017
	Tasmania	De oct. 2006 a abr. 2007	44	95,50	1,50	3,00	0,00	0,00	0,00	Pemberton <i>et al.</i> , 2008
Phascogalinae										
<i>Antechinus stuartii</i>	Lago Myall, Australia	De febr. 1975 a my. 1983	36	0,00	0,00	96,60	0,00	0,00	3,40	Fox y Archer, 1984
	Sherbrooke Forest Park, Melbourne	De febr. 1976 a nov. 1977		0,00	0,00	100	0,00	0,00	0,00	Hall, 1980
	Snowy Mountains, Nueva Gales del Sur	De Jan 1982 a my. 1983	175	0,36	0,00	99,64	0,00	0,00	0,00	Green, 1989
Sminthopsinae										
<i>Antechinomys laniger</i>	Coolabah, Nueva Gales del Sur	my. 1964	3	0,00	0,00	100	0,00	0,00	0,00	Lidicker y Marlow, 1970
<i>Sminthopsis crassicaudata</i>	Australia	De jun. 1974 a dic. 1979	21	1,97	0,00	98,03	0,00	0,00	0,00	Morton <i>et al.</i> , 1983
Caluromyinae										
<i>Caluromys derbianus</i>	Panamá	1884-2020	20	10,09	0,00	4,59	0,00	85,32	0,00	Ortega <i>et al.</i> , 2021
Didelphidae										
<i>Chironectes minimus</i>	Colombia	1957	8	0,00	81,25	18,75	0,00	0,00	0,00	Mondolfi y Medina Padilla, 1957
<i>Didelphis albiventris</i>	Rio Grande do Sul, Brasil	De en. 2009 a jun. 2012	40	19,28	0,00	31,33	0,00	45,78	3,61	Silva <i>et al.</i> , 2014
	Ecologic Park Professor Hermógenes de Freitas Leitão Filho, Brasil	De nov. 2006 a nov. 2007	222	21,30	7,20	34,90	7,80	28,80	0,00	Cantor <i>et al.</i> , 2010
	Curitiba, Brasil	De febr. 1995 a en. 1996 y De nov. 1996 a febr. 1997	71	12,38	0,19	54,86	7,81	24,76	0,00	Cáceres, 2002
	Bosque Capão da Imbuia, Brasil	De jun. 2005 a my. 2006	32	20,91	0,00	48,59	1,69	28,81	0,00	Sohn, 2006

Especie	Lugar	Fecha	N° Fecas	V	P	A	M	F	RV	Cita
<i>Didelphis marsupialis</i>	Veracruz, México	De jun. 2003 a abr. 2005	24	31,42	0,00	37,14	0,00	31,44	0,00	Oceguera-González y Gozález-Romero, 2008
<i>Didelphis virginiana</i>	Veracruz, México	De jun. 2003 a abr. 2005	11	5,00	0,00	45,00	0,00	50,00	0,00	Oceguera-González y Gozález-Romero, 2008
	Boone, Missouri, Estados Unidos	De sept. 1941 a my. 1942	259	14,19	0,00	57,97	7,49	16,66	3,69	Reynolds, 1945
	Payne, Oklahoma	2000-2001	75	12,27	0,00	19,33	0,00	15,03	53,37	Kasparian <i>et al.</i> , 2002
<i>Gracilinanus agilis</i>	Parque Estadual do Rio Preto, Minas Gerais, Brasil	De nov. 2009 a oct. 2011	144	0,64	0,00	81,59	0,00	14,60	3,17	Lessa y Geise, 2014
	Cerrado, Brasil	febr.–mzo. y sept. 2002	33	0,00	0,00	98,19	0,00	1,81	0,00	Bocchiglieri <i>et al.</i> , 2010
	Brasília, Brasil	De sept. 2009 a ag. 2010	422	1,46	0,00	61,00	0,00	37,54	0,00	De Camargo <i>et al.</i> , 2014
<i>Lutreolina crassicaudata</i>	Campinas, Brasil		30	38,55	0,00	1,15	0,00	60,30	0,00	Monteiro-Filho y Dias, 1990
	Islas Santa Catarina, Brasil	De abr. 1998 a mzo. 2000	13	7,28	0,00	47,27	0,00	45,45	0,00	Cáceres <i>et al.</i> , 2002
	Reserva Ecológica Costanera Sur, Buenos Aires, Argentina	De abr. 2004 a febr. 2006	17	33,15	0,00	11,17	0,00	27,84	27,84	Muschetto <i>et al.</i> , 2011
<i>Metachirus nudicaudatus</i>	Bosque Atlántico en el sur de Brasil	De oct. 1997 a sept. 1998	44	2,91	0,00	93,20	1,62	2,27	0,00	Cáceres, 2004
	Barra de Maricã, Rio de Janeiro, Brasil	De en. 1986 a jul. 1990	19	7,50	0,00	88,75	0,00	3,75	0,00	Santori, 1996
	Parque Estadual do Rio Preto, Minas Gerais, Brasil	De febr. 2005 a mzo. 2006	11	5,11	0,00	82,13	0,00	12,76	0,00	Lessa y da Costa, 2010
	Serra do Mar Park, Brasil	De my. 2013 a abr. 2015	32	2,38	0,00	88,10	0,00	9,52	0,00	Kuhnén <i>et al.</i> , 2017
	Parque Estadual do Rio Preto, Minas Gerais, Brasil	De nov. 2009 a oct. 2011	22	3,52	0,00	74,16	0,00	22,32	0,00	Lessa y Geise, 2014
<i>Monodelphis domestica</i>	Sudeste de Brasil	De oct. 2015 a dic. 2016	70	3,99	0,00	79,35	0,00	8,70	7,96	De Carvalho <i>et al.</i> , 2019

Especie	Lugar	Fecha	N° Fecas	V	P	A	M	F	RV	Cita
Microbiotheria										
Microbiotheriidae										
<i>Dromiciops gliroides</i>	Reserva Llao-Llao, Argentina	Verano (2000–2001)	82	0,00	0,00	13,47	0,00	86,53	0,00	Amico <i>et al.</i> , 2009
	Isla Chiloé, Chile	De 2005 a 2009	146	0,00	0,00	50,02	0,00	49,98	0,00	Celis-Diez <i>et al.</i> , 2012
Paucituberculata										
Caenolestidae										
<i>Caenolestes fuliginosus</i>	Cerro Chinguela, Perú	jun. y jul. 1980	8	4,35	0,00	93,48	0,00	0,00	2,17	Barkley y Whitaker, 1984

Bibliografía apéndice 6.1

- Amico, G.C., Rodríguez-Cabal, M.A. and Aizen, M.A. 2009. The potential key seed-dispersing role of the arboreal marsupial *Dromiciops gliroides*. *Acta Oecologica* 35: 8–13.
- Andersen, G.E., Johnson, C.N., Barmuta, L.A. and Jones, M.E. 2017. Dietary partitioning of Australia's two marsupial hypercarnivores, the Tasmanian devil and the spotted-tailed quoll, across their shared distributional range. *PLOS ONE* 12: e0188529.
- Barkley, L.J. and Whitaker, J.O.J. 1984. Confirmation of *Caenolestes* in Peru with information on diet. *Journal of Mammalogy* 65: 328–330.
- Belcher, C.A. 1995. Diet of the tiger quoll (*Dasyurus maculatus*) in East Gippsland, Victoria. *Wildlife Research* 22: 341–357.
- Blackhall, S. 1980. Diet of the Eastern native-cat, *Dasyurus viverrinus* (Shaw), in Southern Tasmania. *Wildlife Research* 7: 191–197.
- Bocchiglieri, A., Mendonça, A.F. and Campos, J.B. 2010. Diet composition of *Gracilinanus agilis* (Didelphimorphia, Didelphidae) in dry woodland areas of Cerrado in central Brazil. *Mammalia* 74: 225–227.
- Burnett, S.E. 2001. [Ecology and conservation status of the northern spot-tailed quoll, *Dasyurus maculatus* with reference to the future of Australia's marsupial carnivores. PhD. Thesis, James Cook University.
- Cáceres, N.C. 2002. Food habits and seed dispersal by the white-eared opossum, *Didelphis albiventris*, in Southern Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 37: 97–104.
- Cáceres, N.C. 2004. Diet of three didelphid marsupials (Mammalia, Didelphimorphia) in southern Brazil. *Mammalian Biology* 69: 430–433.
- Cáceres, N.C., Ghizoni-Jr., I.R. and Graipel, M.E. 2002. Diet of two marsupials, *Lutreolina crassicaudata* and *Micoureus demerarae*, in a coastal Atlantic Forest island of Brazil. *Mammalia* 66: 331–340.
- Cantor, M., Ferreira, L.A., Silva, W.R. and Setz, E.Z.F. 2010. Potential seed dispersal by *Didelphis albiventris* (Marsupialia, Didelphidae) in highly disturbed environment. *Biota Neotropica* 10: 45–51.
- Celis-Diez, J.L., Hetz, J., Marín-Vial, P.A., Fuster, G., Necochea, P., Vásquez, R.A., Jaksic, F.M. and Armesto, J.J. 2012. Population abundance, natural history, and habitat use by the arboreal marsupial *Dromiciops gliroides* in rural Chiloé Island, Chile. *Journal of Mammalogy* 93: 134–148.
- Chen, X., Dickman, C.R. and Thompson, M.B. 1998. Diet of the mulgara, *Dasyercus cristicauda* (Marsupialia: Dasyuridae), in the Simpson Desert, central Australia. *Wildlife Research* 25: 233–242.
- Contos, P. and Letnic, M. 2020. Diet of the crest-tailed mulgara (*Dasyercus cristicauda*) in the Strzelecki Desert. *Australian Mammalogy* 42: 211–216.
- Dawson, J.P., Claridge, A.W., Triggs, B. and Paull, D.J. 2007. Diet of a native carnivore, the spotted-tailed quoll (*Dasyurus maculatus*), before and after an intense wildfire. *Wildlife Research* 34: 342–351.
- de Camargo, N.F., Ribeiro, J.F., de Camargo, A.J.A. and Vieira, E.M. 2014. Diet of the gracile mouse opossum *Gracilinanus agilis* (Didelphimorphia: Didelphidae) in a neotropical savanna: intraspecific variation and resource selection. *Acta Theriologica* 59: 183–191.
- de Carvalho, R.F., Passos, D.C. and Lessa, L.G. 2019. Diet variations in short-tailed opossum *Monodelphis domestica* (Didelphimorphia, Didelphidae) due to seasonal and intersexual factors. *Mastozoología Neotropical* 26: 340–348.
- Dunlop, J.A., Rayner, K. and Doherty, T.S. 2017. Dietary flexibility in small carnivores: a case study on the endangered northern quoll, *Dasyurus hallucatus*. *Journal of Mammalogy* 98: 858–866.

- Fancourt, B.A., Hawkins, C.E. and Nicol, S.C. 2018. Mechanisms of climate-change-induced species decline: spatial, temporal and long-term variation in the diet of an endangered marsupial carnivore, the eastern quoll. *Wildlife Research* 45: 737–750.
- Fox, B.J. and Archer, E. 1984. The diets of *Sminthopsis murina* and *Antechinus stuartii* (Marsupialia: Dasyuridae) in sympatry. *Wildlife Research* 11: 235–248.
- Glen, A.S. and Dickman, C.R. 2008. Niche overlap between marsupial and eutherian carnivores: does competition threaten the endangered spotted-tailed quoll? *Journal of Applied Ecology* 45: 700–707.
- Glen, A.S., Wayne, A., Maxwell, M. and Cruz, J. 2010. Comparative diets of the chuditch, a threatened marsupial carnivore, in the northern and southern jarrah forests, Western Australia. *Journal of Zoology* 282: 276–283.
- Green, K. 1989. Altitudinal and seasonal differences in the diets of *Antechinus swainsonii* and *A. stuartii* (Marsupialia: Dasyuridae) in relation to the availability of prey in the Snowy Mountains. *Wildlife Research* 16: 581–592.
- Hall, S. 1980. The diets of two coexisting species of *Antechinus* (Marsupialia: Dasyuridae). *Wildlife Research* 7: 365–378.
- Jarman, P.J., Allen, L.R., Boschma, D.J. and Green, S.W. 2007. Scat contents of the spotted-tailed quoll *Dasyurus maculatus* in the New England gorges, north-eastern New South Wales. *Australian Journal of Zoology* 55: 63–72.
- Kasparian, M.A., Hellgren, E.C. and Ginger, S.M. 2002. Food habits of the Virginia opossum during raccoon removal in the Cross Timbers Ecoregion, Oklahoma. *Proceedings of the Oklahoma Academy of Science* 82: 73–78.
- Kuhnen, V.V., Romero, G.Q., Linhares, A.X., Vizontin-Bugoni, J., Porto, E.A.C. and Setz, E.Z.F. 2017. Diet overlap and spatial segregation between two neotropical marsupials revealed by multiple analytical approaches. *PLOS ONE* 12: e0181188.
- Lessa, L.G. and da Costa, F.N. 2010. Diet and seed dispersal by five marsupials (Didelphimorphia: Didelphidae) in a Brazilian cerrado reserve. *Mammalian Biology* 75: 10–16.
- Lessa, L.G. and Geise, L. 2014. Food habits and carnivory by a small size opossum, *Gracilinanus agilis* (Didelphimorphia: Didelphidae). *Mastozoología Neotropical* 21: 139–143.
- Lessa, L.G. and Geise, L. 2014. Food habits of *Metachirus nudicaudatus* (Didelphimorphia, Didelphidae) in a Brazilian Cerrado: diet composition and dietary seasonality. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 49: 75–78.
- Lidicker, W.Z.J. and Marlow, B.J. 1970. A review of the dasyurid marsupial genus *Antechinomys* Krefft. *Mammalia* 34: 212–227.
- Mondolfi, E. and Medina Padilla, G. 1957. Contribución al conocimiento del perrito de agua (*Chironectes minimus* Zimmermann). *Memoria Sociedad de Ciencias Naturales La Salle* 17: 141–155.
- Monteiro-Filho, E.L.A. and V.S. Dias, 1990. – Observações sobre a biologia de *Lutreolina crassicaudata* (Mammalia : Marsupialia). *Rev. bras. Biol.*, 50 : 393-399.
- Morton, S.R., Denny, M.J.S. and Read, D.G. 1983. Habitat preferences and diets of sympatric *Sminthopsis crassicaudata* and *S. macroura* (Marsupialia: Dasyuridae). *Australian Mammalogy* 6: 29–34.
- Muschetto, E., Cueto, G. R., & Suárez, O. V. (2011). New data on the natural history and morphometrics of *Lutreolina crassicaudata* (Didelphimorphia) from central-eastern Argentina. *Mastozoología Neotropical*, 18(1), 73–79.
- Oceguera-González, A. and Gozález-Romero, A. 2008. Hábitos alimentarios y reproducción de dos especies de tlacuache en cafetales del centro de Veracruz, México. In: Lorenzo, C., E. Espinoza and J. Ortega (Eds.) , *Avances en el Estudio de los Mamíferos de México II*, Publicaciones Especiales, Vol. II, Asociación Mexicana de Mastozoología, México, D. F., pp. 295–309.

- Ortega, J., Mitre-Ramos, C., Geipel, I., Ponce, M., González, P., Vargas-González, J. de J. and Bermúdez, S. 2021. Central American woolly opossum (*Caluromys derbianus*): distribution, ecology and conservation threats in Panamá. *Therya Notes* 2: 15–19.
- Pemberton, D., Gales, S., Bauer, B., Gales, R., Lazenby, B. and Medlock, K. 2008. The diet of the Tasmanian Devil, *Sarcophilus harrisii*, as determined from analysis of scat and stomach contents. *Papers and Proceedings of the Royal Society of Tasmania* 142: 13–22.
- Pollock, A.B. 1999. Notes on status, distribution and diet of Northern Quoll *Dasyurus hallucatus* in the Mackay-Bowen area, mideastern Queensland. *Australian Zoologist* 31: 388–395.
- Rayner, K., Chambers, B., Johnson, B., Morris, K.D. and Mills, H.R. 2012. Spatial and dietary requirements of the chuditch (*Dasyurus geoffroii*) in a semiarid climatic zone. *Australian Mammalogy* 34: 59–67.
- Reynolds, H.C. 1945. Some aspects of the life history and ecology of the opossum in central Missouri. *Journal of Mammalogy* 26: 361–379.
- Santori, R.T., Astúa de Moraes, D. and Cerqueira, R. 1996. Diet composition of *Metachims nudicaudatus* and *Didelphis aurita* (Marsupialia, Didelphoidea) in Southeastern Brazil. *Mammalia* 60: 307–311.
- Silva, A.R. da, Forneck, E.D., Bordignon, S.A. de L. and Cademartori, C.V. 2014. Diet of *Didelphis albiventris* Lund, 1840 (Didelphimorphia, Didelphidae) in two periurban areas in southern Brazil. *Acta Scientiarum. Biological Sciences* 36: 241–247.
- Sohn, N. 2006. [Estudo da dieta de gambá-de-orelha-branca (*Didelphis albiventris* Lund, 1841) em uma área urbana de Curitiba-PR. (Mammalia-marsupialia). PhD. Thesis, Universidade Federal do Paraná.
- Taylor, R.J. 1986. Notes on the diet of the carnivorous mammals of the Upper Henty River Region, western Tasmania. *Papers and Proceedings of The Royal Society of Tasmania* 120: 7–10.
- Turner, L. 2004. [Seasonal effects on diet of two arid zone Dasyurids, *Dasyercus cristicauda* and *Ningau ridei* (Dasyuridae, Marsupialia). PhD. Thesis, Edith Cowan University.

APÉNDICE 6.2

Tabla con valores promediados y escalados por especie del consumo de V (vertebrados no peces), P (peces), A (artrópodos y otros invertebrados), M (moluscos), F (frutos) y RV (otros restos vegetales)

Especie	V	P	A	M	F	RV
<i>Antechinomys laniger</i>	-1,35	-0,30	2,61	-0,21	-0,61	-0,48
<i>Antechinus stuartii</i>	-1,35	-0,30	2,56	-0,21	-0,61	-0,40
<i>Caenolestes fuliginosus</i>	-1,23	-0,30	2,37	-0,21	-0,61	-0,32
<i>Caluromys derbianus</i>	-1,06	-0,30	-0,88	-0,21	3,75	-0,48
<i>Chironectes minimus</i>	-1,35	4,82	-0,36	-0,21	-0,61	-0,48
<i>Dasyercus cristicauda</i>	-0,83	-0,30	1,87	-0,21	-0,61	-0,32
<i>Dasyurus geoffroii</i>	0,09	-0,30	0,61	-0,21	-0,57	-0,23
<i>Dasyurus hallucatus</i>	-0,36	-0,30	0,98	0,03	-0,24	-0,35
<i>Dasyurus maculatus</i>	1,03	-0,20	-0,57	-0,16	-0,61	-0,33
<i>Dasyurus viverrinus</i>	-0,82	-0,30	0,67	-0,21	-0,57	2,01
<i>Didelphis albiventris</i>	-0,82	-0,19	0,50	0,78	1,03	-0,41
<i>Didelphis marsupialis</i>	-0,45	-0,30	0,31	-0,21	1,00	-0,48
<i>Didelphis virginiana</i>	-1,05	-0,30	0,44	0,36	0,78	0,92
<i>Dromiciops gliroides</i>	-1,35	-0,30	0,11	-0,21	2,88	-0,48
<i>Gracilinanus agilis</i>	-1,33	-0,30	1,89	-0,21	0,31	-0,40
<i>Lutreolina crassicaudata</i>	-0,60	-0,30	-0,32	-0,21	1,67	0,21
<i>Metachirus nudicaudatus</i>	-1,23	-0,30	2,07	-0,13	-0,10	-0,48
<i>Monodelphis domestica</i>	-1,24	-0,30	1,85	-0,21	-0,17	0,11
<i>Sarcophilus harrisii</i>	1,30	-0,27	-0,89	-0,21	-0,61	-0,28
<i>Sminthopsis crassicaudata</i>	-1,30	-0,30	2,54	-0,21	-0,61	-0,48

APÉNDICE 6.3

Señal filogenética de las distintas variables para los distintos dataset

Dataset	Variable	λ	P
Completo	Masa corporal	1,00	<0,001***
	Tamaño del centroide	0,99	<0,001***
	Vertebrados	0,98	<0,001***
	Peces	0,95	<0,001***
	Artrópodos	0,95	<0,001***
	Moluscos	6,61 e-05	1
	Frutos	0,99	<0,001***
	Vegetales	1,00	<0,001***
	PC1	1,00	<0,001***
	PC2	0,97	<0,001***
	PC3	0,98	<0,001***
	PC4	0,97	<0,001***
	PC5	1,00	<0,001***
	PC6	0,97	<0,001***
	PC7	0,22	0,02*
	PC8	0,93	<0,001***
	PC9	0,93	<0,001***
Metatheria	Masa corporal	1,00	<0,001***
	Tamaño del centroide	1,00	<0,001***
	Vertebrados	0,48	0,14
	Peces	7,04 e-05	1
	Artrópodos	7,04 e-05	1
	Moluscos	7,04 e-05	1
	Frutos	1,07	<0,001***
	Vegetales	7,04 e-05	1
	PC1	1,04	0,004**
	PC2	0,72	<0,001***
	PC3	7,04 e-05	1
	PC4	7,04 e-05	1
	PC5	7,04 e-05	1
	PC6	7,04 e-05	1
	PC7	7,04 e-05	1
	PC8	0,07	0,73
	PC9	7,04 e-05	1
	PC10	7,04 e-05	1
Carnivora	Masa corporal	0,99	<0,001***
	Tamaño del centroide	0,98	<0,001***
	Vertebrados	0,96	<0,001***
	Peces	0,88	<0,001***
	Artrópodos	0,86	<0,001***
	Moluscos	0,03	0,38
	Frutos	0,97	<0,001***
	Vegetales	1,00	<0,001***
	PC1	1,00	<0,001***

Dataset	Variable	λ	P
Carnivora	PC2	0,92	<0,001***
	PC3	0,92	<0,001***
	PC4	0,92	<0,001***
	PC5	0,97	<0,001***
	PC6	0,79	<0,001***
	PC7	0,92	<0,001***
	PC8	0,94	<0,001***
Felidae	Masa corporal	0,81	<0,001***
	Tamaño del centroide	0,91	<0,001***
	Vertebrados	0,18	0,59
	Peces	7,19 e-05	1
	Artrópodos	0,48	0,07.
	Frutos	1,09	0,002**
	Vegetales	1,06	0,09.
	PC1	0,82	<0,001***
	PC2	0,77	0,003**
	PC3	0,73	<0,001***
	PC4	7,19 e-05	1
	PC5	0,29	0,53
	PC6	7,19 e-05	1
	PC7	7,19 e-05	1
	PC8	7,19 e-05	1
	PC9	7,19 e-05	1
	PC10	0,14	0,54
Canidae	Masa corporal	0,75	<0,001***
	Tamaño del centroide	0,73	<0,001***
	Vertebrados	0,76	0,08.
	Peces	1,07	<0,001***
	Artrópodos	0,42	0,24
	Moluscos	7,10 e-05	1
	Frutos	0,83	0,03*
	Vegetales	7,10 e-05	1
	PC1	0,85	0,16
	PC2	0,83	0,02*
	PC3	1,06	0,02*
	PC4	0,57	0,12
	PC5	7,10 e-05	1
	PC6	7,10 e-05	1
	PC7	7,10 e-05	1
	PC8	7,10 e-05	1
	PC9	0,53	0,19
Arctoidea	Masa corporal	1,00	<0,001***
	Tamaño del centroide	1,00	<0,001***
	Vertebrados	1,00	<0,001***
	Peces	0,88	<0,001***
	Artrópodos	0,83	0,002**
	Moluscos	6,79 e-05	1
	Frutos	0,95	<0,001***

<i>Dataset</i>	<i>Variable</i>	<i>λ</i>	<i>P</i>
Arctoidea	Vegetales	1,01	<0,001***
	PC1	1,00	<0,001***
	PC2	0,91	<0,001***
	PC3	0,90	<0,001***
	PC4	0,98	<0,001***
	PC5	0,88	0,002**
	PC6	0,52	0,05.
	PC7	0,86	<0,001***
	PC8	0,96	<0,001***
	PC9	0,78	1
Musteloidea	Masa corporal	1,00	<0,001***
	Tamaño del centroide	0,99	<0,001***
	Vertebrados	1,00	<0,001***
	Peces	0,85	<0,001***
	Artrópodos	0,81	<0,001***
	Moluscos	6,86 e-05	1
	Frutos	0,93	<0,001***
	Vegetales	1,00	<0,001***
	PC1	1,00	<0,001***
	PC2	1,01	<0,001***
	PC3	0,65	0,004**
	PC4	0,98	<0,001***
	PC5	0,49	0,34
	PC6	0,78	<0,001***
	PC7	0,92	<0,001***
	PC8	0,75	0,07
Códigos de significancia: <0,001 '***', <0,01 '**', <0,05 '*', <0,1 '.'			

APÉNDICE 6.4

Robustez de los modelos PGLS con distintas variables para los distintos dataset. Los modelos seleccionados se encuentran sombreados

Dataset completo

Modelo	Formula	AIC	R ² Mul	R ² ajustado	%PE
mod	Vertebrados ~ PC1 + PC2 + PC3 + PC4	238,15	0,53	0,52	219,91
mod1	Vertebrados ~ Centroid_Size + PC1 + PC2 + PC3 + PC4	232,73	0,56	0,54	1154,43
mod2	Vertebrados ~ PC1 + PC2	235,97	0,52	0,51	216,07
mod3	Vertebrados ~ Centroid_Size + PC1 + PC2	231,01	0,54	0,53	142,49
mod4	Vertebrados ~ PC1	242,21	0,51	0,51	320,77
mod5	Vertebrados ~ Centroid_Size + PC1	233,45	0,54	0,53	172,50
mod6	Vertebrados ~ PC1 + PC2 + PC3 + PC4 + PC5 + PC6 + PC7 + PC8 + PC9	229,70	0,56	0,53	175,08
mod7	Vertebrados ~ Centroid_Size + PC1 + PC2 + PC3 + PC4 + PC5 + PC6 + PC7 + PC8 + PC9	229,10	0,57	0,54	186,67
mod8	Vertebrados ~ PC1 + PC2 + PC3 + PC4 + PC5	231,13	0,55	0,54	155,37
mod9	Vertebrados ~ Centroid_Size + PC1 + PC2 + PC3 + PC4 + PC5	227,76	0,57	0,55	574,99
mod10	Vertebrados ~ PC1 + PC2 + PC3 + PC5 + PC9	228,09	0,55	0,53	171,36
mod11	Vertebrados ~ Centroid_Size + PC1 + PC2 + PC3 + PC5 + PC9	226,39	0,56	0,54	282,24
mod12	Vertebrados ~ PC1 + PC2 + PC4 + PC5 + PC9	227,15	0,56	0,55	142,71
mod13	Vertebrados ~ Centroid_Size + PC1 + PC2 + PC4 + PC5 + PC9	226,86	0,57	0,56	228,56
modp	Peces ~ PC1 + PC2 + PC3 + PC4	375,44	0,03	0,00	190,20
modp1	Peces ~ Centroid_Size + PC1 + PC2 + PC3 + PC4	372,70	0,05	0,02	930,78
modp2	Peces ~ PC2	372,31	0,01	0,00	134,00
modp3	Peces ~ Centroid_Size + PC2	369,46	0,04	0,03	803,57
modp4	Peces ~ PC1 + PC2 + PC3 + PC4 + PC5 + PC6 + PC7 + PC8 + PC9	370,84	0,11	0,06	538,21
modp5	Peces ~ Centroid_Size + PC1 + PC2 + PC3 + PC4 + PC5 + PC6 + PC7 + PC8 + PC9	369,85	0,13	0,07	447,09
modp6	Peces ~ PC2 + PC5 + PC7	366,89	0,06	0,05	1284,50
modp7	Peces ~ Centroid_Size + PC2 + PC5 + PC7	364,87	0,09	0,06	608,21
modar	Artropodo ~ PC1 + PC2 + PC3 + PC4	342,36	0,28	0,26	165,08
modar1	Artropodo ~ Centroid_Size + PC1 + PC2 + PC3 + PC4	328,67	0,35	0,33	220,76
modar2	Artropodo ~ PC1	344,85	0,24	0,23	289,14
modar3	Artropodo ~ Centroid_Size + PC1	327,59	0,33	0,32	218,85
modar4	Artropodo ~ PC1 + PC2	340,83	0,27	0,26	938,64
modar5	Artropodo ~ Centroid_Size + PC1 + PC2	327,83	0,33	0,32	244,06
modar6	Artropodo ~ PC1 + PC2 + PC4	340,44	0,28	0,26	415,69
modar7	Artropodo ~ Centroid_Size + PC1 + PC2 + PC4	327,22	0,35	0,33	265,70
modar8	Artropodo ~ PC1 + PC2 + PC3 + PC4 + PC5 + PC6 + PC7 + PC8 + PC9	329,50	0,38	0,34	156,18
modar9	Artropodo ~ Centroid_Size + PC1 + PC2 + PC3 + PC4 + PC5 + PC6 + PC7 + PC8 + PC9	324,05	0,41	0,37	249,06
modar10	Artropodo ~ PC1 + PC2 + PC4 + PC6 + PC8 + PC9	325,19	0,37	0,35	375,46
modar11	Artropodo ~ Centroid_Size + PC1 + PC2 + PC4 + PC6 + PC8 + PC9	322,04	0,39	0,36	166,55
modar12	Artropodo ~ PC1 + PC4 + PC7 + PC8 + PC9	335,41	0,32	0,30	535,02
modar13	Artropodo ~ Centroid_Size + PC1 + PC4 + PC7 + PC8 + PC9	320,38	0,39	0,37	428,84
modmol	Moluscos ~ PC1 + PC2 + PC3 + PC4	254,20	0,03	0,00	397,78

Modelo	Formula	AIC	R ² Mul	R ² ajustado	%PE
modmol1	Moluscos ~ Centroid_Size + PC1 + PC2 + PC3 + PC4	253,41	0,04	0,01	1112,25
modmol2	Moluscos ~ PC1	253,93	0,02	0,01	214,03
modmol3	Moluscos ~ Centroid_Size + PC1	254,22	0,03	0,02	386,92
modmol4	Moluscos ~ PC1 + PC2 + PC3 + PC4 + PC5 + PC6 + PC7 + PC8 + PC9	261,41	0,04	-0,01	356,17
modmol5	Moluscos ~ Centroid_Size + PC1 + PC2 + PC3 + PC4 + PC5 + PC6 + PC7 + PC8 + PC9	261,98	0,05	-0,01	436,89
modfr	Fruto ~ PC1 + PC2 + PC3 + PC4	347,76	0,06	0,04	459,12
modfr1	Fruto ~ Centroid_Size + PC1 + PC2 + PC3 + PC4	359,04	0,08	0,05	229,89
modfr2	Fruto ~ PC1	345,89	0,04	0,03	225,31
modfr3	Fruto ~ Centroid_Size + PC1	347,53	0,04	0,03	228,12
modfr4	Fruto ~ PC1 + PC2	346,39	0,05	0,04	1316,96
modfr5	Fruto ~ Centroid_Size + PC1 + PC2	347,37	0,06	0,04	199,92
modfr6	Fruto ~ PC1 + PC2 + PC3 + PC4 + PC5 + PC6 + PC7 + PC8 + PC9	350,55	0,10	0,05	654,68
modfr7	Fruto ~ Centroid_Size + PC1 + PC2 + PC3 + PC4 + PC5 + PC6 + PC7 + PC8 + PC9	349,21	0,13	0,07	2466,29
modfr8	Fruto ~ PC1 + PC8	350,80	0,06	0,04	436,74
modfr9	Fruto ~ Centroid_Size + PC1 + PC8	351,86	0,06	0,05	953,44
modfr10	Fruto ~ PC1 + PC3 + PC8	349,83	0,06	0,05	617,29
modfr11	Fruto ~ Centroid_Size + PC1 + PC3 + PC8	346,33	0,08	0,05	1037,73
modveg	Vegetales ~ PC1 + PC2 + PC3 + PC4	349,01	0,05	0,02	921,89
modveg1	Vegetales ~ Centroid_Size + PC1 + PC2 + PC3 + PC4	364,26	0,04	0,01	392,98
modveg2	Vegetales ~ PC4	345,66	0,03	0,02	1047,75
modveg3	Vegetales ~ Centroid_Size + PC4	347,70	0,03	0,02	880,10
modveg4	Vegetales ~ PC1 + PC2 + PC3 + PC4 + PC5 + PC6 + PC7 + PC8 + PC9	356,37	0,06	0,01	529,90
modveg5	Vegetales ~ Centroid_Size + PC1 + PC2 + PC3 + PC4 + PC5 + PC6 + PC7 + PC8 + PC9	355,98	0,08	0,02	345,07
modveg6	Vegetales ~ PC4 + PC6	345,23	0,04	0,03	1691,38
modveg7	Vegetales ~ Centroid_Size + PC4 + PC6	345,33	0,05	0,03	646,08

Subdataset Metatheria

Modelo	Formula	AIC	R ² Mul	R ² ajustado	%PE
mod	Vertebrados ~ PC1 + PC2 + PC3 + PC4	28,34	0,72	0,63	45,21
mod1	Vertebrados ~ Centroid_Size + PC1 + PC2 + PC3 + PC4	6,51	0,93	0,90	45,39
mod2	Vertebrados ~ PC3 + PC4	32,61	0,29	0,18	63,89
mod3	Vertebrados ~ Centroid_Size + PC3 + PC4	24,29	0,67	0,59	2827,84
mod4	Vertebrados ~ PC2 + PC3	31,14	0,53	0,46	56,03
mod5	Vertebrados ~ Centroid_Size + PC1 + PC2 + PC3	5,86	0,93	0,90	65,61
mod6	Vertebrados ~ PC1 + PC2 + PC3 + PC4 + PC5 + PC6 + PC7 + PC8 + PC9 + PC10	3,22	0,99	0,96	30,93
mod7	Vertebrados ~ Centroid_Size + PC1 + PC2 + PC3 + PC4 + PC5 + PC6 + PC7 + PC8 + PC9 + PC10	8,45	0,96	0,88	32,58
mod8	Vertebrados ~ PC1 + PC4 + PC7 + PC8 + PC9 + PC10	7,76	0,97	0,95	126,57
mod9	Vertebrados ~ Centroid_Size + PC1 + PC4 + PC7 + PC8 + PC9 + PC10	7,58	0,94	0,90	19,31
modp	Peces ~ PC1 + PC2 + PC3 + PC4	41,82	0,05	-0,27	1001,48
modp1	Peces ~ Centroid_Size + PC1 + PC2 + PC3 + PC4	42,04	0,14	-0,25	367,87
modp2	Peces ~ PC1 + PC2 + PC3 + PC4 + PC5 + PC6 + PC7 + PC8 + PC9 + PC10	37,42	0,64	0,03	97,62

Modelo	Formula	AIC	R ² Mul	R ² ajustado	%PE
modp3	Peces ~ Centroid_Size + PC1 + PC2 + PC3 + PC4 + PC5 + PC6 + PC7 + PC8 + PC9 + PC10	39,40	0,64	-0,16	91,94
modp4	Peces ~ PC4	36,20	0,02	-0,04	241,00
modp5	Peces ~ Centroid_Size + PC4	38,10	0,03	-0,11	246,14
modar	Artropodo ~ PC1 + PC2 + PC3 + PC4	52,29	0,36	0,14	149,97
modar1	Artropodo ~ Centroid_Size + PC1 + PC2 + PC3 + PC4	40,90	0,92	0,88	69,25
modar2	Artropodo ~ PC1 + PC2 + PC3 + PC4 + PC5 + PC6 + PC7 + PC8 + PC9 + PC10	20,91	0,99	0,96	143,87
modar3	Artropodo ~ Centroid_Size + PC1 + PC2 + PC3 + PC4 + PC5 + PC6 + PC7 + PC8 + PC9 + PC10	14,43	0,99	0,97	462,37
modar4	Artropodo ~ PC1 + PC2 + PC6 + PC7 + PC9	39,25	0,77	0,66	128,28
modar5	Artropodo ~ Centroid_Size + PC1 + PC2 + PC6 + PC7 + PC9	34,34	0,95	0,92	122,21
modar6	Artropodo ~ PC1 + PC2 + PC3 + PC4 + PC6 + PC7 + PC9	19,56	0,98	0,97	84,78
modar7	Artropodo ~ Centroid_Size + PC1 + PC2 + PC3 + PC4 + PC6 + PC7 + PC9	18,29	0,99	0,97	49,25
modmol	Moluscos ~ PC1 + PC2 + PC3 + PC4	1,85	0,14	-0,14	218,48
modmol1	Moluscos ~ Centroid_Size + PC1 + PC2 + PC3 + PC4	-1,59	0,48	0,24	202,51
modmol2	Moluscos ~ PC4	-2,30	0,06	0,00	102,84
modmol3	Moluscos ~ Centroid_Size + PC4	-0,31	0,06	-0,07	101,45
modmol4	Moluscos ~ PC1 + PC2 + PC3 + PC4 + PC5 + PC6 + PC7 + PC8 + PC9 + PC10	-10,89	0,83	0,55	232,81
modmol5	Moluscos ~ Centroid_Size + PC1 + PC2 + PC3 + PC4 + PC5 + PC6 + PC7 + PC8 + PC9 + PC10	-11,81	0,86	0,55	402,83
modmol6	Moluscos ~ PC1 + PC2 + PC3 + PC4 + PC5	2,12	0,23	-0,12	216,70
modmol7	Moluscos ~ Centroid_Size + PC1 + PC2 + PC3 + PC4 + PC5	-10,14	0,72	0,55	151,16
modmol8	Moluscos ~ PC5	-4,42	0,18	0,13	166,68
modmol9	Moluscos ~ Centroid_Size + PC5	-11,19	0,56	0,50	4018,31
modfr	Fruto ~ PC1 + PC2 + PC3 + PC4	40,41	0,13	-0,17	1678,73
modfr1	Fruto ~ Centroid_Size + PC1 + PC2 + PC3 + PC4	41,60	0,18	-0,19	730,24
modfr2	Fruto ~ PC1 + PC2 + PC3 + PC4 + PC5 + PC6 + PC7 + PC8 + PC9 + PC10	41,09	0,66	0,10	79,25
modfr3	Fruto ~ Centroid_Size + PC1 + PC2 + PC3 + PC4 + PC5 + PC6 + PC7 + PC8 + PC9 + PC10	29,56	0,85	0,51	83,66
modfr4	Fruto ~ PC1 + PC2 + PC4 + PC5 + PC6 + PC9 + PC10	37,89	0,60	0,29	247,86
modfr5	Fruto ~ Centroid_Size + PC1 + PC2 + PC4 + PC5 + PC6 + PC9 + PC10	37,24	0,66	0,32	126,23
modveg	Vegetales ~ PC1 + PC2 + PC3 + PC4	22,42	0,43	0,24	446,28
modveg1	Vegetales ~ Centroid_Size + PC1 + PC2 + PC3 + PC4	24,07	0,44	0,19	2277,44
modveg2	Vegetales ~ PC1 + PC2	22,63	0,27	0,17	379,00
modveg3	Vegetales ~ Centroid_Size + PC1 + PC2	24,15	0,29	0,13	434,75
modveg4	Vegetales ~ PC1 + PC2 + PC3 + PC4 + PC5 + PC6 + PC7 + PC8 + PC9 + PC10	32,49	0,97	0,92	377,91
modveg5	Vegetales ~ Centroid_Size + PC1 + PC2 + PC3 + PC4 + PC5 + PC6 + PC7 + PC8 + PC9 + PC10	32,72	0,97	0,92	318,15
modveg6	Vegetales ~ PC9 + PC10	22,65	0,27	0,17	393,49
modveg7	Vegetales ~ Centroid_Size + PC9 + PC10	21,43	0,39	0,25	400,61

Subdataset Carnivora

Modelo	Formula	AIC	R ² Mul	R ² ajustado	%PE
mod	Vertebrados ~ PC1 + PC2 + PC3 + PC4	208,26	0,54	0,53	442,54
mod1	Vertebrados ~ Centroid_Size + PC1 + PC2 + PC3 + PC4	209,69	0,54	0,53	235,37

Modelo	Formula	AIC	R ² Mul	R ² ajustado	%PE
mod2	Vertebrados ~ PC1 + PC2	205,44	0,55	0,54	270,55
mod3	Vertebrados ~ Centroid_Size + PC1 + PC2	206,28	0,54	0,53	520,57
mod4	Vertebrados ~ PC1	206,36	0,54	0,54	222,34
mod5	Vertebrados ~ Centroid_Size + PC1	206,96	0,54	0,54	5047,83
mod6	Vertebrados ~ PC1 + PC2 + PC3 + PC4 + PC5 + PC6 + PC7 + PC8	209,35	0,57	0,54	154,73
mod7	Vertebrados ~ Centroid_Size + PC1 + PC2 + PC3 + PC4 + PC5 + PC6 + PC7 + PC8	211,17	0,56	0,53	135,09
mod8	Vertebrados ~ PC1 + PC2 + PC3 + PC4 + PC5	205,05	0,57	0,55	764,42
mod9	Vertebrados ~ Centroid_Size + PC1 + PC2 + PC3 + PC4 + PC5	206,67	0,56	0,55	290,82
mod10	Vertebrados ~ PC1 + PC2 + PC3 + PC4 + PC5 + PC8	206,25	0,56	0,54	244,83
mod11	Vertebrados ~ Centroid_Size + PC1 + PC2 + PC3 + PC4 + PC5 + PC8	208,19	0,56	0,54	185,30
modp	Peces ~ PC1 + PC2 + PC3 + PC4	233,87	0,02	-0,01	268,71
modp1	Peces ~ Centroid_Size + PC1 + PC2 + PC3 + PC4	225,64	0,09	0,06	258,14
modp2	Peces ~ PC3 + PC4	230,72	0,02	0,00	197,46
modp3	Peces ~ Centroid_Size + PC3 + PC4	223,69	0,08	0,06	383,40
modp4	Peces ~ PC1 + PC2 + PC3 + PC4 + PC5 + PC6 + PC7 + PC8	202,61	0,03	-0,03	296,38
modp5	Peces ~ Centroid_Size + PC1 + PC2 + PC3 + PC4 + PC5 + PC6 + PC7 + PC8	201,01	0,05	-0,01	2485,22
modar	Artropodo ~ PC1 + PC2 + PC3 + PC4	291,03	0,28	0,26	511,32
modar1	Artropodo ~ Centroid_Size + PC1 + PC2 + PC3 + PC4	279,36	0,39	0,37	356,10
modar2	Artropodo ~ PC1	288,17	0,26	0,26	256,02
modar3	Artropodo ~ Centroid_Size + PC1	277,02	0,35	0,34	233,38
modar4	Artropodo ~ PC1 + PC2 + PC3 + PC4 + PC5 + PC6 + PC7 + PC8	288,47	0,36	0,32	465,31
modar5	Artropodo ~ Centroid_Size + PC1 + PC2 + PC3 + PC4 + PC5 + PC6 + PC7 + PC8	280,24	0,42	0,38	314,47
modar6	Artropodo ~ PC1 + PC3 + PC6 + PC8	285,27	0,33	0,31	349,04
modar7	Artropodo ~ Centroid_Size + PC1 + PC3 + PC6 + PC8	274,05	0,41	0,39	317,90
modar8	Artropodo ~ PC1 + PC3 + PC8	287,39	0,30	0,28	873,29
modar9	Artropodo ~ Centroid_Size + PC1 + PC3 + PC8	272,23	0,41	0,39	284,41
modmol	Moluscos ~ PC1 + PC2 + PC3 + PC4	250,61	0,03	0,00	703,21
modmol1	Moluscos ~ Centroid_Size + PC1 + PC2 + PC3 + PC4	248,42	0,06	0,03	290,52
modmol2	Moluscos ~ PC1 + PC3 + PC4	246,11	0,02	0,00	907,95
modmol3	Moluscos ~ Centroid_Size + PC1 + PC3 + PC4	246,42	0,06	0,03	310,23
modmol4	Moluscos ~ PC1	246,34	0,02	0,01	242,00
modmol5	Moluscos ~ Centroid_Size + PC1	248,10	0,02	0,01	281,16
modmol6	Moluscos ~ PC1 + PC2 + PC3 + PC4 + PC5 + PC6 + PC7 + PC8	252,60	0,05	0,00	409,39
modmol7	Moluscos ~ Centroid_Size + PC1 + PC2 + PC3 + PC4 + PC5 + PC6 + PC7 + PC8	253,34	0,07	0,01	797,08
modmol8	Moluscos ~ PC1 + PC3	351,74	0,11	0,10	184,37
modmol9	Moluscos ~ Centroid_Size + PC1 + PC3	247,41	0,04	0,02	480,31
modfr	Fruto ~ PC1 + PC2 + PC3 + PC4	288,87	0,09	0,07	353,62
modfr1	Fruto ~ Centroid_Size + PC1 + PC2 + PC3 + PC4	290,52	0,10	0,06	346,01
modfr2	Fruto ~ PC1 + PC3	287,98	0,07	0,06	759,69
modfr3	Fruto ~ Centroid_Size + PC1 + PC3	295,89	0,05	0,03	256,10
modfr4	Fruto ~ PC1 + PC2 + PC3 + PC4 + PC5 + PC6 + PC7 + PC8	287,81	0,15	0,10	1187,88
modfr5	Fruto ~ Centroid_Size + PC1 + PC2 + PC3 + PC4 + PC5 + PC6 + PC7 + PC8	287,40	0,17	0,11	1520,17
modfr6	Fruto ~ PC1 + PC2 + PC4 + PC5 + PC6 + PC8	290,10	0,11	0,07	1768,24

Modelo	Formula	AIC	R ² Mul	R ² ajustado	%PE
modfr7	Centroid_Size + PC1 + PC2 + PC4 + PC5 + PC6 + PC8	290,30	0,12	0,08	471,17
modfr8	Fruto ~ PC2 + PC8	292,09	0,04	0,03	1864,14
modfr9	Fruto ~ Centroid_Size + PC2 + PC8	294,09	0,04	0,02	1195,31
modveg	Vegetales ~ PC1 + PC2 + PC3 + PC4	266,28	0,04	0,01	479,71
modveg1	Vegetales ~ Centroid_Size + PC1 + PC2 + PC3 + PC4	268,27	0,04	0,01	919,79
modveg2	Vegetales ~ PC3	262,17	0,03	0,02	2213,19
modveg3	Vegetales ~ Centroid_Size + PC3	264,12	0,03	0,02	4307,63
modveg4	Vegetales ~ PC1 + PC2 + PC3 + PC4 + PC5 + PC6 + PC7 + PC8	273,96	0,04	-0,01	930,21
modveg5	Vegetales ~ Centroid_Size + PC1 + PC2 + PC3 + PC4 + PC5 + PC6 + PC7 + PC8	275,94	0,04	-0,02	725,88

Subdataset Felidae

Modelo	Formula	AIC	R ² Mul	R ² ajustado	%PE
mod	Vertebrados ~ PC1 + PC2 + PC3 + PC4	7,64	0,27	0,15	13,51
mod1	Vertebrados ~ Centroid_Size + PC1 + PC2 + PC3 + PC4	9,55	0,27	0,11	13,70
mod2	Vertebrados ~ PC4	6,00	0,05	0,01	13,99
mod3	Vertebrados ~ Centroid_Size + PC4	6,96	0,17	0,10	13,05
mod4	Vertebrados ~ PC1 + PC2 + PC3 + PC4 + PC5 + PC6 + PC7 + PC8 + PC9 + PC10	13,35	0,42	0,08	14,12
mod5	Vertebrados ~ Centroid_Size + PC1 + PC2 + PC3 + PC4 + PC5 + PC6 + PC7 + PC8 + PC9 + PC10	14,93	0,37	-0,07	13,74
modp	Peces ~ PC1 + PC2 + PC3 + PC4	24,78	0,01	-0,16	54,63
modp1	Peces ~ Centroid_Size + PC1 + PC2 + PC3 + PC4	26,75	0,01	-0,22	55,74
modp2	Peces ~ PC4 + PC7 + PC9	22,46	0,02	-0,10	65,23
modp3	Peces ~ Centroid_Size + PC4 + PC7 + PC9	24,45	0,02	-0,15	65,45
modp4	Peces ~ PC1 + PC2 + PC3 + PC4 + PC5 + PC6 + PC7 + PC8 + PC9 + PC10	35,72	0,05	-0,52	135,99
modp5	Peces ~ Centroid_Size + PC1 + PC2 + PC3 + PC4 + PC5 + PC6 + PC7 + PC8 + PC9 + PC10	37,65	0,05	-0,61	118,65
modar	Artropodo ~ PC1 + PC2 + PC3 + PC4	-34,35	0,61	0,54	10,24
modar1	Artropodo ~ Centroid_Size + PC1 + PC2 + PC3 + PC4	-35,88	0,63	0,54	10,03
modar2	Artropodo ~ PC4	-27,87	0,01	-0,03	13,47
modar3	Artropodo ~ Centroid_Size + PC4	-37,61	0,51	0,47	10,83
modar4	Artropodo ~ PC1 + PC2 + PC3 + PC4 + PC5 + PC6 + PC7 + PC8 + PC9 + PC10	-26,54	0,69	0,51	9,19
modar5	Artropodo ~ Centroid_Size + PC1 + PC2 + PC3 + PC4 + PC5 + PC6 + PC7 + PC8 + PC9 + PC10	-27,33	0,66	0,43	8,71
modar6	Artropodo ~ PC1 + PC4	-35,54	0,53	0,49	11,79
modar7	Artropodo ~ Centroid_Size + PC1 + PC4	-38,66	0,59	0,53	10,46
modfr	Fruto ~ PC1 + PC2 + PC3 + PC4	-110,13	0,22	0,09	3,40
modfr1	Fruto ~ Centroid_Size + PC1 + PC2 + PC3 + PC4	-108,98	0,24	0,07	3,25
modfr2	Fruto ~ PC1 + PC2 + PC3 + PC4 + PC5 + PC6 + PC7 + PC8 + PC9 + PC10	-107,55	0,46	0,14	3,07
modfr3	Fruto ~ Centroid_Size + PC1 + PC2 + PC3 + PC4 + PC5 + PC6 + PC7 + PC8 + PC9 + PC10	-105,56	0,46	0,09	3,08
modfr4	Fruto ~ PC4	-115,81	0,02	-0,02	3,93
modfr5	Fruto ~ Centroid_Size + PC4	-113,85	0,02	-0,05	3,90

Modelo	Formula	AIC	R ² Mul	R ² ajustado	%PE
modvg	Vegetales ~ PC1 + PC2 + PC3 + PC4	-12,48	0,49	0,40	67,68
modvg1	Vegetales ~ Centroid_Size + PC1 + PC2 + PC3 + PC4	-10,65	0,49	0,38	67,93
modvg2	Vegetales ~ PC2	-14,40	0,31	0,28	59,34
modvg3	Vegetales ~ Centroid_Size + PC2	-12,76	0,30	0,24	59,97
modvg4	Vegetales ~ PC2 + PC3	-16,41	0,49	0,45	68,78
modvg5	Vegetales ~ Centroid_Size + PC2 + PC3	-14,55	0,49	0,43	68,69
modvg6	Vegetales ~ PC1 + PC2 + PC3 + PC4 + PC5 + PC6 + PC7 + PC8 + PC9 + PC10	-9,74	0,66	0,46	74,10
modvg7	Vegetales ~ Centroid_Size + PC1 + PC2 + PC3 + PC4 + PC5 + PC6 + PC7 + PC8 + PC9 + PC10	-7,93	0,67	0,43	74,36
modvg8	Vegetales ~ PC2 + PC7	-16,91	0,49	0,45	61,99
modvg9	Vegetales ~ Centroid_Size + PC2 + PC7	-15,30	0,50	0,44	63,56
modvg10	Vegetales ~ PC2 + PC3 + PC7	-17,12	0,54	0,48	68,87
modvg11	Vegetales ~ Centroid_Size + PC2 + PC3 + PC7	-15,12	0,54	0,46	68,82

Subdataset Canidae

Modelo	Formula	AIC	R ² Mul	R ² ajustado	%PE
mod	Vertebrados ~ PC1 + PC2 + PC3 + PC4	52,06	0,68	0,62	130,09
mod1	Vertebrados ~ Centroid_Size + PC1 + PC2 + PC3 + PC4	49,61	0,72	0,66	312,91
mod2	Vertebrados ~ PC1 + PC2 + PC3	50,16	0,67	0,64	138,19
mod3	Vertebrados ~ Centroid_Size + PC1 + PC2 + PC3	47,66	0,72	0,68	244,33
mod4	Vertebrados ~ PC1 + PC2	50,88	0,64	0,62	258,02
mod5	Vertebrados ~ Centroid_Size + PC1 + PC2	50,06	0,62	0,57	240,86
mod6	Vertebrados ~ PC1 + PC2 + PC3 + PC4 + PC5 + PC6 + PC7 + PC8 + PC9	50,91	0,79	0,70	209,98
mod7	Vertebrados ~ Centroid_Size + PC1 + PC2 + PC3 + PC4 + PC5 + PC6 + PC7 + PC8 + PC9	52,72	0,79	0,68	194,33
mod8	Vertebrados ~ PC1 + PC2 + PC3 + PC6	50,31	0,71	0,66	136,87
mod9	Vertebrados ~ Centroid_Size + PC1 + PC2 + PC3 + PC6	48,86	0,74	0,68	266,05
modp	Peces ~ PC1 + PC2 + PC3 + PC4	-92,71	0,13	-0,01	173,66
modp1	Peces ~ Centroid_Size + PC1 + PC2 + PC3 + PC4	-23,64	0,04	-0,16	51,27
modp2	Peces ~ PC2 + PC3 + PC4	-91,52	0,03	-0,08	28,89
modp3	Peces ~ Centroid_Size + PC2 + PC3 + PC4	-91,46	0,09	-0,06	90,96
modp4	Peces ~ PC1 + PC2 + PC3 + PC4 + PC5 + PC6 + PC7 + PC8 + PC9	-16,67	0,08	-0,34	62,18
modp5	Peces ~ Centroid_Size + PC1 + PC2 + PC3 + PC4 + PC5 + PC6 + PC7 + PC8 + PC9	-14,93	0,08	-0,40	65,81
modar	Artropodo ~ PC1 + PC2 + PC3 + PC4	47,74	0,71	0,66	193,49
modar1	Artropodo ~ Centroid_Size + PC1 + PC2 + PC3 + PC4	44,81	0,76	0,70	94,68
modar2	Artropodo ~ PC1	63,23	0,38	0,36	342,30
modar3	Artropodo ~ Centroid_Size + PC1	48,99	0,65	0,63	280,11
modar4	Artropodo ~ PC1 + PC2	44,10	0,75	0,73	90,35
modar5	Artropodo ~ Centroid_Size + PC1 + PC2	42,03	0,74	0,71	98,61
modar6	Artropodo ~ PC1 + PC2 + PC3 + PC4 + PC5 + PC6 + PC7 + PC8 + PC9	45,09	0,81	0,73	153,55
modar7	Artropodo ~ Centroid_Size + PC1 + PC2 + PC3 + PC4 + PC5 + PC6 + PC7 + PC8 + PC9	45,81	0,82	0,72	139,41
modar8	Artropodo ~ PC1 + PC2 + PC8	42,05	0,74	0,71	82,96
modar9	Artropodo ~ Centroid_Size + PC1 + PC2 + PC8	41,54	0,76	0,72	109,51
modmol	Moluscos ~ PC1 + PC2 + PC3 + PC4	-37,51	0,09	-0,06	43,90

Modelo	Formula	AIC	R ² Mul	R ² ajustado	%PE
modmol1	Moluscos ~ Centroid_Size + PC1 + PC2 + PC3 + PC4	-38,10	0,17	0,00	56,98
modmol2	Moluscos ~ PC3	-41,66	0,04	0,00	35,59
modmol3	Moluscos ~ Centroid_Size + PC3	-40,89	0,09	0,02	39,66
modmol4	Moluscos ~ PC1 + PC2 + PC3 + PC4 + PC5 + PC6 + PC7 + PC8 + PC9	-34,89	0,89	0,84	60,95
modmol5	Moluscos ~ Centroid_Size + PC1 + PC2 + PC3 + PC4 + PC5 + PC6 + PC7 + PC8 + PC9	-35,51	0,45	0,16	70,99
modfr	Fruto ~ PC1 + PC2 + PC3 + PC4	72,07	0,20	0,07	141,06
modfr1	Fruto ~ Centroid_Size + PC1 + PC2 + PC3 + PC4	73,29	0,22	0,06	383,10
modfr2	Fruto ~ PC3	72,45	0,25	0,22	406,70
modfr3	Fruto ~ Centroid_Size + PC3	73,36	0,23	0,17	422,67
modfr4	Fruto ~ PC1 + PC2 + PC3 + PC4 + PC5 + PC6 + PC7 + PC8 + PC9	79,44	0,40	0,12	178,15
modfr5	Fruto ~ Centroid_Size + PC1 + PC2 + PC3 + PC4 + PC5 + PC6 + PC7 + PC8 + PC9	79,57	0,49	0,22	193,48
modfr6	Fruto ~ PC2 + PC3	74,11	0,25	0,20	813,86
modfr7	Fruto ~ Centroid_Size + PC2 + PC3	71,32	0,17	0,08	158,37
modfr8	Fruto ~ PC3 + PC9	70,23	0,35	0,30	230,99
modfr9	Fruto ~ Centroid_Size + PC3 + PC9	72,23	0,35	0,27	220,97
modveg	Vegetales ~ PC1 + PC2 + PC3 + PC4	17,50	0,33	0,22	4661,54
modveg1	Vegetales ~ Centroid_Size + PC1 + PC2 + PC3 + PC4	19,50	0,33	0,19	1570,22
modveg2	Vegetales ~ PC1	15,37	0,24	0,21	920,83
modveg3	Vegetales ~ Centroid_Size + PC1	16,97	0,24	0,19	1139,47
modveg4	Vegetales ~ PC1 + PC2 + PC3 + PC4 + PC5 + PC6 + PC7 + PC8 + PC9	14,98	0,56	0,37	196,43
modveg5	Vegetales ~ Centroid_Size + PC1 + PC2 + PC3 + PC4 + PC5 + PC6 + PC7 + PC8 + PC9	16,33	0,57	0,34	175,87
modveg6	Vegetales ~ PC1 + PC4 + PC7 + PC8	10,83	0,47	0,39	214,76
modveg7	Vegetales ~ Centroid_Size + PC1 + PC4 + PC7 + PC8	12,52	0,48	0,37	212,10

Subdataset Arctoidea

Modelo	Formula	AIC	R ² Mul	R ² ajustado	%PE
mod	Vertebrados ~ PC1 + PC2 + PC3 + PC4	78,74	0,60	0,56	323,01
mod1	Vertebrados ~ Centroid_Size + PC1 + PC2 + PC3 + PC4	79,50	0,61	0,57	170,27
mod2	Vertebrados ~ PC1 + PC2 + PC3	77,38	0,59	0,57	160,31
mod3	Vertebrados ~ Centroid_Size + PC1 + PC2 + PC3	78,21	0,60	0,57	125,47
mod4	Vertebrados ~ PC1	81,62	0,44	0,43	838,87
mod5	Vertebrados ~ Centroid_Size + PC1	82,23	0,46	0,43	302,59
mod6	Vertebrados ~ PC1 + PC2 + PC3 + PC4 + PC5 + PC6 + PC7 + PC8 + PC9	68,31	0,85	0,82	606,74
mod7	Vertebrados ~ Centroid_Size + PC1 + PC2 + PC3 + PC4 + PC5 + PC6 + PC7 + PC8 + PC9	67,94	0,87	0,84	191,31
mod8	Vertebrados ~ PC1 + PC2 + PC3 + PC4 + PC5	69,42	0,76	0,74	148,94
mod9	Vertebrados ~ Centroid_Size + PC1 + PC2 + PC3 + PC4 + PC5	69,05	0,71	0,68	153,61
mod10	Vertebrados ~ PC1 + PC2 + PC3 + PC4 + PC5 + PC7	63,07	0,85	0,83	298,12
mod11	Vertebrados ~ Centroid_Size + PC1 + PC2 + PC3 + PC4 + PC5 + PC7	62,67	0,86	0,84	209,24
modp	Peces ~ PC1 + PC2 + PC3 + PC4	122,00	0,09	0,02	212,17
modp1	Peces ~ Centroid_Size + PC1 + PC2 + PC3 + PC4	127,31	0,34	0,28	624,36
modp2	Peces ~ PC2	118,33	0,04	0,02	4395,77
modp3	Peces ~ Centroid_Size + PC2	118,91	0,06	0,03	884,77

Modelo	Formula	AIC	R ² Mul	R ² ajustado	%PE
modp4	Peces ~ PC1 + PC2 + PC3 + PC4 + PC5 + PC6 + PC7 + PC8 + PC9	126,52	0,16	0,00	199,11
modp5	Peces ~ Centroid_Size + PC1 + PC2 + PC3 + PC4 + PC5 + PC6 + PC7 + PC8 + PC9	128,35	0,44	0,32	174,55
modp6	Peces ~ PC2 + PC3 + PC4 + PC7	121,34	0,10	0,03	226,72
modp7	Peces ~ Centroid_Size + PC2 + PC3 + PC4 + PC7	118,46	0,19	0,10	274,17
modar	Artropodo ~ PC1 + PC2 + PC3 + PC4	121,87	0,30	0,25	873,89
modar1	Artropodo ~ Centroid_Size + PC1 + PC2 + PC3 + PC4	122,41	0,30	0,23	943,05
modar2	Artropodo ~ PC1	120,94	0,21	0,19	519,23
modar3	Artropodo ~ Centroid_Size + PC1	122,73	0,20	0,17	798,12
modar4	Artropodo ~ PC1 + PC2	121,28	0,24	0,21	604,93
modar5	Artropodo ~ Centroid_Size + PC1 + PC2	122,23	0,24	0,19	429,11
modar6	Artropodo ~ PC1 + PC2 + PC4	119,87	0,30	0,26	798,35
modar7	Artropodo ~ Centroid_Size + PC1 + PC2 + PC4	120,43	0,30	0,25	1606,71
modar8	Artropodo ~ PC1 + PC2 + PC3 + PC4 + PC5 + PC6 + PC7 + PC8 + PC9	115,48	0,57	0,49	475,17
modar9	Artropodo ~ Centroid_Size + PC1 + PC2 + PC3 + PC4 + PC5 + PC6 + PC7 + PC8 + PC9	117,08	0,58	0,49	487,93
modar10	Artropodo ~ PC1 + PC2 + PC5 + PC9	114,99	0,47	0,43	234,23
modar11	Artropodo ~ Centroid_Size + PC1 + PC2 + PC5 + PC9	116,98	0,47	0,41	227,29
modar12	Artropodo ~ PC1 + PC2 + PC5 + PC6 + PC9	113,44	0,52	0,47	273,59
modar13	Artropodo ~ Centroid_Size + PC1 + PC2 + PC5 + PC6 + PC9	115,06	0,53	0,47	343,45
modmol	Moluscos ~ PC1 + PC2 + PC3 + PC4	157,14	0,20	0,14	446,17
modmol1	Moluscos ~ Centroid_Size + PC1 + PC2 + PC3 + PC4	158,58	0,21	0,13	238,77
modmol2	Moluscos ~ PC2 + PC3	153,62	0,19	0,16	502,98
modmol3	Moluscos ~ Centroid_Size + PC2 + PC3	186,79	0,26	0,21	168,08
modmol4	Moluscos ~ PC1 + PC2 + PC3 + PC4 + PC5 + PC6 + PC7 + PC8 + PC9	164,25	0,24	0,09	220,40
modmol5	Moluscos ~ Centroid_Size + PC1 + PC2 + PC3 + PC4 + PC5 + PC6 + PC7 + PC8 + PC9	165,05	0,26	0,09	205,51
modfr	Fruto ~ PC1 + PC2 + PC3 + PC4	115,40	0,26	0,20	487,86
modfr1	Fruto ~ Centroid_Size + PC1 + PC2 + PC3 + PC4	125,06	0,17	0,09	1558,80
modfr2	Fruto ~ PC1 + PC2	116,76	0,18	0,15	526,92
modfr3	Fruto ~ Centroid_Size + PC1 + PC2	118,29	0,19	0,14	768,58
modfr4	Fruto ~ PC1 + PC2 + PC4	114,45	0,25	0,21	461,70
modfr5	Fruto ~ Centroid_Size + PC1 + PC2 + PC4	116,20	0,25	0,19	419,68
modfr6	Fruto ~ PC1 + PC2 + PC3 + PC4 + PC5 + PC6 + PC7 + PC8 + PC9	116,82	0,46	0,35	188,11
modfr7	Fruto ~ Centroid_Size + PC1 + PC2 + PC3 + PC4 + PC5 + PC6 + PC7 + PC8 + PC9	117,30	0,47	0,35	211,17
modfr8	Fruto ~ PC1 + PC2 + PC3 + PC4 + PC8	115,99	0,28	0,21	2933,04
modfr9	Fruto ~ Centroid_Size + PC1 + PC2 + PC3 + PC4 + PC8	117,72	0,28	0,19	899,41
modfr10	Fruto ~ PC1 + PC2 + PC3 + PC4 + PC6	114,94	0,31	0,24	1166,35
modfr11	Fruto ~ Centroid_Size + PC1 + PC2 + PC3 + PC4 + PC6	115,63	0,32	0,24	880,19
modveg	Vegetales ~ PC1 + PC2 + PC3 + PC4	41,53	0,09	0,02	800,03
modveg1	Vegetales ~ Centroid_Size + PC1 + PC2 + PC3 + PC4	162,91	0,06	-0,03	109,57
modveg2	Vegetales ~ PC1	38,47	0,03	0,01	397,81
modveg3	Vegetales ~ Centroid_Size + PC1	39,09	0,05	0,02	398,41
modveg4	Vegetales ~ PC1 + PC2 + PC3 + PC4 + PC5 + PC6 + PC7 + PC8 + PC9	40,84	0,30	0,16	603,62
modveg5	Vegetales ~ Centroid_Size + PC1 + PC2 + PC3 + PC4 + PC5 + PC6 + PC7 + PC8 + PC9	42,83	0,30	0,14	589,41
modveg6	Vegetales ~ PC1 + PC8 + PC9	40,94	0,06	0,01	499,99

Modelo	Formula	AIC	R ² Mul	R ² ajustado	%PE
modveg7	Vegetales ~ Centroid_Size + PC1 + PC8 + PC9	40,91	0,10	0,03	11255,82

Subdataset Musteloidea

Modelo	Formula	AIC	R ² Mul	R ² ajustado	%PE
mod	Vertebrados ~ PC1 + PC2 + PC3 + PC4	68,00	0,62	0,59	164,25
mod1	Vertebrados ~ Centroid_Size + PC1 + PC2 + PC3 + PC4	69,08	0,61	0,56	155,27
mod2	Vertebrados ~ PC1 + PC2	66,50	0,64	0,62	437,30
mod3	Vertebrados ~ Centroid_Size + PC1 + PC2	68,38	0,64	0,61	342,43
mod4	Vertebrados ~ PC1 + PC2 + PC3	66,21	0,62	0,59	309,70
mod5	Vertebrados ~ Centroid_Size + PC1 + PC2 + PC3	67,33	0,60	0,57	119,66
mod6	Vertebrados ~ PC1 + PC2 + PC3 + PC4 + PC5 + PC6 + PC7 + PC8	45,88	0,89	0,87	127,64
mod7	Vertebrados ~ Centroid_Size + PC1 + PC2 + PC3 + PC4 + PC5 + PC6 + PC7 + PC8	44,40	0,90	0,88	81,22
mod8	Vertebrados ~ PC1 + PC2 + PC3 + PC5 + PC6	43,20	0,88	0,87	172,91
mod9	Vertebrados ~ Centroid_Size + PC1 + PC2 + PC3 + PC5 + PC6	44,72	0,88	0,87	135,06
mod10	Vertebrados ~ PC1 + PC2 + PC3 + PC5 + PC6 + PC7	41,83	0,89	0,87	111,53
mod11	Vertebrados ~ Centroid_Size + PC1 + PC2 + PC3 + PC5 + PC6 + PC7	40,43	0,90	0,88	78,76
modp	Peces ~ PC1 + PC2 + PC3 + PC4	124,32	0,06	-0,03	314,10
modp1	Peces ~ Centroid_Size + PC1 + PC2 + PC3 + PC4	131,39	0,29	0,20	361,92
modp2	Peces ~ PC1 + PC2 + PC3 + PC4 + PC5 + PC6 + PC7 + PC8	135,12	0,75	0,70	114,90
modp3	Peces ~ Centroid_Size + PC1 + PC2 + PC3 + PC4 + PC5 + PC6 + PC7 + PC8	120,19	0,29	0,13	166,73
modp4	Peces ~ PC2	118,50	0,06	0,04	346,44
modp5	Peces ~ Centroid_Size + PC2	118,94	0,08	0,04	308,89
modp6	Peces ~ PC2 + PC5 + PC6 + PC8	128,75	0,61	0,57	5228,57
modp7	Peces ~ Centroid_Size + PC2 + PC5 + PC6 + PC8	124,07	0,55	0,50	404,52
modp8	Peces ~ PC2 + PC6	123,18	0,32	0,29	311,94
modp9	Peces ~ Centroid_Size + PC2 + PC6	122,68	0,35	0,31	970,00
modar	Artropodo ~ PC1 + PC2 + PC3 + PC4	101,16	0,34	0,28	2525,70
modar1	Artropodo ~ Centroid_Size + PC1 + PC2 + PC3 + PC4	102,58	0,33	0,25	573,23
modar2	Artropodo ~ PC1 + PC2 + PC3 + PC4 + PC5 + PC6 + PC7 + PC8	93,25	0,63	0,55	915,13
modar3	Artropodo ~ Centroid_Size + PC1 + PC2 + PC3 + PC4 + PC5 + PC6 + PC7 + PC8	93,42	0,65	0,57	218,26
modar4	Artropodo ~ PC1 + PC4	97,83	0,30	0,26	4488,46
modar5	Artropodo ~ Centroid_Size + PC1 + PC4	99,81	0,30	0,25	1062,18
modar6	Artropodo ~ PC1 + PC2 + PC4 + PC7 + PC8	91,81	0,58	0,53	1474,45
modar7	Artropodo ~ Centroid_Size + PC1 + PC2 + PC4 + PC7 + PC8	93,70	0,58	0,52	367,10
modar8	Artropodo ~ PC1 + PC4 + PC7 + PC8	95,01	0,47	0,43	216,93
modar9	Artropodo ~ Centroid_Size + PC1 + PC4 + PC7 + PC8	95,72	0,52	0,47	210,37
modmol	Moluscos ~ PC1 + PC2 + PC3 + PC4	149,55	0,27	0,20	207,91
modmol1	Moluscos ~ Centroid_Size + PC1 + PC2 + PC3 + PC4	150,73	0,28	0,19	153,89
modmol2	Moluscos ~ PC2 + PC4	168,78	0,26	0,23	153,06
modmol3	Moluscos ~ Centroid_Size + PC2 + PC4	147,99	0,26	0,21	236,04
modmol4	Moluscos ~ PC1 + PC2 + PC3 + PC4 + PC5 + PC6 + PC7 + PC8	172,35	0,59	0,50	166,88
modmol5	Moluscos ~ Centroid_Size + PC1 + PC2 + PC3 + PC4 + PC5 + PC6 + PC7 + PC8	174,25	0,59	0,49	199,97

Modelo	Formula	AIC	R ² Mul	R ² ajustado	%PE
modmol6	Moluscos ~ PC1 + PC2 + PC5 + PC7	152,36	0,22	0,15	631,33
modmol7	Moluscos ~ Centroid_Size + PC1 + PC2 + PC5 + PC7	154,08	0,23	0,13	174,44
modmol8	Moluscos ~ PC2	148,68	0,18	0,17	448,98
modmol9	Moluscos ~ Centroid_Size + PC2	150,02	0,20	0,16	383,73
modfr	Fruto ~ PC1 + PC2 + PC3 + PC4	94,99	0,32	0,25	460,07
modfr1	Fruto ~ Centroid_Size + PC1 + PC2 + PC3 + PC4	96,84	0,32	0,24	481,58
modfr2	Fruto ~ PC1 + PC2 + PC3 + PC4 + PC5 + PC6 + PC7 + PC8	89,90	0,47	0,37	494,16
modfr3	Fruto ~ Centroid_Size + PC1 + PC2 + PC3 + PC4 + PC5 + PC6 + PC7 + PC8	91,44	0,48	0,36	411,78
modfr4	Fruto ~ PC1 + PC3 + PC4	95,72	0,18	0,13	771,34
modfr5	Fruto ~ Centroid_Size + PC1 + PC3 + PC4	97,20	0,28	0,22	688,78
modfr6	Fruto ~ PC1 + PC3 + PC4 + PC6 + PC8	86,91	0,45	0,38	440,05
modfr7	Fruto ~ Centroid_Size + PC1 + PC3 + PC4 + PC6 + PC8	88,86	0,54	0,47	125,86
modfr8	Fruto ~ PC1 + PC3 + PC6	88,97	0,36	0,32	444,27
modfr9	Fruto ~ Centroid_Size + PC1 + PC3 + PC6	90,02	0,38	0,33	820,74
modveg	Vegetales ~ PC1 + PC2 + PC3 + PC4	-1,15	0,20	0,13	324,56
modveg1	Vegetales ~ Centroid_Size + PC1 + PC2 + PC3 + PC4	-0,20	0,34	0,26	421,70
modveg2	Vegetales ~ PC1 + PC2	-4,16	0,10	0,06	181,52
modveg3	Vegetales ~ Centroid_Size + PC1 + PC2	-2,99	0,12	0,06	201,41
modveg4	Vegetales ~ PC1 + PC2 + PC3 + PC4 + PC5 + PC6 + PC7 + PC8	2,46	0,39	0,26	514,67
modveg5	Vegetales ~ Centroid_Size + PC1 + PC2 + PC3 + PC4 + PC5 + PC6 + PC7 + PC8	3,74	0,40	0,25	4689,87
modveg6	Vegetales ~ PC1	-4,24	0,04	0,02	145,09
modveg7	Vegetales ~ Centroid_Size + PC1	-4,47	0,10	0,06	191,00

APÉNDICE 6.5

Inferencia de dietas para Metatheria utilizando los distintos dataset. El dataset seleccionado se encuentra sombreado

	Completo						Metatheria					
	Vertebrados mod13	Peces modp7	Artrópodos modar11	Moluscos modmol1	Frutos modfr11	Vegetales modveg7	Vertebrados mod6	Peces modp2	Artrópodos modar7	Moluscos modmol4	Frutos modfr3	Vegetales modveg7
R2	0,57	0,09	0,39	0,04	0,08	0,05	0,99	0,64	0,99	0,83	0,85	0,39
R2 ajustado	0,56	0,06	0,36	0,01	0,05	0,03	0,96	0,03	0,97	0,55	0,51	0,25
%PE	228,56	608,21	166,55	1112,245	1037,73	646,08	30,93	97,62	49,25	232,81	83,66	400,61
<i>cf Nemolestes sp.</i>	37,88	7,82	22,49	0,62	19,61	11,59	92,05	0,00	0,00	1,21	0,00	6,74
<i>Patene coloradensis</i>	13,55	7,80	58,62	0,47	16,12	3,44	43,36	0,00	50,65	0,00	0,00	5,99
<i>Stylocynus paranensis</i>	33,64	11,05	19,72	0,47	22,68	12,45	71,18	12,64	0,00	2,16	0,00	14,03
<i>Acrocyon sectorius</i>	75,61	6,41	0,60	0,30	9,71	7,36	29,25	0,00	0,00	2,68	66,26	1,81
<i>Arctodictis munizi</i>	77,34	6,04	0,00	0,46	8,66	7,49	37,01	0,00	0,00	3,00	55,77	4,22
<i>Arctodictis sinclairi</i>	77,46	6,41	0,00	0,25	9,01	6,87	34,49	0,00	0,00	2,41	60,65	2,45
<i>Arminiheringia auceta</i>	76,76	3,07	0,00	0,29	12,04	7,84	41,13	0,00	0,00	2,55	52,68	3,64
<i>Borhyaena tuberata</i>	77,92	4,60	0,00	0,34	9,59	7,55	37,05	0,00	0,00	2,50	58,00	2,46
<i>Callistoe vincei</i>	76,44	5,54	0,00	0,34	8,65	9,03	38,61	0,00	0,00	2,44	56,22	2,73
<i>Lycopsis viverensis</i>	67,03	7,79	2,94	0,37	12,87	9,00	32,03	0,00	0,00	2,33	63,39	2,25
<i>Pharsophorus lacerans</i>	67,82	4,88	0,00	0,41	22,05	4,85	35,78	0,00	0,00	3,02	57,86	3,34
<i>Prothylacynus patagonicus</i>	68,67	4,13	3,36	0,60	15,88	7,35	32,34	0,00	0,00	2,71	62,27	2,68
<i>Pseudothylacynus rectus</i>	56,14	2,03	16,65	0,62	16,07	8,49	27,93	0,00	0,00	2,89	66,88	2,30
<i>Thylacosmilus atrox</i>	81,54	3,10	0,00	0,09	6,24	9,02	41,85	0,00	0,00	2,22	54,08	1,86
<i>Acyon herrerae</i>	61,90	3,75	13,05	0,59	13,06	7,65	37,13	0,00	0,00	2,56	58,08	2,23
<i>Acyon myctoderos</i>	71,55	4,57	6,25	0,31	10,30	7,02	41,37	0,00	0,00	2,17	54,92	1,54
<i>Borhyaenidium riggsi</i>	49,89	1,65	30,70	0,56	10,55	6,67	29,53	0,00	0,00	2,98	66,68	0,81
<i>Cladosictis centralis</i>	42,09	4,17	28,31	0,44	15,99	9,00	14,35	0,00	0,00	3,20	80,66	1,78
<i>Cladosictis patagonica</i>	61,67	2,67	13,67	0,42	14,30	7,27	34,50	0,00	0,00	2,45	61,35	1,70
<i>Notogale mitis</i>	47,74	2,16	30,39	0,58	12,60	6,51	39,99	0,00	0,00	2,28	57,73	0,00
<i>Perathereutes pungens</i>	43,86	0,00	30,45	0,29	17,40	8,00	25,80	0,00	0,00	2,66	71,01	0,53
<i>Pseudonotictis pusillus</i>	53,13	0,00	22,25	0,52	18,92	5,17	35,04	0,00	0,00	2,28	62,05	0,63
<i>Sipalocyon gracilis</i>	43,93	0,00	26,70	0,40	20,82	8,16	29,07	0,00	0,00	2,59	67,52	0,82
<i>Sipalocyon obusta</i>	51,99	0,00	19,04	0,31	21,02	7,64	30,29	0,00	0,00	2,39	67,32	0,00
<i>Didelphidae indet</i>	49,44	2,77	23,63	0,00	18,38	5,78	48,04	0,00	0,00	1,40	46,95	3,61
<i>Didelphis crucialis</i>	11,69	3,57	51,89	0,23	23,02	9,60	0,00	2,05	86,29	0,00	0,00	11,65
<i>Hyperdidelphys inexpectata</i>	25,09	4,01	42,89	0,41	19,93	7,66	75,02	0,00	0,00	1,71	13,01	10,27
<i>Hyperdidelphys parvula</i>	22,71	3,67	43,91	0,41	20,46	8,82	84,23	0,00	3,99	1,23	0,00	10,56
<i>Hyperdidelphys pattersoni</i>	14,40	7,30	52,45	0,21	15,47	10,17	0,00	15,99	76,47	0,00	0,00	7,54

	Completo						Metatheria					
	Vertebrados mod13	Peces modp7	Artrópodos modar11	Moluscos modmol1	Frutos modfr11	Vegetales modveg7	Vertebrados mod6	Peces modp2	Artrópodos modar7	Moluscos modmol4	Frutos modfr3	Vegetales modveg7
<i>Lutreolina biforata</i>	14,65	1,83	54,47	0,28	19,09	9,68	4,95	0,00	76,20	1,68	12,93	4,24
<i>Lutreolina tracheia</i>	9,23	3,37	61,90	0,30	18,55	6,64	56,53	0,00	41,83	0,00	0,00	1,64
<i>Sparassocynus bahiai</i>	23,94	2,91	48,76	0,47	22,38	1,54	27,96	0,00	0,00	2,30	64,50	5,23
<i>Sparassocynus derivatus</i>	38,08	5,45	32,96	0,21	19,56	3,74	51,55	0,00	0,00	1,12	43,80	3,53
<i>Sparassocynus sp.</i>	32,63	4,36	38,46	0,18	20,73	3,63	52,75	0,00	0,00	1,17	44,53	1,55
<i>Sparassocynus sp.</i>	26,28	0,00	51,00	0,39	16,53	5,81	0,00	0,00	92,74	0,00	0,00	7,26
<i>Sparassocynus sp.</i>	22,27	10,89	42,71	0,23	20,27	3,62	0,00	25,59	0,00	0,48	63,68	10,25
<i>Thylatheridium cristatum</i>	14,60	3,01	55,38	0,15	21,16	5,70	28,56	0,00	20,88	1,69	43,23	5,64
<i>Thylatheridium pascuali</i>	0,00	3,96	60,26	0,95	34,83	0,00	20,38	0,00	0,00	2,83	74,22	2,57
<i>Thylatheridium sp.</i>	1,86	1,96	67,33	0,92	27,72	0,22	0,00	0,00	12,78	4,55	75,01	7,66
<i>Thylatheridium sp.</i>	15,03	5,24	58,51	0,13	14,60	6,49	0,00	16,29	77,35	0,00	0,00	6,36
<i>Thylophorops chapalmalensis</i>	20,65	5,07	42,14	0,40	20,24	11,50	54,10	0,00	30,34	1,68	7,76	6,11
<i>Thylophorops perplanus</i>	26,59	7,67	39,56	0,08	16,27	9,84	0,00	22,78	73,42	0,00	0,00	3,80
<i>Thylophorops sp.</i>	14,34	1,71	41,75	0,45	27,39	14,36	70,77	0,00	0,00	1,64	23,85	3,73

APÉNDICE 6.6

Inferencia de dietas para Felidae utilizando los distintos dataset. El dataset seleccionado se encuentra sombreado

	Carnivora						Felidae				
	Vertebrados mod8	Peces modp3	Artrópodos modar9	Moluscos modmol4	Frutos modfr5	Vegetales modveg2	Vertebrados mod3	Peces modp3	Artrópodos modar7	Frutos modfr	Vegetales modveg10
R2	0,57	0,08	0,41	0,02	0,17	0,03	0,17	0,02	0,59	0,22	0,54
R2 ajustado	0,55	0,06	0,39	0,01	0,11	0,02	0,1	-0,15	0,53	0,09	0,48
%PE	764,42	383,4	284,41	242	1520,17	2213,19	13,05	65,45	10,46	3,4	68,87
Felidae indet.	84,48	0,71	0,00	0,00	10,19	4,61	91,57	1,35	6,19	0,89	0,00
<i>Leopardus</i> sp.	81,83	0,00	0,00	0,00	12,82	5,35	90,18	0,67	4,00	1,07	4,09
<i>Leopardus vorohuensis</i>	85,33	0,71	0,00	0,00	9,46	4,50	91,19	0,94	7,38	0,49	0,00
<i>Panthera onca mesembrina</i>	83,48	2,96	0,00	0,00	8,83	4,73	99,23	0,13	0,00	0,64	0,00
<i>Smilodon fatalis</i>	85,16	1,88	0,00	0,00	7,35	5,61	94,56	1,21	0,00	0,00	4,23
<i>Smilodon populator</i>	84,01	1,53	0,00	0,00	8,91	5,55	96,15	0,92	0,00	0,17	2,75
<i>Smilodon</i> sp.	83,80	1,47	0,00	0,00	9,41	5,33	97,39	0,97	0,00	0,09	1,54
<i>Smilodon</i> sp.	85,69	0,00	0,00	0,00	8,18	6,13	93,97	0,35	0,00	0,28	5,41

APÉNDICE 6.7

Inferencia de dietas para Canidae utilizando los distintos dataset. El dataset seleccionado se encuentra sombreado

	Carnivora						Canidae					
	Vertebrados mod8	Peces modp3	Artrópodos modar9	Moluscos modmol4	Frutos modfr5	Vegetales modveg2	Vertebrados mod3	Peces modp2	Artrópodos modar9	Moluscos modmol2	Frutos modfr8	Vegetales modveg6
R2	0,57	0,08	0,41	0,02	0,17	0,03	0,72	0,03	0,76	0,04	0,35	0,47
R2 ajustado	0,55	0,06	0,39	0,01	0,11	0,02	0,68	-0,08	0,72	0,001	0,3	0,39
%PE	764,42	383,4	284,41	242	1520,17	2213,19	244,33	28,89	109,51	35,59	230,99	214,76
Canidae indet.	62,18	1,42	11,20	0,29	16,25	8,67	54,33	0,13	12,18	0,27	27,92	5,17
<i>Canis dirus</i>	74,01	2,51	0,00	0,24	12,47	10,77	84,12	0,03	0,00	0,12	10,33	5,41
"Canis" gezi	72,22	0,13	0,00	0,26	18,62	8,78	77,00	0,13	0,00	0,13	19,03	3,70
<i>Cerdocyon</i> sp.	47,11	2,38	30,67	0,41	10,42	9,01	14,08	0,09	34,51	0,31	35,45	15,57
<i>Dusicyon australis</i>	64,49	1,64	5,04	0,29	16,78	11,75	59,89	0,00	15,88	0,19	18,42	5,62
<i>Dusicyon avus</i>	64,38	1,18	10,53	0,29	13,46	10,15	57,85	0,04	12,27	0,20	21,11	8,53
<i>Lycalopex cultridens</i>	54,83	0,73	21,37	0,32	14,50	8,25	40,99	0,18	25,58	0,25	22,91	10,08
<i>Lycalopex ensenadensis</i>	51,47	1,30	23,53	0,34	14,81	8,54	44,29	0,18	22,73	0,25	25,69	6,87
<i>Lycalopex</i> sp.	49,58	1,07	27,42	0,41	10,18	11,34	35,03	0,27	38,84	0,15	15,40	10,31
<i>Lycalopex</i> sp.	60,48	0,10	13,49	0,33	17,38	8,23	60,00	0,27	9,70	0,25	19,19	10,60
<i>Lycalopex</i> sp.	42,00	0,00	27,65	0,48	18,88	10,98	39,21	0,70	52,51	0,22	0,00	7,36
<i>Lycalopex</i> sp.	50,02	0,00	24,59	0,39	14,10	10,90	53,29	0,46	32,76	0,05	0,00	13,44
<i>Lycalopex</i> sp.	59,19	0,46	12,30	0,25	19,13	8,67	58,37	0,00	11,74	0,25	27,29	2,35
<i>Protocyon orocualensis</i>	72,99	1,49	0,00	0,18	14,46	10,87	82,71	0,00	0,00	0,11	10,50	6,68
<i>Protocyon tarijensis</i>	85,92	7,42	0,00	0,11	0,00	6,55	87,21	0,49	0,90	0,08	6,92	4,39
<i>Protocyon troglodytes</i>	86,07	8,40	0,00	0,06	0,00	5,46	91,51	0,44	0,00	0,09	6,66	1,30
<i>Protocyon</i> sp.	86,45	8,86	0,00	0,10	0,00	4,59	90,51	0,43	0,00	0,12	8,93	0,00
<i>Theriodictis platensis</i>	84,94	6,56	0,00	0,15	0,00	8,34	80,69	0,50	7,97	0,10	6,15	4,59
<i>Theriodictis</i> sp.	85,28	10,12	0,00	0,09	0,00	4,51	90,84	0,52	0,00	0,12	8,52	0,00
<i>Theriodictis</i> sp.	71,68	4,18	0,00	0,12	14,08	9,94	85,70	0,00	0,00	0,15	14,15	0,00

APÉNDICE 6.8

Inferencia de dietas para Ursidae utilizando los distintos dataset. El dataset seleccionado se encuentra sombreado

	Carnivora						Arctoidea					
	Vertebrados mod8	Peces modp3	Artrópodos modar9	Moluscos modmol4	Frutos modfr5	Vegetales modveg2	Vertebrados mod11	Peces modp7	Artrópodos modar12	Moluscos modmol2	Frutos modfr4	Vegetales modveg2
R2	0,57	0,08	0,41	0,02	0,17	0,03	0,86	0,19	0,52	0,19	0,25	0,03
R2 ajustado	0,55	0,06	0,39	0,01	0,11	0,02	0,84	0,1	0,47	0,16	0,2	0,01
%PE	764,42	383,4	284,41	242	1520,17	2213,19	209,24	274,17	273,59	502,98	461,7	397,81
<i>Arctodus</i> sp.	38,84	0,00	18,82	0,57	30,69	11,08	54,19	0,50	0,00	0,00	41,47	3,84
<i>Arctotherium angustidens</i>	31,18	2,15	27,43	0,72	27,71	10,81	40,82	6,19	2,37	0,00	45,71	4,91
<i>Arctotherium bonariense</i>	22,80	0,00	30,16	0,70	36,31	10,03	33,50	6,36	10,92	0,00	45,11	4,11
<i>Arctotherium tarijense</i>	32,90	0,00	27,71	0,65	27,56	11,18	44,20	3,87	0,00	0,00	46,95	4,99
<i>Arctotherium vetustum</i>	26,75	0,00	22,52	0,64	38,99	11,11	44,93	2,96	0,00	0,00	48,10	4,01
<i>Arctotherium wingei</i>	27,02	0,00	30,18	0,60	32,16	10,04	46,11	0,00	8,49	0,00	40,98	4,42
<i>Arctotherium</i> sp.	34,90	0,00	24,45	0,61	29,13	10,93	49,86	1,46	1,36	0,00	43,32	4,00
<i>Arctotherium</i> sp.	31,34	0,00	24,01	0,66	32,79	11,20	32,81	5,95	9,13	0,00	48,18	3,93
<i>Arctotherium</i> sp.	25,39	0,00	26,44	0,77	34,40	13,00	28,30	5,86	9,04	0,00	52,32	4,48

APÉNDICE 6.9

Inferencia de dietas para Musteloidea utilizando los distintos dataset. El dataset seleccionado se encuentra sombreado

	Carnivora						Arctoidea					
	Vertebrados mod8	Peces modp3	Artrópodos modar9	Moluscos modmol4	Frutos modfr5	Vegetales modveg2	Vertebrados mod11	Peces modp7	Artrópodos modar12	Moluscos modmol2	Frutos modfr4	Vegetales modveg2
R2	0,57	0,08	0,41	0,02	0,17	0,03	0,86	0,19	0,52	0,19	0,25	0,03
R2 ajustado	0,55	0,06	0,39	0,01	0,11	0,02	0,84	0,1	0,47	0,16	0,2	0,01
%PE	764,42	383,4	284,41	242	1520,17	2213,19	209,24	274,17	273,59	502,98	461,7	397,81
<i>Conepatus mercedensis</i>	4,49	1,63	69,20	0,54	20,18	3,97	10,05	5,45	53,16	3,21	22,63	5,51
<i>Conepatus primaevus</i>	2,01	0,00	71,54	0,61	18,79	7,05	0,00	6,91	46,88	0,08	41,09	5,04
<i>Conepatus</i> sp.	11,51	0,00	62,35	0,55	17,54	8,04	7,42	1,82	25,80	0,00	58,47	6,49
<i>Conepatus</i> sp.	3,96	0,00	69,65	0,59	18,34	7,46	0,00	8,76	41,42	0,00	44,65	5,17
<i>Galictis</i> sp.	78,62	2,63	14,73	0,03	0,00	4,00	97,31	0,00	0,00	0,00	0,00	2,69
<i>Galictis</i> sp.	74,16	3,96	17,50	0,09	0,00	4,29	90,36	0,00	0,00	0,01	6,46	3,17
<i>Galictis</i> sp.	70,12	2,56	23,10	0,10	0,00	4,13	84,94	0,64	0,00	0,00	11,18	3,23
<i>Galictis</i> sp.	55,66	4,45	27,74	0,20	6,14	5,79	69,81	8,40	0,00	3,71	13,85	4,23
<i>Lyncodon bosei</i>	74,11	3,90	17,30	0,06	0,00	4,63	91,12	0,00	0,00	0,00	5,62	3,26
<i>Lyncodon</i> sp.	77,21	1,73	17,33	0,00	0,11	3,62	86,39	0,00	7,50	0,33	3,01	2,77
<i>Chapalmalania altaefrontis</i>	12,12	2,33	55,69	0,57	22,01	7,28	5,68	10,70	31,93	1,19	45,66	4,84
<i>Chapalmalania ortognatha</i>	0,00	1,24	56,75	0,71	33,30	8,00	4,66	11,61	21,43	0,45	56,70	5,15
<i>Cyonasua argentina</i>	0,00	0,00	65,44	0,65	27,31	6,60	9,82	5,94	30,50	0,93	47,30	5,52
<i>Cyonasua brevirostris</i>	0,00	0,00	58,27	0,69	33,65	7,39	13,19	4,70	22,43	1,09	53,16	5,43
<i>Cyonasua groeberi</i>	0,03	0,99	64,54	0,62	28,44	5,39	1,37	10,36	38,95	2,27	42,21	4,84
<i>Cyonasua lutaria</i>	11,14	2,05	57,57	0,57	23,22	5,45	19,59	9,73	27,42	3,50	34,81	4,96
<i>Cyonasua pascuali</i>	15,89	1,22	61,55	0,49	14,69	6,17	35,40	9,84	0,00	1,38	45,65	7,73
<i>Cyonasua</i> sp.	0,00	0,64	64,16	0,66	27,34	7,21	11,43	2,11	27,12	0,00	53,52	5,83
<i>Cyonasua</i> sp.	1,26	2,33	69,22	0,64	21,69	4,86	17,50	3,98	38,52	2,96	31,68	5,35
Procyonidae indet.	0,00	0,00	69,27	0,66	24,66	5,41	4,67	6,68	50,80	2,19	31,33	4,33

	Musteloidea					
	Vertebrados mod11	Peces modp3	Artrópodos modar3	Moluscos modmol3	Frutos modfr7	Vegetales modveg7
R2	0,9	0,29	0,65	0,26	0,54	0,1
R2 ajustado	0,88	0,13	0,57	0,21	0,47	0,06
%PE	78,76	166,73	218,26	236,04	125,86	191
<i>Conepatus mercedensis</i>	31,17	0,00	37,49	3,00	23,37	4,97
<i>Conepatus primaevus</i>	12,49	4,66	44,53	0,00	31,71	6,61
<i>Conepatus</i> sp.	55,52	0,00	3,91	0,00	33,46	7,11
<i>Conepatus</i> sp.	14,78	7,82	36,59	0,00	33,20	7,62
<i>Galictis</i> sp.	80,69	0,00	17,57	0,50	0,00	1,24
<i>Galictis</i> sp.	97,27	0,00	0,81	0,52	0,00	1,40
<i>Galictis</i> sp.	96,83	0,00	0,00	0,05	1,49	1,64
<i>Galictis</i> sp.	72,77	9,20	0,00	4,26	11,81	1,97
<i>Lyncodon bosei</i>	97,61	0,28	0,00	0,00	0,00	2,12
<i>Lyncodon</i> sp.	76,82	0,00	19,35	0,41	2,27	1,15
<i>Chapalmalania altaefrontis</i>	35,61	5,90	17,34	1,24	37,05	2,85
<i>Chapalmalania ortognatha</i>	34,48	8,51	14,27	0,91	38,45	3,39
<i>Cyonasua argentina</i>	37,35	0,00	19,90	1,00	36,79	4,96
<i>Cyonasua brevirostris</i>	34,03	1,29	16,77	1,25	42,43	4,23
<i>Cyonasua groeberi</i>	28,63	0,00	30,75	1,69	35,33	3,60
<i>Cyonasua lutaria</i>	34,72	3,91	24,63	3,29	30,19	3,27
<i>Cyonasua pascuali</i>	72,79	0,00	0,00	1,12	20,54	5,55
<i>Cyonasua</i> sp.	43,64	0,00	11,88	0,00	39,16	5,31
<i>Cyonasua</i> sp.	34,17	0,00	29,74	2,18	29,52	4,39
Procyonidae indet.	17,69	0,00	44,44	2,44	31,86	3,57

APÉNDICE 6.10

Inferencia de masa corporal para Metatheria utilizando los distintos dataset. El dataset seleccionado se encuentra sombreado

	Completo			Metatheria		
	R2 0,8; R2 ajustado 0,8; %PE 102,01			R2 0,97; R2 ajustado 0,96; %PE 37,18		
	Masa corporal	Límite inferior	Límite superior	Masa corporal	Límite inferior	Límite superior
<i>cf Nemolestes sp.</i>	5,85	5,28	6,47	7,02	5,02	9,82
<i>Patene coloradensis</i>	0,58	0,50	0,68	0,69	0,57	0,84
<i>Stylocynus paranensis</i>	19,56	17,03	22,47	23,59	15,27	36,47
<i>Acrocyon sectorius</i>	21,18	18,37	24,41	25,55	16,42	39,76
<i>Arctodictis munizi</i>	57,00	47,13	68,93	69,01	40,67	117,12
<i>Arctodictis sinclairei</i>	29,81	25,46	34,91	36,02	22,47	57,73
<i>Arminiheringia auceta</i>	41,80	35,11	49,76	50,55	30,62	83,47
<i>Borhyaena tuberosa</i>	39,69	33,43	47,13	48,00	29,20	78,90
<i>Callistoe vincei</i>	30,25	25,82	35,44	36,55	22,77	58,66
<i>Lycopsis viverensis</i>	14,14	12,47	16,04	17,04	11,33	25,62
<i>Pharsophorus lacerans</i>	27,87	23,87	32,52	33,66	21,12	53,63
<i>Prothylacynus patagonicus</i>	21,53	18,66	24,83	25,97	16,67	40,48
<i>Pseudothylacynus rectus</i>	16,23	14,24	18,50	19,56	12,86	29,76
<i>Thylacosmilus atrox</i>	20,24	17,59	23,28	24,41	15,75	37,85
<i>Acyon herrerae</i>	7,79	7,00	8,68	9,37	6,55	13,41
<i>Acyon myctoderos</i>	11,73	10,42	13,22	14,13	9,54	20,91
<i>Borhyaenidium riggsi</i>	2,51	2,27	2,79	3,01	2,29	3,96
<i>Cladosictis centralis</i>	3,99	3,61	4,41	4,79	3,53	6,51
<i>Cladosictis patagonica</i>	5,95	5,37	6,59	7,14	5,10	10,01
<i>Notogale mitis</i>	3,44	3,12	3,80	4,13	3,07	5,55
<i>Perathereutes pungens</i>	1,37	1,22	1,55	1,64	1,30	2,07
<i>Pseudonotictis pusillus</i>	1,01	0,89	1,15	1,21	0,97	1,50
<i>Sipalocyon gracilis</i>	2,32	2,09	2,57	2,77	2,12	3,62
<i>Sipalocyon obusta</i>	2,11	1,89	2,34	2,52	1,94	3,27
<i>Didelphidae indet</i>	0,57	0,49	0,66	0,68	0,55	0,82
<i>Didelphis crucialis</i>	1,62	1,45	1,82	1,94	1,52	2,48
<i>Hyperdidelphys inexpectata</i>	1,89	1,69	2,11	2,26	1,75	2,91
<i>Hyperdidelphys parvula</i>	1,54	1,37	1,73	1,84	1,45	2,34
<i>Hyperdidelphys pattersoni</i>	0,85	0,74	0,97	1,01	0,82	1,25
<i>Lutreolina bifurcata</i>	1,04	0,91	1,18	1,24	0,99	1,54
<i>Lutreolina tracheia</i>	0,44	0,37	0,52	0,53	0,44	0,64
<i>Sparassocynus bahiai</i>	0,54	0,46	0,63	0,64	0,53	0,78

	Completo			Metatheria		
	R2 0,8; R2 ajustado 0,8; %PE 102,01			R2 0,97; R2 ajustado 0,96; %PE 37,18		
	Masa corporal	Límite inferior	Límite superior	Masa corporal	Límite inferior	Límite superior
<i>Sparassocynus derivatus</i>	0,57	0,49	0,67	0,68	0,56	0,83
<i>Sparassocynus sp.</i>	0,47	0,40	0,55	0,56	0,46	0,68
<i>Sparassocynus sp.</i>	0,66	0,57	0,77	0,79	0,65	0,97
<i>Sparassocynus sp.</i>	0,64	0,55	0,74	0,76	0,62	0,93
<i>Thylatheridium cristatum</i>	0,33	0,28	0,40	0,40	0,33	0,48
<i>Thylatheridium pascuali</i>	0,17	0,14	0,22	0,21	0,17	0,25
<i>Thylatheridium sp.</i>	0,30	0,25	0,36	0,35	0,29	0,43
<i>Thylatheridium sp.</i>	0,35	0,29	0,42	0,41	0,34	0,50
<i>Thylophorops chapalmalensis</i>	4,21	3,81	4,65	5,05	3,70	6,88
<i>Thylophorops perplanus</i>	1,90	1,70	2,12	2,28	1,76	2,93
<i>Thylophorops sp.</i>	4,25	3,85	4,70	5,10	3,74	6,96

APÉNDICE 6.11

Inferencia de masa corporal para Felidae utilizando los distintos dataset. El dataset seleccionado se encuentra sombreado

	Carnivora			Felidae		
	R2 0,78; R2 ajustado 0,78; %PE 132,23			R2 0,95; R2 ajustado 0,95; %PE 13,56		
	Masa corporal	Límite inferior	Límite superior	Masa corporal	Límite inferior	Límite superior
Felidae indet.	3,52	3,19	3,89	4,53	4,02	5,10
<i>Leopardus</i> sp.	2,92	2,63	3,23	3,65	3,21	4,16
<i>Leopardus vorohuensis</i>	3,16	2,86	3,50	4,01	3,54	4,54
<i>Panthera onca mesembrina</i>	98,99	76,75	127,66	198,84	151,97	260,16
<i>Smilodon fatalis</i>	140,84	106,57	186,13	296,59	219,89	400,05
<i>Smilodon populator</i>	113,12	86,91	147,24	231,34	174,79	306,17
<i>Smilodon</i> sp.	117,30	89,89	153,06	241,04	181,56	320,02
<i>Smilodon</i> sp.	107,11	82,60	138,88	217,44	165,07	286,42

APÉNDICE 6.12

Inferencia de masa corporal para Canidae utilizando los distintos dataset. El dataset seleccionado se encuentra sombreado

	Carnivora			Canidae		
	R2 0,78; R2 ajustado 0,78; %PE 132,23			R2 0,74; R2 ajustado 0,73; %PE 20,73		
	Masa corporal	Límite inferior	Límite superior	Masa corporal	Límite inferior	Límite superior
Canidae indet.	18,10	15,64	20,94	8,57	7,21	10,20
<i>Canis dirus</i>	147,54	111,27	195,62	55,85	33,80	92,27
<i>"Canis" gezi</i>	100,09	77,55	129,18	39,49	25,65	60,80
<i>Cerdocyon sp.</i>	12,26	10,81	13,91	6,05	5,17	7,09
<i>Dusicyon australis</i>	26,51	22,41	31,36	12,06	9,73	14,94
<i>Dusicyon avus</i>	31,11	26,04	37,17	13,91	10,98	17,61
<i>Lycalopex cultridens</i>	11,48	10,15	12,98	5,71	4,87	6,69
<i>Lycalopex ensenadensis</i>	13,83	12,12	15,77	6,74	5,75	7,91
<i>Lycalopex sp.</i>	15,20	13,26	17,42	7,33	6,23	8,63
<i>Lycalopex sp.</i>	13,08	11,50	14,88	6,41	5,47	7,52
<i>Lycalopex sp.</i>	14,44	12,63	16,51	7,01	5,97	8,23
<i>Lycalopex sp.</i>	14,62	12,78	16,73	7,08	6,03	8,32
<i>Lycalopex sp.</i>	16,88	14,64	19,46	8,05	6,81	9,53
<i>Protocyon orocualensis</i>	61,44	49,21	76,71	25,54	18,08	36,08
<i>Protocyon tarijensis</i>	86,81	67,92	110,95	34,78	23,17	52,19
<i>Protocyon troglodytes</i>	72,82	57,66	91,96	29,72	20,43	43,25
<i>Protocyon sp.</i>	75,72	59,80	95,88	30,78	21,01	45,09
<i>Theriodictis platensis</i>	106,29	82,01	137,75	41,67	26,77	64,85
<i>Theriodictis sp.</i>	59,59	47,83	74,25	24,85	17,68	34,92
<i>Theriodictis sp.</i>	85,86	67,23	109,65	34,43	22,99	51,58

APÉNDICE 6.13

Inferencia de masa corporal para Ursidae utilizando los distintos dataset. El dataset seleccionado se encuentra sombreado

	Carnivora			Arctoidea		
	R2 0,78; R2 ajustado 0,78; %PE 132,23			R2 0,81; R2 ajustado 0,81; %PE 130,24		
	Masa corporal	Límite inferior	Límite superior	Masa corporal	Límite inferior	Límite superior
<i>Arctodus</i> sp.	148,23	111,76	196,61	205,10	122,24	344,14
<i>Arctotherium angustidens</i>	340,55	242,07	479,10	519,23	278,06	969,60
<i>Arctotherium bonariense</i>	238,94	174,18	327,76	349,54	195,96	623,49
<i>Arctotherium tarijense</i>	178,89	133,11	240,43	253,02	147,22	434,84
<i>Arctotherium vetustum</i>	119,94	91,77	156,74	161,89	99,11	264,45
<i>Arctotherium wingei</i>	86,08	67,39	109,96	111,79	71,34	175,16
<i>Arctotherium</i> sp.	209,65	154,26	284,94	302,06	172,21	529,79
<i>Arctotherium</i> sp.	341,83	242,91	481,03	521,42	279,09	974,16
<i>Arctotherium</i> sp.	407,25	285,79	580,32	634,03	331,73	1211,81

APÉNDICE 6.14

Inferencia de masa corporal para Musteloidea utilizando los distintos dataset. El dataset seleccionado se encuentra sombreado

	Carnivora			Arctoidea			Musteloidea		
	R2 0,78; R2 ajustado 0,78; %PE 132,23			R2 0,81; R2 ajustado 0,81; %PE 130,24			R2 0,82; R2 ajustado 0,82; %PE 211,45		
	Masa corporal	Límite inferior	Límite superior	Masa corporal	Límite inferior	Límite superior	Masa corporal	Límite inferior	Límite superior
<i>Conepatus mercedensis</i>	3,31	2,99	3,66	2,94	2,46	3,51	2,43	2,15	2,74
<i>Conepatus primaevus</i>	3,21	2,90	3,55	2,84	2,38	3,39	2,34	2,08	2,64
<i>Conepatus</i> sp.	2,67	2,40	2,96	2,31	1,92	2,78	1,91	1,69	2,15
<i>Conepatus</i> sp.	3,24	2,93	3,59	2,87	2,40	3,43	2,37	2,10	2,67
<i>Galictis</i> sp.	1,37	1,20	1,56	1,10	0,88	1,38	0,91	0,78	1,05
<i>Galictis</i> sp.	3,38	3,05	3,73	3,00	2,52	3,59	2,48	2,20	2,80
<i>Galictis</i> sp.	2,69	2,42	2,98	2,33	1,94	2,80	1,92	1,70	2,17
<i>Galictis</i> sp.	3,96	3,59	4,37	3,59	3,01	4,28	2,97	2,62	3,36
<i>Lyncodon bosei</i>	1,18	1,03	1,35	0,93	0,73	1,18	0,77	0,65	0,90
<i>Lyncodon</i> sp.	1,61	1,42	1,82	1,31	1,06	1,63	1,08	0,94	1,24
<i>Chapalmalania altaefrontis</i>	20,28	17,41	23,61	22,24	16,81	29,42	18,40	14,35	23,60
<i>Chapalmalania ortognatha</i>	30,76	25,76	36,72	35,42	25,58	49,05	29,32	21,92	39,22
<i>Cyonasua argentina</i>	5,20	4,71	5,75	4,87	4,07	5,82	4,02	3,51	4,61
<i>Cyonasua brevirostris</i>	8,94	7,98	10,00	8,91	7,25	10,94	7,36	6,19	8,76
<i>Cyonasua groeberi</i>	7,38	6,63	8,21	7,19	5,93	8,72	5,94	5,07	6,96
<i>Cyonasua lutaria</i>	7,39	6,64	8,22	7,21	5,94	8,74	5,95	5,08	6,98
<i>Cyonasua pascuali</i>	2,69	2,42	2,99	2,33	1,94	2,80	1,92	1,71	2,17
<i>Cyonasua</i> sp.	7,39	6,65	8,23	7,21	5,94	8,75	5,96	5,08	6,98
<i>Cyonasua</i> sp.	3,66	3,31	4,04	3,29	2,76	3,92	2,71	2,40	3,06
Procyonidae indet.	6,39	5,77	7,09	6,13	5,09	7,38	5,06	4,36	5,87

sdh

sdh

sdh