
El esqueleto poscraneano de los Procyonidae (Mammalia, Carnivora) vivientes y extintos de América del Sur: análisis morfo-funcional y ecomorfológico

Lic. Juliana Tarquini



Trabajo de Tesis para optar
por el título de Doctor en
Ciencias Naturales

2018

Directores

Dr. Leopoldo H. Soibelzon | Dra. Cecilia C. Morgan

a mis padres y a Seba



Agradecimientos

Deseo hacer llegar un profundo agradecimiento a una gran cantidad de personas e instituciones que han contribuido al desarrollo de este trabajo de Tesis.

A mis directores, que me orientaron, me enseñaron y me acompañaron durante los cinco años que duró el desarrollo de esta Tesis. A Leo Soibelzon, que me abrió las puertas para que empezara a explorar a estos maravillosos carnívoros, por los consejos y por la ayuda brindada siempre. A Ceci Morgan, que desde el primer día que aceptó dirigirme estuvo dispuesta a ayudarme en todo, por su paciencia, dedicación, optimismo y enseñarme tantas cosas, no solo desde lo metodológico, sino también desde lo profesional y personal. Gracias Ceci por tantos “chocomimos”, por los mates, cafés, capuchinos, entre tantas cosas!.

A CONICET, por la beca doctoral otorgada, la cual permitió que una dedicación exclusiva al desarrollo de esta Tesis.

A la Facultad de Ciencias Naturales y Museo de la Universidad Nacional de La Plata, en donde me abrieron las puertas para realizar los estudios tanto de grado, como de posgrado, y en donde pude realizar mi proyecto de Tesis Doctoral.

A la Dra. Silvia Ametrano (Directora del Museo de La Plata) y al Dr. Eduardo Tonni (Jefe de la Div. de Paleontología de Vertebrados del MLP), por permitirme un lugar de trabajo en la División Paleontología de Vertebrados.

A los jurados asignados para evaluar esta Tesis, Dr. S. Ivan Perez, Dr. Marcos D. Ercoli y Dr. Kleber F. Pereira, quienes con sus sugerencias y comentarios han contribuido a enriquecer considerablemente este trabajo.

A Diego Verzi y Fredy Carlini que me abrieron las puertas de sus laboratorios, en donde me brindaron un espacio físico para desarrollar la Tesis.

A mis compañeros de laboratorio que tuve la suerte de conocer, por ser excelentes personas que me acompañaron día a día. Gracias Ita Olivares, Caro Vieytes y Ceci Morgan “las chicas de Masto”, que hicieron de mis primeros años de tesis un lugar acogedor, y porque tanto ayer como hoy siguen ayudándome en todo lo que necesito y aconsejándome ante cualquier duda o problema que me surge. Por el otro lado, quiero agradecer a mi segundo grupo de trabajo que me tocó tener y no podía pedir más, a Euge Arnaudo, Mara Loza, Ceci Krmptic, Martín Ciancio, Pancho Solari Orellana, Fer Galliard, Ale Scarano, Kevin Jiménez-Lara y Fredy Carlini, que sobre todo me aguantaron las crisis de estos últimos dos años de tesis, gracias por hacer divertidos los días, por las charlas, los mates y por sobre todo, porque siempre estuvieron dispuestos a ayudarme para lo que necesitaba. ¡Gracias por hacerme sentir tan cómoda!.

A las siguientes personas que me permitieron estudiar los materiales depositados en las colecciones a su cargo:

- a la I. Olivares y D. Verzi (Secc. Mastozoología-MLP), que además me prestaron materiales óseos para facilitarme el estudio de algunos ejemplares en este último año de tesis.

- al M. Reguero (Paleontología de Vertebrados-MLP), por permitirme estudiar los materiales depositados en la colección y por ayudarme con preguntas en cuanto a aquellos provenientes de la Fm. Andalhuala.

- a D. Flores, S. Lucero, P. Teta y G. Cassini (Mastozoología-MACN), gracias por facilitarme las fechas de las visitas a la colección y por ayudarme con el transporte de los coatíes provenientes del Parque Nac. Iguazú. Gracias Sergio por acompañarme con tus ricos mates y hacer más ameno los días de trabajo en la colección.

- a S. M. Álvarez, A. Kramarz y L. Chornogubsky (Colección Paleontología de Vertebrados-MACN) por su amabilidad y brindarme siempre un espacio, gracias Chorno por agilizar una visita clave en el último año.

- a A. Dondas y M. Taglioretti (Paleontología Vertebrados-MMP) por el préstamo de un ejemplar fósil.

- a D. Boh (Museo Punta Hermego), por permitirme amablemente estudiar un ejemplar fósil en la colección del museo.

- a S. M. Velázquez (Colección Biomateriales del Jardín Zoológico de Buenos Aires), por su amabilidad y permitirme estudiar materiales de la colección.

- a Enrique Gonzalez, Andrés Rinderknecht (Mastozoología y Paleontología-MNHN) y Sabrina Riverón (Facultad de Ciencias Udelar), que me abrieron las puertas de las colecciones amablemente y por permitirme aprovechar el día de trabajo quedándome en el museo fuera del “horario de visita” para poder seguir estudiando los materiales. En especial quiero agradecer a Andrés su hospedaje en Montevideo, lo cual facilitó enormemente mi estadía en Uruguay.

- a E. Westwig (Mammalogy-AMNH), J Ososky (Smithsonian Institution-USNM), y D. P. Lunde porque me permitieron no solo estudiar los materiales depositados en la colección “Smithsonian Museum Support Center”, sino que también me abrieron las puertas de su lugar de trabajo propio para poder estudiar algunos materiales de prociénidos actuales que fueron fundamentales para este trabajo.

- a J. Alves y S. Maia Vaz (Seção de Mamíferos-UFRJ), por la amabilidad y responder mis inquietudes, gracias a Shirley Rodrigues por ayudarme con la visita y algunas fotografías.

Agradezco a L. Soibelzon y E. P. Tonni por incluirme en proyectos de investigación bajo su dirección y/o codirección, los cuales financiaron parte de mis estudios (PICT 2010 0804; PICT-2016-2698; UNLP 11N/732).

Agradezco también a la beca brindada por el American Museum of Natural History, que ayudó a que pudiera realizar el viaje a EEUU a visitar colecciones, fundamental para mis estudios.

Quiero realizar un profundo agradecimiento a Néstor Toledo, que me guio en mis primeros pasos en la paleobiología, y que aún lo sigue haciendo. Por sus valiosos aportes en aspectos como morfo-funcionales, ecomorfológicos y estadísticos. Gracias por brindarme tu ayuda en cuanto la necesité.

A Marcos Ercoli por su ayuda brindada en lo que respecta a la miología, por facilitarme fotografías y algunas medidas de ejemplares depositados en las colecciones del museo de Chicago y del Instituto Miguel Lillo.

A la gente del Instituto de Anatomía de la Facultad de Ciencias Veterinaria de la UNLP, en especial al Dr. G. Zuccolili y J. Terminiello que me abrieron las puertas del Instituto, me enseñaron las técnicas de disección y me brindaron la comodidad para que pudiera desarrollar mis tareas. A Walter Acosta, Guadalupe Vilchez y Clelia Mosto por ayudarme con las disecciones de los prociénidos. A Guillermo Gill del Parque Nacional Iguazú por facilitarme los coatíes muertos para las disecciones.

A Perini por facilitarme fotografías de *Cyonasua* del museo de Chicago.

A Junior Bonini por ayudarme, con mucha paciencia, con algunas dudas de materiales fósiles provenientes de la Fm. Andalhualá.

Quiero expresar un enorme agradecimiento a toda mi familia, en especial a mis padres (negrita y Oscar) por el apoyo incondicional, por mostrar interés siempre, ayudarme a seguir adelante, por la paciencia y entender que a veces no pude estar en momentos importantes; porque creyeron en mí y sobre todo, por cuidarme siempre. A mi hermano Nico, a mis tíos M. Inés y Cady, a mis primas Tizi, Flor y Marina, porque estuvieron al tanto de mis proyectos, mostrando interés, a pesar de no entender mucho lo que estaba estudiando. Gracias Tizi y Flor por traer a nuestras vidas a los tres maravillosos peques, Manu, Clari y Elu, que nos llenan de amor cada día. No puedo olvidarme de Gregor y Febo, mis cablecitos peludos a tierra y medicina antiestrés.

A mi compañero de vida, a Seba, por el tremendo aguante, principalmente durante el último año y por confiar siempre en mí. Fuiste y vas a seguir siendo mi gran sostén día a día. A mi otra familia del corazón que Seba me dio y siempre me apoyaron en todo.

A Marce Tomeo que siempre estuvo predispuesta para ayudarme y me diseñó la tapa y las carátulas de esta tesis, gracias por tu dedicación y aguante.

A Martina Charnelli por los dibujos de la reconstrucción de *Cyonasua*. Gracias por brindarme tu profesionalismo y hacer de estos animales extintos casi una realidad.

A mis compañeros de Anatomía Comparada, porque siempre recibí buena energía de ustedes y me aconsejaron durante los siete años que estoy allí.

Por último, no puedo dejar de mencionar a muchos de mis amigos que desde hace años vienen contribuyendo en este camino:

A Mariel Luengo, que venimos caminando juntas muchas etapas de estudios, acompañándonos en todo y alentándonos a seguir adelante. A Seba Monsalvo, que junto a Mariel siempre estuvieron para contestar mis preguntitas paleontológicas!

A Cris, Car, Ceci, Belu, Lu, Tere, Eve, Mili, Sabri, Vale, Lía y sus peques respectivos, que a pesar de la distancia siempre estuvieron apoyándome y alentándome a seguir adelante.

A las “cachis”: Julia, Anita, Galle, Cle, Ceci, Celine, Beluca, Chorno, Micho, Pau, Euge y Vicky, por los buenos y divertidos momentos, los consejos, el empuje para seguir y la ayuda ante cualquier pregunta y duda que me surgía.

A Vicky y Euge, que las conocí en esta etapa de tesis y me brindaron su amistad, su apoyo, ayuda en todo lo que necesité y por tantas charlas de catarsis!

A Anita Carignano, porque siempre esta predispuesta a ayudarme en todo. Porque entre el vóley, el museo y algunas que otras birritas, me alegraste los días, principalmente en esta última etapa. Gracias por tus valiosos consejos, ayudarme con la bilbio y con mis preguntas taxonómicas.

A Cle y Antonia (que la volvimos loquita!!), porque me diste ese último gran empujón, sin ustedes no sé qué hubiera sido de los últimos días pre-entrega. Gracias por ayudarme con la recopilación, la edición final de los capítulos la tesis, por guiarme en estos últimos días, alentarme a seguir y por los buenos consejos siempre.

Gracias!!!

ÍNDICE TOMO I

Resumen.....	VII
Summary.....	XI
I. INTRODUCCIÓN.....	1
I.1. Generalidades.....	2
I.2. Paleobiología.....	3
I.2.1. Morfología funcional, biomecánica y ecomorfología.....	5
Morfología funcional.....	6
Biomecánica.....	7
Ecomorfología.....	7
I.3. Objetivos e Hipótesis.....	8
I.3.1. Objetivo general.....	8
I.3.2. Hipótesis.....	8
I.3.3. Objetivos específicos.....	9
II. ANTECEDENTES.....	10
II.1. La Familia Procyonidae.....	11
II.1.1. Aspectos sistemáticos generales.....	13
II.1.2. Los Procyonidae actuales.....	15
<i>Procyon</i> (Storr, 1780).....	15
<i>Nasua</i> (Storr, 1780).....	18
<i>Nasuaella</i> (Holister, 1915).....	21
<i>Potos</i> (Geoffroy Saint-Hilaire y Cuvier, 1795).....	22
<i>Bassaricyon</i> (Allen, 1876).....	23
<i>Bassariscus</i> (Coues, 1887).....	24
II.1.3. Los Procyonidae fósiles.....	25
II.1.3.1. El caso de † <i>Parahyaenodon argentinus</i> y † <i>Tetraprothomo argentinus</i>	27
II.1.3.2. Distribución temporal y geográfica de los prociónidos fósiles de América del Sur..	29
Registro fósil del “grupo <i>Cyonasua</i> ” y especies afines.....	29
Registro fósil en América del Sur correspondiente a taxones actuales.....	30
II.1.3.3. Contexto paleoecológico y antecedentes sobre estudios paleobiológicos para los Procyonidae de América del Sur.....	31
Antecedentes de estudios morfológicos poscraneanos sobre los Procyonidae fósiles de América del Sur.....	33
III. MATERIALES Y MÉTODOS.....	35

III.1. Materiales.....	36
III.1.1. Abreviaturas institucionales.....	36
III.1.2. Materiales examinados	37
III.1.2.1. Materiales fósiles.....	37
III.1.2.2. Materiales actuales.....	38
III.2. Métodos.....	39
III.2.1. Terminología y clasificaciones ecológicas utilizadas.....	39
III.2.2. Análisis morfológico cualitativo.....	41
III.2.2.1. Descripciones y comparaciones osteológicas de los materiales fósiles y actuales.....	41
III.2.2.2. Disecciones miológicas de <i>Nasua nasua</i> y <i>Procyon cancrivorus</i>	42
III.2.2.3. Reconstrucción de tejidos blandos en formas extintas.....	43
III.2.3. Análisis morfológico cuantitativo. Ecomorfología.....	44
III.2.3.1. Morfometría tradicional (lineal).....	44
III.2.3.1.1. Medidas relevadas sobre el postcráneo.....	44
III.2.3.1.2. Análisis estadísticos.....	44
Análisis de Componentes Principales (ACP).....	44
MANOVA y comparaciones múltiples o en pares (<i>Pairwise</i>).....	46
Análisis Discriminante (AD).....	46
Análisis de regresión multivariada de la media geométrica vs. variables lineales, CP1 y CP2.....	47
III.2.3.1.3. Índices morfo-funcionales.....	47
Índice funcional calculado sobre el miembro anterior	48
Índice de habilidad fosorial (IFA).....	48
Índices funcionales calculados sobre el miembro posterior.....	48
Índice de robustez femoral (IRF).....	48
Índice femoral epicondilar (IFE).....	48
Índice de extensión del trocánter menor del fémur (IETmF).....	49
Índice de profundidad del cóndilo medial femoral (IPCMF).....	49
Índice crural (IC).....	49
Índice de robustez de la tibia (IRT).....	49
III.2.3.2. Morfometría Geométrica.....	50
III.2.3.2.1. Análisis estadísticos.....	51
Análisis de Componentes Principales (ACP).....	51
MANOVA y comparaciones múltiples o en pares (<i>Pairwise</i>).....	52

Análisis Discriminante (AD).....	52
Análisis de regresión del tamaño del centroide vs. coordenadas de Procrustes, CP1 y CP2	52
III.2.3.2.2. Morfometría geométrica del cóndilo humeral.....	52
III.2.3.2.3. Morfometría geométrica de la vista caudal de la epífisis proximal del fémur.....	53
III.2.3.2.4. Morfometría geométrica de la epífisis distal del fémur.....	53
III.2.3.2.5. Morfometría geométrica del astrágalo.....	54
III.2.4. Estimación del tamaño corporal de prociónidos fósiles y taxones relacionados.....	54
Procedimientos estadísticos.....	55
III.2.5. Análisis de estructura filogenética	56
III.2.5.1. Mapeo sobre la filogenia (Filomorfoespacio) y reconstrucción de nodos ancestrales	56
III.2.5.2. Análisis del sesgo filogenético sobre el tamaño corporal.....	57
IV. RESULTADOS.....	58
IV.1. ANÁLISIS MORFOLÓGICO CUALITATIVO.....	59
IV.1.1. Descripciones y comparaciones osteológicas de los Procyonidae fósiles y vivientes de América del Sur: † <i>Cyonasua</i> y géneros afines.....	59
IV.1.1.1. Cintura y miembro anterior.....	59
Escápula.....	59
Húmero.....	61
Ulna.....	64
Radio.....	67
Autopodio.....	69
Basipodio.....	69
Metapodio y acropodio.....	70
IV.1.1.2. Cintura y miembro posterior.....	71
Pelvis.....	71
Fémur.....	74
Rótula.....	78
Tibia.....	78
Fíbula.....	81
Autopodio.....	82
Basipodio.....	82
Metapodio y acropodio.....	88
IV.1.2. Descripción de la musculatura asociada a las cinturas y miembros pares de prociónidos.....	90

IV.1.2.1. Musculatura asociada a la cintura pectoral y miembro anterior.....	90
IV.1.2.2. Musculatura asociada a la cintura pélvica y miembro posterior.....	112
IV.1.3. Reconstrucción de la musculatura de los ejemplares fósiles.....	130
IV.1.3.1. Reconstrucción de la musculatura asociada a la cintura pectoral y miembro anterior de los prociónidos fósiles de América del Sur.....	131
IV.1.3.2. Reconstrucción de la musculatura asociada a la cintura pélvica y miembro posterior de los ejemplares fósiles.....	141
IV.2. ANÁLISIS MORFOLÓGICO CUANTITATIVO – ECOMORFOLOGÍA.....	151
IV.2.1. Morfometría tradicional.....	151
IV.2.1.1. Miembro anterior.....	151
Análisis de Componentes Principales de la cintura pectoral y miembro anterior.....	151
Análisis multivariado de la varianza y comparaciones múltiples.....	153
Análisis discriminante para la preferencia de sustrato y modo locomotor.....	154
Análisis discriminante de la habilidad de agarre (“ <i>grasping ability</i> ”).....	155
Análisis discriminante de la habilidad de excavar.....	156
Índice morfo-funcional obtenido sobre el miembro anterior.....	156
Índice de habilidad fosorial (IFA).....	156
IV.2.1.2. Miembro posterior.....	157
Análisis de componentes principales de la cintura pélvica y miembro posterior.....	157
Análisis multivariado de la varianza y comparaciones múltiples.....	159
Análisis discriminante para la preferencia de sustrato y modo locomotor.....	159
Índices morfo-funcionales obtenidos sobre el miembro posterior.....	161
Índice de robustez femoral (IRF).....	161
Índice femoral epicondilar (IFE).....	161
Índice de extensión del trocánter menor del fémur (IETmF).....	162
Índice de la profundidad del cóndilo medial femoral (IPCMF).....	163
Índice crural (IC).....	164
Índice de robustez de la tibia (IRT).....	164
IV.2.2. Morfometría geométrica.....	165
IV.2.2.1. Miembro anterior.....	165
IV.2.2.1.1. Morfometría geométrica de la vista craneal del cóndilo humeral.....	165
Análisis multivariado de la varianza y comparaciones múltiples.....	167
Análisis discriminante para preferencia de sustrato y modo locomotor.....	168

Análisis de la influencia del tamaño (<i>cs</i>) sobre los cambios de la forma.....	169
Análisis de la señal filogenética sobre la forma y tamaño del cóndilo humeral.....	169
Reconstrucción de nodos ancestrales.....	170
IV.2.2.2. Miembro posterior.....	170
IV.2.2.2.1. Morfometría geométrica de la vista caudal de la epífisis proximal del fémur.....	170
Análisis multivariado de la varianza y comparaciones múltiples.....	173
Análisis discriminante para preferencia de sustrato y modo locomotor.....	174
Análisis de influencia del tamaño (<i>cs</i>) sobre los cambios de la forma.....	175
Análisis de la señal filogenética sobre la forma y tamaño de la epífisis proximal del fémur.....	175
Reconstrucción de nodos ancestrales.....	176
IV.2.2.2.2. Morfometría geométrica de la epífisis distal del fémur.....	176
Análisis multivariado de la varianza y comparaciones múltiples.....	179
Análisis discriminante para preferencia de sustrato y modo locomotor.....	179
Análisis de la influencia del tamaño (<i>cs</i>) sobre los cambios de la forma.....	180
Análisis de la señal filogenética sobre la forma y tamaño de la epífisis distal del fémur...	180
Reconstrucción de nodos ancestrales.....	181
IV.2.2.2.3. Morfometría geométrica de la vista distal del astrágalo.....	182
Análisis multivariado de la varianza y comparaciones múltiples.....	184
Análisis discriminante para preferencia de sustrato y modo locomotor.....	184
Análisis de la influencia del tamaño (<i>cs</i>) sobre los cambios de la forma.....	186
Análisis de la señal filogenética sobre la forma y tamaño del astrágalo.....	186
Reconstrucción de nodos ancestrales.....	187
IV.2.3. Estimación del tamaño corporal.....	187
Análisis de sesgo filogenético sobre la variable tamaño corporal.....	189
V. DISCUSIÓN.....	190
V.1. Forma, función y facultad.....	192
V.1.1. Cintura y miembro anterior de los Procyonidae fósiles sudamericanos.....	192
Cintura pectoral y articulación gleno-humeral.....	192
Articulación del codo (articulación húmero-ulnar y húmero-radial).....	195
Ulna y radio.....	200
Autopodio	202
V.1.1.1. Integración de los análisis multivariados del miembro anterior.....	203
V.1.2. Cintura y miembro posterior de los Procyonidae fósiles sudamericanos.....	204

Cintura pélvica y articulación coxo-femoral.....	204
Diáfisis femoral.....	209
Articulación de la rodilla.....	209
Diáfisis tibial.....	211
Epífisis distal de la tibia y articulación cruro-astragalar (tobillo).....	212
Articulación astrágalo-calcánea (subtalar).....	214
Articulación tarsal transversal (calcanea-cuboidea / astrágalo-navicular).....	215
Otros aspectos morfo-funcionales del miembro posterior.....	216
V.1.2.1. Integración de los análisis sobre el miembro posterior.....	217
V.1.3. Influencia de la estructura filogenética y el tamaño sobre la morfología.....	218
V.2. Masa corporal.....	220
V.2.1. Implicancias del tamaño corporal sobre la tasa metabólica basal, <i>home range</i> , preferencia del sustrato y modo locomotor.....	222
V.3. Algunos aspectos paleoautoecológicos y paleosinecológicos de los prociónidos de América del Sur.....	223
VI. CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS FUTURAS.....	227
VI.1. Conclusiones.....	228
VI.1.1. Conclusiones relevantes en términos morfo-funcionales.....	229
VI.1.2. Conclusiones relevantes en términos paleoecológicos.....	230
VI.1.3. Conclusiones relevantes en términos metodológicos.....	231
VI.2. Perspectivas futuras.....	232
VI. BIBLIOGRAFÍA.....	233

Resumen

La Familia Procyonidae (Mammalia; Carnivora) comprende 14 especies vivientes, distribuida en seis géneros, cinco de los cuales (*Nasua*, *Nasuella*, *Procyon*, *Potos* y *Bassaricyon*) habitan América del Sur. Son formas de pequeño a mediano tamaño (1 – 8,5 kg), que ocupan ambientes variados generalmente con algún grado de cobertura arbórea, y son hábiles trepadores; dentro de esta diversidad, *Nasua*, *Nasuella* y especialmente *Procyon* desarrollan sus actividades fundamentalmente en el suelo (*e.g.*, búsqueda del alimento, apareamiento), mientras que *Potos* y *Bassaricyon* son exclusivamente arborícolas. La mayoría son nocturnos, excepto *Nasua* que es diurno, y con dieta omnívora variada, siendo algunos más carnívoros o frugívoros.

Durante el pasado la familia tuvo una distribución más amplia, con primeros registros en la fase temprana del Oligoceno tardío de Francia, y posteriormente alcanzaron cierta diversidad en Europa. En América se conocen registros a partir del Mioceno temprano (América del Norte) y Mioceno tardío (América del Sur). El registro fósil indica que los Procyonidae habrían ingresado a América del Sur, provenientes de América del Norte, en al menos dos eventos separados. El primer acontecimiento migratorio ocurrió durante el Mioceno tardío (~7 Ma.), antes de que el istmo de Panamá emergiera completamente, en el marco del denominado proto-GABI (Gran Intercambio Biótico Americano). Este evento incluye géneros extintos y endémicos de América del Sur: †*Cyonasua*, †*Chapalmalania* y dos afines al primero, †*Parahyaenodon* y †*Tetraprothomo*; con últimos registros en el Pleistoceno temprano (†*Cyonasua meranii*). El segundo evento de inmigración habría ocurrido probablemente durante el Pleistoceno tardío-Holoceno, y está representado por los taxones sudamericanos actuales.

El estudio de los prociónidos extintos y actuales de América del Sur resulta interesante desde diversas perspectivas: su morfología muy variada, diferentes modos de vida y ocupación de muy diversos ambientes, desde el nivel del mar hasta más de 2.000 m.s.n.m. Desde una perspectiva evolutiva y biogeográfica, fueron los primeros carnívoros euterios en ingresar a América del Sur desde América del Norte, antes del GABI.

El objetivo general de este trabajo de Tesis Doctoral es estudiar la morfología del esqueleto poscraneano de los Procyonidae extintos y vivientes de América del Sur, para

identificar caracteres morfológicos correlacionados con hábitos de especies actuales y que permitan inferir aquellos de los taxones extintos. Los objetivos específicos planteados son: 1) analizar de manera cuali- y cuantitativa el esqueleto de cinturas y miembros pares de Procyonidae extintos de América del Sur y compararlo con representantes vivientes de la familia y otros taxones del orden Carnivora; 2) inferir hábitos locomotores y preferencias de sustrato de Procyonidae extintos, en particular del género †*Cyonasua*; 3) estimar la masa corporal de Procyonidae extintos de América del Sur a partir de medidas lineales del esqueleto apendicular; y, 4) analizar implicancias paleoautoecológicas y paleoambientales de los hábitos locomotores, preferencias de sustrato y masa corporal inferidos.

Los análisis cualitativos incluyeron descripciones detalladas de la morfología de las cinturas y miembros pares de 20 ejemplares de prociónidos extintos de los géneros †*Cyonasua* y los afines †*Parahyaenodon* y †*Tetraprothomo*, en un marco comparativo que incluyó los prociónidos actuales de América del Sur y Central. Además, se realizaron reconstrucciones musculares de estos ejemplares fósiles sobre la base de disecciones y descripciones de musculatura asociada a las cinturas y miembros de taxones actuales de Procyonidae y otros carnívoros vivientes.

Los estudios cuantitativos se abordaron mediante morfometría tradicional (MT, medidas lineales) y geométrica (MG, imágenes 2D de elementos óseos de cinturas y miembros). La muestra total incluyó 20 ejemplares de prociónidos fósiles, más 173 individuos pertenecientes a nueve familias de Carnivora vivientes. Se establecieron categorías *a priori* para Preferencia de Sustrato (PS), Modo Locomotor (ML), Habilidad de Agarre (HA) y Habilidad de Excavar (HE) para taxones vivientes. Las bases de datos obtenidas fueron analizadas mediante estadística univariada (estadística descriptiva de índices de valor funcional) y multivariada: Análisis de Componentes Principales (ACP), Análisis Multivariante de la Varianza (MANOVA, *Multivariate Analysis of Variance*) y Análisis Discriminante o Canónico (AD). Además, para obtener inferencias confiables para el tamaño corporal de los prociónidos extintos de América del Sur, se diseñaron numerosas ecuaciones alométricas a partir de regresiones lineales simples o múltiples. En particular, el abordaje mediante MG se enfocó en rasgos óseos complejos para los cuales el análisis mediante MT no resulta adecuado (*e.g.*, regiones articulares, contornos).

Por último, se construyó un árbol filogenético compuesto, según hipótesis filogenéticas propuestas por diferentes autores e incluyendo a todos los taxones de la muestra, que se utilizó para evaluar la posible influencia de la filogenia sobre la variación morfológica (cuantificada en términos morfométricos) y tamaño corporal.

De acuerdo a los resultados obtenidos, se puede concluir que:

- †*Cyonasua* y los taxones afines presentan un patrón morfológico único entre los Procyonidae de América del Sur.

- En términos generales esta morfología se corresponde con un hábito terrestre-generalizado, con pobre habilidad de agarre, pero con capacidades para trepar, y posiblemente para cavar, sin llegar a ser una forma especializada. La postura de sus miembros habría sido de tipo plantígrada a semi-plantígrada.

- Los requerimientos ecológicos se asemejarían más a los de *Procyon* que a los de otros prociónidos actuales.

- La masa corporal de estos taxones fósiles supera ampliamente a la de prociónidos vivientes. Los valores de masa obtenidos para †*Cyonasua* comprenden el rango de 12,6 – 28,4 kg., con una media de 19,79 kg; mientras que para †*Parahyaenodon* se obtuvo una masa de 14,4 kg y para †*Tetraprothomo* 25,3 kg.

- La estabilidad de las articulaciones y robustez de los elementos óseos, sugiere exposición a estrés mecánico, posiblemente relacionado no sólo a un tamaño corporal relativamente grande, sino también a otros factores, *e.g.*, manipulación del alimento o trepado.

- Tanto el miembro anterior como el posterior de †*Cyonasua* presentaba buen desarrollo muscular, que le habría permitido generar fuerzas considerables. El miembro anterior habría sido capaz de realizar movimientos de supinación moderados, al menos en un grado intermedio (semi-supinación); mientras que el miembro posterior habría presentado habilidades locomotoras relacionadas a la fuerza más que a la velocidad.

- El tamaño corporal relativamente grande les habría conferido protección ante depredadores. Por otro lado, habrían sido capaces de manipular presas energéticas de pequeño a mediano tamaño.

- †*Cyonasua* habría tenido una tasa metabólica basal más alta y un *home range* posiblemente dos veces mayor que el de los Procyonidae actuales.

En términos metodológicos, cabe resaltar que:

- De acuerdo con los resultados de los análisis multivariados, la mayoría de las categorías seleccionadas *a priori* (PS y ML, HA, AE) mostraron diferencias significativas entre ellas.

- El grado de influencia de la filogenia sobre las variaciones de forma analizadas resultó ser muy débil, y por ende la estructura filogenética no sería un factor significativo en la distribución de taxones en el morfoespacio.

- Se observó asociación entre hábitos locomotores y rasgos morfológicos tanto en el miembro anterior como en el posterior.

- Se obtuvieron las primeras estimaciones de masa corporal para los Procyonidae fósiles de América del Sur sobre la base de elementos del esqueleto poscraneano.

- Las ecuaciones alométricas obtenidas para inferir la masa corporal presentan buen ajuste, en especial las realizadas sobre el fémur y la tibia, y permitirán ser aplicadas sobre nuevos materiales, con alto grado de confiabilidad.

- Se desaconseja la utilización de ecuaciones derivadas de medidas relevadas sobre molares, al menos en los Carnivora, debido a que arrojan un alto porcentaje de error.

Por último, resulta interesante señalar que las capacidades locomotoras inferidas para †*Cyonasua* y taxones afines, están en correspondencia con los resultados de estudios paleoambientales realizados sobre yacimientos correspondientes al lapso Mioceno Tardío - Pleistoceno temprano en América del Sur, y en especial de las formaciones en donde se registran estos taxones fósiles. Estos ambientes eran principalmente abiertos, y con presencia de bosques en galería cercanos a cuerpos de agua. En suma, el tamaño corporal relativamente grande de †*Cyonasua* probablemente le habría otorgado cierta protección ante posibles depredadores, tales como los forrracos y algunos grandes Sparassodonta, los cuales cumplían el rol de depredadores tope. Finalmente, los resultados y conclusiones obtenidas en este trabajo de Tesis Doctoral resultan interesantes desde el punto de vista paleosinecológico y aporta información significativa a la discusión que se desarrolla desde hace más de medio siglo sobre la posible competencia entre estos Procyonidae extintos y los Sparassodonta en América del Sur durante el Mioceno Tardío.

Summary

The Family Procyonidae (Mammalia; Carnivora) includes 13 living species in six genera, five of which (*Nasua*, *Nasuella*, *Procyon*, *Potos* and *Bassaricyon*) are present in South America. They are small to middle-sized (1 – 8.5 kg), that inhabit a variety of habitats, primarily with some degree of arboreal cover, and all are able climbers. Within this diversity, *Nasua*, *Nasuella* and especially *Procyon* spend most of the day on the ground (where they browse for food, mate, etc.) while *Potos* and *Bassaricyon* are exclusively arboreal. Most are nocturnal, except for the diurnal *Nasua*, and omnivorous, spanning a wide dietary range that includes preferentially carnivorous or frugivorous species.

The family had a wider geographical distribution in the past, with its first records in the early late Oligocene of France, and subsequently reached some diversity in Europe. The first records for America correspond to the early Miocene (North America) and late Miocene (South America). The fossil record indicates that the entrance of procyonids into South America from North America would have included at least two separate events. The first one took place in the late Miocene (~7 Ma.), before full emergence of the Panama Isthmus, as part of the so-called proto-GABI (Great American Biotic Interchange). This first event involves extinct genera endemic to South America: †*Cyonasua*, †*Chapalmalania* and two other genera, †*Parahyaenodon* and †*Tetraprothomo*, related to the former; they were last recorded in the early Pleistocene (†*Cyonasua meranii*). The second immigration event would have taken place probably in the late Pleistocene-Holocene, and includes the living South American taxa.

The study of extinct and living South American procyonids is of interest from various perspectives: they have widely varied morphologies, different life histories and occupy diverse environments, from sea level to over 2,000 masl. From an evolutionary and biogeographical viewpoint, they were the first placental carnivores to enter South America from North America, before the GABI.

The main goal of this Doctoral Thesis is to study the morphology of the postcranial skeleton of fossil and living South American procyonids, in order to identify morphological features correlated with habits in living species, which in turn allow inferring those of extinct taxa. The specific goals are: 1) perform a quali-quantitative analysis of the skeleton of

appendicular girdles and limbs of fossil South American procyonids in comparison with living representatives of the family and other Carnivora taxa; 2) infer locomotor habits and substrate preferences for fossil Procyonidae, especially for the genus †*Cyonasua*; 3) estimate the body mass of fossil South American procyonids from linear measurements taken from the appendicular skeleton; and 4) analyze the paleoautoecological and paleoenvironmental implications of the locomotor habits, substrate preference and body mass inferred for said extinct taxa.

The quantitative analyses included detailed descriptions of the morphology of postcranial elements (girdles and limbs) of 20 fossil specimens of the genera †*Cyonasua* and related †*Parahyaenodon* and †*Tetraprothomo*, the comparative sample included all living Central and South American procyonids. In addition, muscular reconstructions were performed for these fossil specimens, on the basis of dissections and descriptions of the muscles associated to the appendicular girdles and limbs of procyonids and other living carnivorans.

The quantitative approach used traditional (MT, linear measurements) and geometric (MG, 2D images of bones) morphometrics. The total sample included 20 fossil procyonid specimens plus a comparative sample of 173 specimens belonging to living species of nine Carnivora families. *A priori* categories were set for Substrate Preference (PS), Locomotor Mode (ML), Grasping Ability (HA) and Digging Ability (HE) for all living taxa. The databases were analyzed using univariate and multivariate statistical methods (descriptive statistics among the former; Principal Component Analysis, Multivariate Analysis of Variance and Discriminant Analysis among the latter). Furthermore, to obtain reliable inferences of body mass values for fossil South American procyonids, several allometric equations were built from bi- o multivariate linear regressions. In particular, the MG approach was used for complex bone morphologies that cannot be adequately captured using MT (*e.g.* articular regions, outlines).

Lastly, a composite phylogeny was built from phylogenetic hypotheses proposed by various authors, to include all the taxa in the studied sample. This phylogeny was used to assess possible influence of the phylogenetic structure on quantified morphological variation and body size, using diverse analyses.

According to the results of this work, the following conclusions are drawn:

- The morphological pattern of †*Cyonasua* and related taxa is unique among South American Procyonidae.

- In general, this morphology corresponds to a terrestrial-generalized habit, with poor grasping ability but with some ability to climb and possibly to dig, but not specialized for the latter. Limb stance would have been plantigrade or semi-plantigrade.

- Their ecological requirements would be more similar to those of *Procyon* than to those of other living procyonids.

- The body mass of these fossil taxa is much higher than that of living procyonids. Body mass values obtained for †*Cyonasua* are in the range of 12.6 – 28.4 kg., with a mean of 19.79 kg; while the values calculated were 14.4 kg for †*Parahyaenodon* and 35.3 kg for †*Tetraprothomo*

- The stability of articulations and robusticity of bones suggests exposure of the skeleton to mechanical stresses, possibly related not only to a relatively large body size, but also to other factors, *e.g.*, climbing or handling of food items.

- Both the forelimb and hindlimb of †*Cyonasua* had good muscle development, which would have permitted generation of considerable forces. The forelimb would have been able to achieve some supination, at least semi-supination; the hindlimb would have had locomotor abilities related to strength rather than speed.

- Their relatively large body size would have provided protection against some predators. In addition, it would have conferred the ability to handle active small to middle-sized prey.

- The basal metabolic rate of †*Cyonasua* would have been higher than that of living Procyonidae, and its *home range* would possibly be twice as large as that of these living relatives.

From a methodological viewpoint, other noteworthy conclusions are:

- According to the results of multivariate analyses, most of the categories selected *a priori* (PS and ML, HA, AE) showed significant differences between them.

- The phylogenetic structure had a very weak influence on the shape changes analyzed, and consequently would not be a significant factor for the distribution of taxa in the morphospace.

- Association between locomotor habits and morphological traits was observed for both forelimb and the hindlimb elements.

- The results of this work include the first estimations of body mass for fossil South American procyonids calculated from postcranial elements.

- The allometric equations used to infer body mass showed good fit, especially those built using variables from femur and tibia, and it will be possible to apply them for estimations on new materials with high reliability.

- The use of estimator equations derived from molar teeth measurements is discouraged, because of their high relative error.

Lastly, another interesting point is the fact that the locomotor abilities inferred for †*Cyonasua* and related taxa, are in agreement with the results of paleoenvironmental studies made on fossil beds corresponding to the Late Miocene – early Pleistocene of South America, and especially those from formations in which these fossil taxa are recorded. These environments were mainly open, with riverside forests in the vicinity of water bodies. In summary, the relatively large body size of †*Cyonasua* would probably have granted it some protection against possible predators such as phorusrhacids and large Sparassodonta, which were the top predators in those communities. Lastly, the results and conclusions of this Doctoral Thesis are interesting from a paleosinecological viewpoint and contribute significant data to the ongoing discussion, which has been in existence for over half a century, regarding the possible competition between these extinct Procyonidae and the Sparassodonta in South America during the Late Miocene.

Capítulo I

INTRODUCCIÓN

I. INTRODUCCIÓN

I.1. Generalidades

La Familia Procyonidae forma parte de la superfamilia Musteloidea junto con otras tres familias: Ailuridae, Mephitidae y Mustelidae (Delisle y Strobeck, 2005; Wilson y Mittermeier, 2009; Sato *et al.*, 2012), incluidas dentro del Orden Carnivora. Los Procyonidae son una familia relativamente pequeña dentro del orden, con distribución restringida en la actualidad al continente americano e integrada por seis géneros: *Bassariscus*, *Nasua*, *Nasuella*, *Procyon*, *Potos* y *Bassaricyon*; todos los géneros tienen representantes en América del Sur, excepto *Bassariscus*. La familia fue más diversa durante el pasado geológico, comprendiendo un mayor número de géneros y especies, y con distribución más amplia. Los registros más antiguos (Oligoceno tardío) provienen de Europa (Pohle, 1917; Wolsan, 1993; Wolsan y Lange-Badré, 1996; McKenna y Bell, 1997; Soibelzon y Prevosti, 2007).

El estudio de los prociónidos fósiles y actuales de América del Sur resulta interesante desde diversas perspectivas. Estos taxones presentan morfologías muy variadas, diferentes modos de vida y habitan una gran diversidad de ambientes (*e.g.*, selvas lluviosas, selvas en galerías, bosques chaqueños, sabanas, pastizales), desde el nivel del mar hasta más de 2.000 m.s.n.m. Además, resultan de interés tanto evolutivo como biogeográfico, ya que fueron los primeros carnívoros euterios en ingresar a América del Sur desde América del Norte con anterioridad al Gran Intercambio Biótico Americano (GIBA o *Great American Biotic Interchange* - GABI) hace unos 7 Ma. (Mioceno tardío; Soibelzon y Prevosti, 2007; Reguero y Candela, 2011; Soibelzon, 2011; Prevosti y Soibelzon, 2012) durante el denominado ProtoGABI (Cione *et al.*, 2015). Este evento migratorio ocurrió antes de la desaparición completa de la barrera marina que separaba las dos Américas (el Istmo de Panamá no estuvo completo hasta hace unos 2,8 Ma.; O’Dea *et al.*, 2016), y mucho antes del ingreso de las restantes familias del orden Carnivora (Mustelidae, Mephitidae, Canidae, Ursidae) a América del Sur.

Los prociónidos que corresponden a los registros más antiguos en América del Sur son parte de un linaje extinto y endémico conformado por especies de mediano a gran tamaño incluidas en los géneros †*Cyonasua* y †*Chapalmalania* [Mioceno tardío – Pleistoceno temprano]. Por otro lado, los prociónidos que habitan América del Sur en la actualidad

corresponden a un segundo evento de migración desde América del Norte hacia América del Sur, posiblemente acontecido durante el Pleistoceno tardío (Soibelzon y Prevosti 2007, 2012; Rodríguez *et al.*, 2013). Por lo tanto, el grupo es particularmente interesante para comprender el desarrollo del GIBA y la evolución del gremio de los carnívoros en relación a este evento (*e.g.*, Simpson, 1950 y artículos posteriores; Patterson y Pascual, 1972; Werdelin, 1987, 2009; Cione *et al.*, 2007; Forasiepi *et al.*, 2007; Soibelzon y Prevosti, 2007, 2012; Prevosti y Soibelzon, 2012; Prevosti *et al.*, 2013).

Los estudios paleobiológicos de prociónidos fósiles de América del Sur, hasta el presente muy escasos (Soibelzon y Prevosti 2007, 2012; Soibelzon, 2011; Prevosti y Soibelzon, 2012), son muy relevantes para ayudar a comprender la evolución de las comunidades de mamíferos que habitaron y/o habitan América del Sur.

En este contexto, este trabajo de Tesis Doctoral constituye la primera exploración de la variación morfológica del esqueleto poscraneano de los prociónidos fósiles que habitan América del Sur, en un marco comparativo que incluye otros miembros de la familia y otros taxones del orden Carnivora. Por otra parte, las interpretaciones morfo-funcionales y ecomorfológicas realizadas brindan las primeras evidencias con sustento empírico sobre las posibles capacidades funcionales de estos taxones extintos en determinados ambientes durante el pasado, en un marco filogenético comparativo.

I.2. Paleobiología

El presente trabajo de Tesis Doctoral se encuadra dentro del marco teórico de la Paleobiología. Esta es una rama de la paleontología y la biología cuyo principal objetivo es el de reconstruir diferentes aspectos biológicos (*e.g.*, adaptaciones, formas de vida, ecología, relaciones con otras entidades) de los organismos extintos a partir de evidencias que dejan sus restos fósiles (Jackson y Erwin, 2006; Vizcaíno *et al.*, 2016). Se basa en cuatro principios primordiales: actualismo, anatomía comparada, correlación orgánica y correlación funcional. El actualismo es una aproximación metodológica, mediante la cual se infieren los eventos del pasado por analogía con los procesos observables que actúan en el presente, aceptando *a priori* que se rigen por las mismas leyes físicas y biológicas, y que los organismos del pasado tenían las mismas necesidades que los actuales. La anatomía comparada involucra los aspectos de la organización del organismo, obteniendo así el punto

de referencia necesario para poder aplicar el principio de correlación orgánica, que permite reconstruir un animal completo, aunque no se encuentre con todas sus partes. Por último, la correlación funcional, más conocida como morfología funcional, trata de las relaciones entre forma y función (Meléndez, 1998). Esto último hace referencia al principio de correlación forma-función (Radinsky, 1987), que señala que existe una estrecha relación entre una y otra, de manera que la última puede inferirse a partir de la primera.

Los estudios paleobiológicos parten típicamente de tres atributos biológicos basados en la correlación de forma y función: tamaño corporal, preferencia y uso del sustrato (incluyendo locomoción), y hábitos dietarios (Vizcaíno *et al.*, 2010, 2012, 2016). En este trabajo se realizaron análisis cuali-cuantitativos para abordar los dos primeros.

Tamaño corporal: es una de las variables más importantes en un sistema biológico debido a su gran influencia sobre numerosos factores fisiológicos (*e.g.*, tasa metabólica, costo energético de la locomoción, temperatura corporal, duración de la preñez, edad de madurez sexual, cantidad de descendientes) y ecológicos (*e.g.* densidad poblacional, comportamientos adaptativos, tamaño del *home range*, tamaño de la presa) (McNab, 1973; Peters y Wassenberg, 1983; Peters y Raelson, 1984; Schmidt-Nielsen, 1984; Gittleman, 1985; Hildebrand, 1988; Johnson, 2002; Van Valkenburgh *et al.*, 2004; Vizcaíno *et al.*, 2016). El tamaño corporal influye directamente sobre la morfología del individuo, afectando sus requerimientos mecánicos y su interacción con el ambiente (Jolicoeur y Mosimann, 1960; Alexander, 1985; Fariña *et al.*, 1997; Liem *et al.*, 2001; Kardong, 2007). Por lo tanto, es una de las variables ecológicamente más significativas a estimar para las formas extintas.

Aunque tradicionalmente se han utilizado mediciones dentarias y craneales para inferir el tamaño corporal en taxones extintos, el esqueleto poscraneano representa el principal componente de sostén del cuerpo, y sus elementos óseos pueden ser correlacionados de manera más directa con la masa del individuo. Por lo tanto, no es sorprendente que el poscráneo haya recibido más atención en las últimas décadas en estudios ecomorfológicos al momento de inferir el tamaño (*e.g.*, Anyonge, 1993; Egi, 2001; Andersson, 2004b; Christiansen y Harris, 2005; Ercoli y Prevosti, 2011; Figueirido *et al.*, 2011; Toledo *et al.*, 2014). Como fue mencionado anteriormente, las estimaciones de masa

corporal de los ejemplares fósiles de Procyonidae de América del Sur son muy escasas y fueron inferidas a partir de ecuaciones cráneo-dentarias propuestas por Van Valkenburgh (1990) y también a partir de comparaciones dimensionales (Soibelzon y Prevosti, 2007). En este contexto, resulta fundamental la realización de un estudio exhaustivo para inferir la masa corporal de los individuos pertenecientes a †*Cyonasua* y especies afines.

Preferencia y uso del sustrato: este atributo hace referencia al tipo de sustrato en donde el organismo habita y realiza sus actividades (“preferencia”), y a las diferentes maneras en que se relaciona con él (“uso”), como por ejemplo acuáticos, arborícola, terrestre. Por otro lado, los principales usos del sustrato pueden ser para desplazamiento (tipos de locomoción como cursorial, trepador), encontrar refugio, alimentarse, reproducirse, etc. (Vizcaíno *et al.*, 2016). Sobre la base de estos principios de preferencia y uso del sustrato, se seleccionaron y/o se establecieron en este trabajo de Tesis Doctoral las categorías *a priori* para los taxones de la muestra (véase Cap. III - MyM).

I.2.1. Morfología funcional, biomecánica y ecomorfología

El estudio de la morfología involucra la forma, el tamaño y la estructura de los organismos (Koehl, 1996). Se la puede abordar desde un aspecto descriptivo, pero también debe abarcar los atributos necesarios para comprender, por ejemplo, las propiedades funcionales de las características morfológicas (Bock, 1994). Otro aspecto del estudio de la morfología es la descripción de las propiedades funcionales de la estructura y sus interrelaciones con el medio ambiente del organismo (rol biológico) (Bock y von Wahlert, 1965).

Las principales herramientas metodológicas que se aplican para el estudio paleobiológico corresponden a la morfología funcional, la biomecánica y a la ecomorfología. Todas ellas permiten analizar a la forma desde distintas perspectivas. Por medio de la morfología funcional se puede analizar de qué manera la forma causa, permite o restringe las funciones que puede realizar un organismo; la biomecánica permite aplicar técnicas de ingeniería cuantitativa para estudiar la relación entre forma y función, es decir cómo los organismos realizan funciones mecánicas e interactúan con su entorno físico; y finalmente, la ecomorfología permite analizar la variación de forma en relación con el ambiente (rol biológico), la ontogenia y la filogenia (Koehl, 1996; Vizcaíno *et al.*, 2016).

En este punto, es necesario definir varios términos involucrados en estos estudios. En este trabajo de Tesis Doctoral, se siguen las definiciones de Bock y von Wahlert (1965) para los siguientes términos:

Rasgo (original *feature*): cualquier parte, atributo o carácter de un organismo, sea morfológico, de comportamiento, fisiológico o bioquímico, entre otras. En este trabajo se discutirán rasgos morfológicos (estructuras de un organismo).

Forma (*form*): se refiere a la apariencia, configuración o composición de un rasgo, incluyendo el tamaño.

Función (*function*): lo que un rasgo hace o cómo lo hace. Incluye las propiedades físicas y químicas que derivan de su forma.

Facultad (*faculty*): es la combinación de una forma dada y una función particular. Esto constituye el complejo forma-función. Por lo tanto, facultad es lo que un rasgo es capaz de hacer en la vida del organismo, evidenciando la relación o compromiso que tiene dicho organismo con el ambiente.

Rol biológico (*biological role*): se refiere a cómo el organismo utiliza la facultad durante su vida en el contexto de su ambiente. La misma facultad puede tener múltiples roles biológicos. De acuerdo con Bock y von Wahlert (1965) el rol biológico no puede ser inferido (predicho) bajo condiciones experimentales (como sí la facultad), sino que debe ser observado directamente.

Morfología funcional

De acuerdo con la definición seguida por Vizcaíno *et al.* (2016) la morfología funcional puede ser definida como una aproximación causal, comparativa e inferencial, que se concentra en una interfase entre forma y biología, que es la función. La morfología funcional engloba entonces el estudio de las relaciones entre la forma o diseño anatómico de una estructura biológica y el conjunto de funciones que puede realizar. Esto se fundamenta en el concepto anteriormente mencionado del principio de forma y función conceptualizado por Radinsky (1987).

La morfología funcional comprende una etapa descriptiva abordada desde un enfoque cualitativo, que lleva al conocimiento profundo de la anatomía del individuo. En paleobiología se busca generalmente comparar a los ejemplares de taxones extintos con modelos con atributos funcionales conocidos, para así inferir la función. Estos modelos pueden ser estructuras anatómicas homólogas entre taxones filogenéticamente emparentados para los cuales se conocen las propiedades funcionales, o pueden ser análogos funcionales e incluso análogos mecánicos. En este trabajo de Tesis Doctoral, el análisis cualitativo y comparativo de los prociónidos extintos incluye una amplia muestra de miembros vivientes de la familia, así como de otros Carnivora con atributos morfo-funcionales conocidos.

Biomecánica

La biomecánica puede ser considerada como una disciplina derivada de la morfología funcional (Koehl, 1996). Mediante este enfoque, puede ser posible identificar restricciones físicas en un rasgo o en un conjunto de estructuras anatómicas que funcionan como un complejo para la realización de una determinada función. Una de las aplicaciones biomecánicas empleada en este trabajo de Tesis Doctoral, son los índices biomecánicos (morfo-funcionales) que permiten inferir propiedades funcionales, caracterizando el rendimiento de la forma, como por ejemplo mediante el análisis de la ventaja mecánica (índice de habilidad fosorial, IFA) o resistencia a una fuerza generada. Además, en este trabajo de Tesis Doctoral se aplicó la mecánica newtoniana sobre algunas zonas articulares del esqueleto poscraneano que funcionan como sistemas de palancas (*e.g.*, articulación del codo, articulación del tobillo).

Ecomorfología

La ecomorfología o “morfología ecológica” es el estudio de las relaciones entre la morfología del organismo y su ambiente (Van der Klaauw, 1948). Una de las grandes diferencias de este enfoque con la morfología funcional radica en que la ecomorfología se basa en el concepto del rol biológico en lugar del de la función (Bock, 1994). Mientras que la morfología funcional estudia las relaciones concretas entre la forma y la función, la ecomorfología se centra en las funciones de las estructuras morfológicas en un marco ecológico (ambiente) y evolutivo (historia compartida), con el fin de promover la

comprensión general de las consecuencias ecológicas y evolutivas de la construcción animal (Betz, 2006 y bibliografía allí citada).

Uno de los objetivos principales de la ecomorfología es el de encontrar explicaciones adaptativas para formas específicas, es decir, considerar el entorno externo como la principal causa evolutiva de la morfología observada (Betz, 2006). En este sentido, resulta muy importante incorporar información filogenética en este abordaje para lograr reconocer y evaluar limitaciones en la expresión de la variación morfológica del diseño o la función (Losos y Miles, 1994).

De acuerdo con Vizcaíno *et al.* (2016), los estudios ecomorfológicos parten de una perspectiva cuantitativa del estudio de la variación de la forma. Puede analizarse mediante un enfoque morfométrico lineal o geométrico, y aplicando una gran cantidad de métodos estadísticos uni-multivariados (*e.g.*, análisis de componentes principales, análisis discriminantes), tal como se abordan en este Trabajo de Tesis Doctoral.

I.3. Objetivos e Hipótesis

I.3.1. Objetivo general

Estudiar la morfología del esqueleto poscraneano de los Procyonidae fósiles y vivientes de América del Sur, a fin de identificar caracteres morfológicos que se correlacionen con los hábitos locomotores de especies actuales y que permitan inferir los de los taxones fósiles.

I.3.2. Hipótesis

1) Existe correlación entre la diversidad morfológica del esqueleto poscraneano, los hábitos locomotores y los requerimientos ecológicos de los Procyonidae, la cual puede ser identificada independientemente de las restricciones filogenéticas.

2) La morfología del miembro posterior de los Procyonidae refleja más fuertemente los hábitos locomotores, mientras que la del miembro anterior está más asociada con otras actividades (*e.g.*, manipulación del alimento).

3) Existen diferencias en la influencia relativa de los factores filogenéticos y adaptativos sobre la morfología de diferentes elementos poscraneanos.

4) Los requerimientos ecológicos de †*Cyonasua* fueron más similares a los de *Procyon* que a los de otros taxones actuales de América del Sur.

I.3.3. Objetivos específicos

- Analizar de manera cuali- y cuantitativa el esqueleto poscraneano (con énfasis en cinturas y miembros) de los Procyonidae fósiles de América del Sur y compararlo con los representantes vivientes de la familia (*Procyon cancrivorus*, *Nasua nasua*, *Nasuella olivacea*, *Potos flavus* y *Bassaricyon*) y otros taxones del orden Carnivora.

- Inferir hábitos locomotores y preferencias de sustrato de los Procyonidae fósiles, en particular los del género †*Cyonasua*.

- Estimar la masa corporal de los Procyonidae fósiles de América del Sur a partir de medidas lineales relevadas sobre el esqueleto apendicular.

- Analizar las implicancias paleoautoecológicas y paleoambientales de los hábitos locomotores, preferencias de sustrato y masa corporal inferido para los taxones fósiles estudiados.

Capítulo II

ANTECEDENTES

II. ANTECEDENTES

II.1. La Familia Procyonidae

Los Procyonidae son una familia del orden Carnivora, representada actualmente por 14 especies comprendidas en seis géneros: *Procyon*, *Nasua*, *Nasuella*, *Bassaricyon*, *Potos* y *Bassariscus*. Su distribución geográfica actual está restringida al continente americano, con mayor diversidad en América Central y el norte de América del Sur (Koepfli *et al.*, 2007; Kays, 2009; Wilson y Mittermeier, 2009; Helgen *et al.*, 2013). Únicamente *Procyon lotor* ha sido introducido en algunos países euroasiáticos, especialmente por la fuga de individuos cautivos (Lotze y Anderson, 1979). Los géneros *Procyon* y *Nasua* presentan distribución disyunta, con especies presentes al norte y al sur del Istmo de Panamá, siendo *Bassariscus* el único género reciente que no habita en América del Sur (Gompper, 1995; Gompper y Decker, 1998; Nowak, 2005; Wilson y Mittermeier, 2009).

Los prociónidos vivientes son mamíferos con cabezas y orejas redondeadas, hocico corto (*e.g.*, *Potos*) a largo (*e.g.*, *Nasua*, *Procyon*) y la mayoría tienen cola larga con coloración anillada. Poseen miembros con cinco dedos con garras cortas (*e.g.*, *Procyon*) o largas (*e.g.*, *Nasua* y *Nasuella*), comprimidas, recurvadas y en *Bassariscus astutus* semiretráctiles (Poglayen-Neuwall y Toweill, 1988; Nowak, 2005). Tienen tamaño pequeño a mediano, con promedios de masa corporal entre 1 y 8,5 kg. (Gompper, 1995; Gompper y Decker, 1998; Larivière, 2004a; Canevari y Vaccaro, 2007; Jones *et al.*, 2009; Helgen *et al.*, 2013). Respecto al dimorfismo sexual, los machos suelen ser más grandes que las hembras y, por ejemplo, los individuos machos de *Nasua* presentan caninos inferiores muy desarrollados.

Son formas extremadamente adaptables que ocupan una gran variedad de ambientes, generalmente con cierto grado de cobertura arbórea y cercanos a cuerpos de agua, siendo *Procyon lotor* la única especie que también habita en zonas urbanas o peri-urbanas, y *Bassariscus astutus* y *B. sumichrasti* en zonas semi-desérticas y en terrenos pedregosos (Poglayen-Neuwall y Toweill, 1988; Larivière, S. 2004a; Nowak, 2005; Wilson y Mittermeier, 2009).

Todos son hábiles trepadores, aunque algunos, por ejemplo, *Procyon* y *Nasua* presentan miembros mejor adaptados para la vida terrestre; además, sus cuerpos son más robustos, lo cual restringe algunas capacidades de trepado (locomoción sobre ramas delgadas o movimiento entre árboles) (McClearn, 1992). Por otro lado, existen especies exclusivamente arborícolas, de pequeño tamaño, como las especies del género *Bassaricyon* y *Potos flavus*, siendo este último el que presenta mayores especializaciones arbóreas, incluso exclusivas como la presencia de una cola prensil (Youlatos, 2003; Wilson y Mittermeier, 2009).

La mayoría de los prociónidos presentan actividad nocturna, mientras que durante el día duermen, mayormente en huecos de árboles u hoyos entre rocas, o incluso entre la vegetación densa del suelo (e.g., *P. cancrivorus*). La excepción a estos hábitos es *Nasua*, que son diurnos y duermen sobre los árboles durante la noche. Además, como particularidad, son los más sociales dentro de la familia; las hembras con sus crías viven en grupos grandes (conociéndose casos de más de 65 individuos) aunque son más comunes grupos más pequeños (entre 10-30 individuos) (Gompper y Decker, 1998; Larivière, S. 2004a; Wilson y Mittermeier, 2009).

La dieta de los prociónidos es omnívora, siendo *Potos* y *Bassaricyon* más frugívoros, mientras que otros, como *Bassaricus astutus*, incluyen en su dieta mayormente pequeños vertebrados (lagartos, ofidios, aves y mamíferos pequeños y medianos) (Nowak, 2005; Wilson y Mittermeier, 2009).

Con respecto al *home range* (= espacio o área vital) de los prociónidos, también es variable en los distintos taxones, en general siendo mayor en aquellos con mayor tamaño corporal (Wilson y Mittermeier, 2009). Por ejemplo, la especie de pequeño tamaño *Potos flavus* (~3 kg.) presenta un *home range* entre 0,1 – 0,5 km² (Wilson y Mittermeier, 2009); mientras que, la especie de mayor tamaño *Procyon cancrivorus* (~8,5 kg.) presenta un *home range* de 0,7 – 4,2 km² (Arispe *et al.*, 2008). Dentro de la familia, también se observa que las especies trepadoras y arborícolas (e.g., *Potos* y *Bassaricyon*), cubren menos terreno sobre el suelo y tienen un *home range* relativamente menor que, por ejemplo, *Procyon* y *Nasua* que se trasladan más sobre el suelo, ocupando una gran variedad de ambientes. Adicionalmente, se ha reportado que individuos de *Nasua* que viven en bosques tropicales

presentan áreas menores respecto a aquellos que viven en montañas áridas (Wilson y Mittermeier, 2009).

II.1.1. Aspectos sistemáticos generales

La filogenia de los prociónidos actuales ha sido muy discutida en las últimas décadas, con muchos debates respecto a los taxones y al número de especies que comprende la familia Procyonidae.

La relación con otras familias de arctoideos también ha sido un tema de debate, en particular en relación a las distintas propuestas filogenéticas sobre la posición de la especie *Ailurus fulgens* (panda rojo). Esta especie fue considerada como Procyonidae (e.g., Mivart, 1885; Davis, 1964; Ahrens, 2012), Ursidae (e.g., Ginsburg, 1982; Decker y Wozencraft, 1991) o Mephitidae (e.g., Flynn *et al.*, 2000; Delisle y Strobeck, 2005), mientras que otros lo posicionaron en su propia familia Ailuridae (e.g., Wilson y Reeder, 2005; Wilson y Mittermeier, 2009). En este contexto, para este trabajo de Tesis Doctoral, esta especie no fue considerada como Procyonidae y fue posicionada dentro de su familia propia Ailuridae, siendo la hipótesis más aceptada actualmente.

Sobre la base de revisiones morfológicas y genéticas, los mapaches insulares caribeños como *Procyon maynardi* (Isla Nueva Providencia, Bahamas), *P. minor* (Guadalupe, Antillas), el extinto *P. gloveralleni* (Barbados) y *P. insularis* (Isla Tres Marías, México) han sido recientemente reconsiderados como variantes introducidas desde los Estados Unidos del mapache norteamericano (*P. lotor*). No obstante, *P. insularis* es considerado como una subespecie válida: *P. lotor insularis* (Helgen y Wilson, 2003; Helgen y Wilson, 2005). Hoy en día se reconocen solo tres especies dentro del género *Procyon*, *P. lotor*, *P. cancrivorus* y *P. pygmaeus*, siendo esta última una especie endémica en peligro de extinción de la Isla de Cozumel, México (Cuarón *et al.*, 2004; Helgen *et al.*, 2008).

La taxonomía del género *Bassaricyon*, endémico de la región Neotropical, también ha sido foco de debate durante muchos años. Recientemente, Helgen *et al.* (2013) presentaron una completa revisión taxonómica del género, estableciendo su monofilia dentro de la familia, y reconociendo cuatro especies: *B. gabbii*, *B. alleni*, *B. medius* y *B. neblina*,

esta última denominada vulgarmente “olinguito” y propuesto como taxón hermano de un linaje que comprende todas las demás especies del género.

Los análisis de las relaciones filogenéticas de los Procyonidae basadas en datos morfológicos (*e.g.*, Baskin, 1982, 1989, 2004; Decker y Wozencraft, 1991; Ahrens, 2012, 2014) difieren significativamente de aquellas inferidas a partir de datos moleculares (*e.g.*, Fulton y Strobeck, 2007; Koepfli *et al.*, 2007). Las hipótesis filogenéticas basadas en datos morfológicos dentarios, craneanos, poscraneanos y de tejidos blandos, muestran a los Procyonidae como un grupo monofilético constituido por dos clados que, según Decker y Wozencraft (1991) conforman dos subfamilias; o según Baskin (2004), dos tribus. Uno de esos clados está compuesto por *Potos* + *Bassaricyon* (Potosinae/Potosini), y el otro gran clado, por *Bassariscus* + *Procyon* + (*Nasua* + *Nasuella*) (Procyoninae/Procyonini). Además, Baskin (2004) incluye también en sus análisis tanto taxones actuales como fósiles para estudiar las relaciones dentro de la familia (Figura II.1. a y b.). Ahrens (2012) compila en su análisis filogenético caracteres morfológicos craneanos previamente empleados por Baskin (2004) junto con caracteres morfológicos inéditos, para generar una hipótesis filogenética morfológica revisada de las relaciones entre los géneros de la familia Procyonidae. Los resultados de este último análisis difieren de los árboles generados anteriormente, ya que *Bassariscus* es el taxón más basal, hermano a todos los demás miembros de taxones e incluyen a *Ailurus fulgens*, quien se anida dentro de la familia. Entonces, dos grandes clados quedan resueltos, como se ve en la figura II.1.c, uno conformado por *Ailurus* como grupo hermano de *Bassaricyon* + *Potos*, mientras que el otro, por *Procyon* + (*Nasuella* + *Nasua*).

Por otro lado, los análisis filogenéticos basados en datos moleculares (secuencias de genes nucleares y mitocondriales; Fulton y Strobeck, 2007; Koepfli *et al.*, 2007) de las especies actuales dieron como resultado a *Potos flavus* como el taxón hermano a todas las demás especies de la familia, un clado compuesto por *Bassaricyon* + *Nasua* y otro clado hermano compuesto por *Procyon* + *Bassariscus* (Figura II.2.); llamativamente los autores excluyen a *Nasuella* de sus análisis.

La incongruencia entre los árboles moleculares y morfológicos podría surgir, en parte, del sesgo dado por convergencia adaptativa en caracteres morfológicos (Koepfli *et al.*, 2007). Algunos autores sugieren que en los prociónidos (*e.g.*, Fulton y Strobeck, 2007;

Koepfli *et al.*, 2007) así como en otros grupos (*e.g.*, Wiens *et al.*, 2003), muchas de las adaptaciones ecológicas pueden generar confusiones en los análisis cladísticos basados en matrices ecológicas y agrupan especies por adaptaciones convergentes a un ambiente o hábito de vida, *e.g.* adaptaciones morfológicas vinculadas al hábito arbóreo como: rostro corto, visión estereoscópica, miembros cortos, cola larga, etc.; adaptaciones para una dieta frugívora: dentición bunodonta, reducción de cúspides, etc.

II.1.2. Los Procyonidae actuales

En esta sección se describen las distribuciones biogeográficas y las principales características ecológicas, funcionales y morfológicas relacionadas a cada especie actual, con énfasis en aquellas que habitan América del Sur.

***Procyon* (Storr, 1780)**

Este género incluye tres especies, *P. lotor*, *P. pygmaeus* y *P. cancrivorus*. Presentan tamaño mediano (promedio ~ 8 kg.). *Procyon lotor* es conocido como “mapache boreal” o “mapache norteamericano”, se distribuye desde Canadá hasta Panamá (Figura II.3. a); como se indicó anteriormente, ha sido introducida en varios países de Europa y en Asia (Lotze y Anderson, 1979). Esta especie es la mejor estudiada de la familia, presenta un pelaje largo, de aspecto grisáceo, una “máscara” facial marrón y negra delimitada claramente de sus áreas adyacentes de color blanquecino, y una cola con cinco a siete anillos de color marrón oscuro que se alternan con pelos más claros (Lotze y Anderson, 1979). El promedio de masa corporal es de 6,4 kg. (Jones *et al.*, 2009). Habita una amplia variedad de ambientes, principalmente cercanos a arroyos, ríos, humedales, y además son los únicos dentro de la familia que prosperan en zonas urbanas (Wilson y Mittermeier, 2009). Su dieta es omnívora y de tipo oportunista, incorporando una amplia cantidad de ítems, mayormente frutas, frutos secos, invertebrados, peces, y también pequeños vertebrados terrestres (Larivière, 2004a). Algunos individuos en zonas urbanas, o peri-urbanas, consumen alimentos que encuentran removiendo la basura (Wilson y Mittermeier, 2009). Son primariamente nocturnos, aunque pueden encontrarse activos ocasionalmente durante el día (Urban, 1970). Las patas delanteras son utilizadas para asir y manipular objetos, aunque lo hacen con las dos manos

a la vez (McClearn, 1992). Presentan el conocido comportamiento de “lavado” documentado por Lyall-Watson (1963) quien describió varios patrones de acción para esta conducta, como por ejemplo: frotamiento, localización, manipulación, sumersión; no obstante, concluye que esta conducta no se corresponde con un “lavado”, sino más bien para la búsqueda del alimento utilizando el sentido del tacto de sus patas anteriores. Pasan mucho tiempo sobre el suelo, pero además son hábiles trepadores. Los miembros anteriores son semi-plantígrados mientras que los posteriores plantígrados (McClearn, 1992). El *home range* en general se encuentra condicionado por muchas variables, como sucede en la mayoría de los organismos (*e.g.*, edad, temperatura/clima, ambiente, tamaño corporal; Gittleman y Harvey, 1982; Mysterud *et al.*, 2001). El *home range* de *P. lotor* cambia de acuerdo a las estaciones del año y si incluye o no zonas urbanas. Los individuos de áreas urbanas y suburbanas presentan un *home range* más pequeño (0,2 - 0,5 km²) que el de los individuos de áreas rurales/silvestres (0,7 - 1,8 km²) (Harestad y Bunnell, 1979).

La especie endémica de la isla Cozumel, *P. pygmaeus* conocido vulgarmente como “mapache de Cozumel” o “mapache pigmeo”, es de tamaño menor en comparación con las otras especies del género (~ 3 kg., Jones *et al.*, 2009; Figura II.3.b). Si bien presenta una estrecha relación con *P. lotor*, debido a que comparte similitudes morfológicas (*e.g.*, pelaje externo; Villa-Meza *et al.*, 2011), el tamaño del cuerpo y los caracteres craneales han sido suficientes para considerar a *P. pygmaeus* una especie distinta (Merriam, 1901; Goldman y Jackson, 1950; Jones y Lawlor, 1965; McFadden, 2004; García-Vasco, 2005). Los hábitos de vida de *P. pygmaeus* han sido muy poco estudiados. Esta especie prefiere manglares y áreas arenosas, pero también se puede encontrar en bosques semi-decíduos y sub-decíduos, bosques tropicales y áreas agrícolas. Además, algunos individuos pueden habitar áreas cercanas a asentamientos humanos (Larivière, 2004a; Wilson y Mittermeier, 2009). Generalmente son solitarios, aunque a veces se los encuentra formando grupos familiares (Villa-Meza *et al.*, 2011). Sus miembros son plantígrados a semi-plantígrados. La dieta se compone principalmente de cangrejos y hormigas, seguido de frutas, otros insectos y pequeños vertebrados (McFadden *et al.*, 2006). Son mayormente nocturnos, aunque no es raro verlos durante el día. Se ha documentado que pueden trepar fácilmente los árboles (Villa-Meza *et al.*, 2011).

La especie sudamericana *P. cancrivorus* es conocida vulgarmente como “aguará popé”, “osito lavador”, “mayuato” y “mão-pelada”, entre otros nombres. Si bien es muy semejante a *P. lotor*, se diferencia principalmente de este último por presentar un tamaño corporal un poco mayor (*P. cancrivorus* ~8,5 kg.; Canevari y Vaccaro, 2007), un pelaje más corto y por evitar los ambientes urbanos. Se distribuye desde Costa Rica abarcando casi todo el norte y Centro de Sudamérica (excepto en zonas cordilleranas), al este de Paraguay, norte de Uruguay, y en Argentina, en las provincias del norte, centro, hasta noreste de la provincia de Buenos Aires (Canevari y Vaccaro, 2007; Wilson y Mittermeier, 2009) (Figura II.3.b). Ocupa una amplia variedad de ambientes, incluyendo selvas, bosques, sabanas y pastizales, siempre cercanos a cuerpos de agua. En Argentina habitan las eco-regiones Chaco Húmero, Chaco Seco, Espinal, Monte de Sierras y Bolsones, selva Paranaense, Puna y Yungas (Díaz y Lucherini, 2006).

A pesar de la amplia distribución geográfica de *P. cancrivorus*, existe poca información sobre su comportamiento, hábito de vida y estado de conservación. El rango de masa corporal para los adultos varía entre 7 – 10 kg (Canevari y Vaccaro, 2007), se alimentan principalmente de pequeños invertebrados acuáticos (cangrejos, caracoles) y vertebrados pequeños, tales como ranas y peces, y en menor medida también ingieren insectos, pequeñas aves, frutos y semillas. Muchas veces se lo ha visto “lavando” su comida, de ahí su nombre vulgar “osito lavador”. Esta actividad fue ampliamente estudiada en la especie *P. lotor* (Lyall-Watson, 1963), y como ya fue mencionado anteriormente, se encuentra más relacionada con el sentido del tacto que con el lavado de sus alimentos. Son nocturnos y mayoritariamente solitarios (se los han visto en parejas o grupos pequeños). Pasan el día refugiados en los árboles o entre el pastizal, y despliegan su actividad al atardecer, durante la noche y en las primeras horas de la mañana. Los machos suelen ser de mayor tamaño que las hembras (Canevari y Vaccaro, 2007).

Las extremidades de *P. cancrivorus* están bien adaptadas para andar sobre el suelo, pero también son hábiles trepadores, aunque menos arborícolas que *P. lotor*, y en ocasiones pueden nadar (Canevari y Vaccaro, 2007, Wilson y Mittermeier, 2009). Sus miembros son relativamente alongados, en comparación con otras especies de la familia, y presentan gran habilidad y sensibilidad en sus patas delanteras, las cuales utilizan para manipular y buscar su alimento, haciéndolo en general en las orillas de ríos y lagunas. Al igual que *P. lotor*, el

miembro anterior presenta una postura semi-plantígrada, mientras que el posterior es plantígrado. Durante la marcha, la columna queda flexionada, presentando una forma arqueada del dorso (McClearn, 1992). Además, pueden adoptar postura bípeda al momento de la búsqueda del alimento, en donde apoyan el peso entre las patas traseras (McClearn, 1992).

Pocos estudios se han realizado respecto al *home range*, Arispe *et al.* (2008) reportaron, para la eco-región Bosque Seco de las tierras bajas de Bolivia o Bosque Chiquitano, un rango de 0,7 a 4,2 km² y área de acción mínima de 0,28 a 1,97 km².

***Nasua* (Storr, 1780)**

Dentro de este género se encuentran dos especies de tamaño mediano a chico (~ 4,5 kg.) y con distribución disyunta: *N. narica* ocupa ambientes desde el suroeste de los Estados Unidos hasta Panamá, y en parte llega a Ecuador; mientras que *N. nasua* se distribuye ampliamente en América del Sur (Figura II.4.).

La especie *N. nasua* se conoce vulgarmente como “coatí” o “coatí sudamericano”. El pelaje presenta una coloración marrón clara y el hocico marrón o gris oscuro (Gompper y Decker, 1998). *Nasua nasua* se distribuye en Colombia, Venezuela, gran parte de Brasil, Uruguay y norte de Argentina, mientras que fue introducida en 1935 en Chile (Islas Robinson Crusoe y Juan Fernández) (Pine *et al.*, 1979). Viven en todo tipo de áreas boscosas como selvas, selvas nubladas, bosques chaqueños y selvas en galerías; desde el nivel del mar hasta los 2.500 m.s.n.m. En Argentina habita las provincias de Chaco, Formosa, Jujuy, Salta, Misiones, Santa Fe y Corrientes (Gompper y Decker, 1998, Carnevari y Vaccaro, 2007), las cuales incluyen las eco-regiones como el Chaco Húmedo, Monte de Llanuras y mesetas, selvas Paranense y Yungas (Díaz y Lucherini, 2006).

Entre los ítems incluidos en la dieta omnívora de *N. nasua* se encuentran las frutas e invertebrados terrestres que son localizados y atrapados mediante la combinación del sentido del olfato junto a la sensibilidad táctil que presenta su hocico, así como la capacidad de excavar pequeños hoyos sobre el suelo o retirar la corteza de los árboles (McClearn, 1992; Gompper y Decker, 1998). Como se mencionó anteriormente, *Nasua* es el único género de la familia que presenta hábitos diurnos, y durante la noche duermen sobre los árboles

(Wilson y Mittermeier, 2009). Sin embargo, el ojo de *N. nasua* presenta un *tapetum lucidum*, una capa de tejido que mejora la visión en condiciones de escasa luminosidad (Gompper y Decker, 1998; Ollivier *et al.*, 2004), lo que podría estar indicando que la actividad diurna pudo haber evolucionado desde un ancestro común nocturno para la familia (Gompper y Decker, 1998). Si bien los machos adultos suelen ser solitarios, los inmaduros y las hembras viven en grupos de más de 30 individuos (Crespo, 1982; Schaller, 1983; Emmons, 1990). Este comportamiento posiblemente reduzca el riesgo de predación por parte de yagareté, pumas, ocelotes, etc. El dimorfismo sexual, como en todos los demás prociónidos, principalmente se evidencia en el mayor tamaño que presentan los machos respecto a las hembras, alcanzando en algunos casos, el doble de masa corporal. Además, también presentan dimorfismo sexual en la dentición, las hembras presentan caninos más pequeños y redondeados mientras que los machos presentan caninos más desarrollados y puntiagudos (Pieri *et al.*, 2011).

Sus miembros anteriores y posteriores son cortos y robustos. Estos están morfológicamente adaptados para trepar en los árboles y para cavar agujeros, raspar o despedazar troncos en busca de invertebrados (McClearn, 1992). Además, a diferencia de lo observado en otras especies de prociónidos e incluso en muchos otros Carnívora, la fíbula se encuentra fusionada por su epífisis proximal a la tibia, pero no distalmente, lo que seguramente le provea un origen rígido para músculos encargados del movimiento del pie, permitiéndole libertad de movimientos en el autopodio (Barnett y Napier, 1953). La extensión, abducción o uso independiente de los dígitos, a diferencia de *Procyon*, es escasa a nula (McClearn, 1992).

Estudios realizados respecto al *home range* en el bosque tropical pluvial del Atlántico en Brasil, determinaron para grupos de individuos de *N. nasua*, un rango de 4,5 - 5,4 km² (Beisiegel y Mantovani, 2006). Otros estudios han establecido un rango menor, de 0,9 - 1,41 km² (Alves-Costa y Eterovick, 2007).

La especie *N. narica* conocida como “coatí de nariz blanca” o “pizote”, presenta características muy similares a las de *N. nasua*. Se diferencian externamente por la coloración del pelaje, *N. narica* presenta una coloración marrón a rojiza dorsalmente y amarilla a marrón oscura ventralmente, siendo el hocico y la zona ventral del cuello blanca.

Presenta un promedio de masa corporal de 4,6 kg. (Jones *et al.*, 2009). Habitan zonas boscosas secas y húmedas, desde el nivel del mar hasta altitudes muy elevadas (Gompper, 1995). La dieta está basada principalmente en invertebrados y frutas, aunque pequeños vertebrados y carroña son consumidos cuando están disponibles (Gompper, 1995). Presentan hábitos diurnos (Gompper, 1995) y las hembras son muy gregarias, hábito que posiblemente reduzca la predación sobre los juveniles por parte de los machos u otros predadores (Wilson y Mittermeier, 2009). Son hábiles cavadores y utilizan esta práctica para la búsqueda de alimento en el suelo, hojarasca y sobre la corteza de los árboles. Si bien son terrestres, son habilidosos trepadores y pueden ser considerados bastante arborícolas a comparación de otros Carnívora de tamaño similar. Pasan la noche durmiendo sobre los árboles donde también se alimentan. El *home range* es más grande en latitudes más áridas que en los trópicos, aunque el rango para *N. narica* es de 0,33 a 13,5 km² (Gompper, 1995; Wilson y Mittermeier, 2009).

McClearn (1992) ha hecho un minucioso estudio respecto a la locomoción y postura tanto en *N. nasua*, como en *N. narica*. Sus resultados demostraron que son animales terrestres, que pueden desarrollar un trote en muy corta distancia y son muy buenos trepadores, aunque no muy elegantes en lo que refiere a la destreza de la locomoción sobre los árboles. Debido a esta pobre agilidad, a que son animales de tamaño relativamente grande, y a que buscan parte de su alimento y refugio sobre los árboles, deben utilizar ramas de diámetro relativamente grandes y texturas específicas (McClearn, 1992). También se ayudan trepando a lianas o árboles adyacentes con superficies horizontales o semi-horizontales utilizando sus fuertes garras. Los miembros anteriores y los posteriores de *Nasua* presentan una postura plantígrada. Cuando trepan árboles grandes, sus autopodios posteriores se invierten parcialmente, quedando sus plantas dispuestas sobre la superficie del tronco o ramas y por debajo de su cuerpo; mientras que las patas anteriores rodean el tronco del árbol. Cuando descienden pueden hacerlo cabeza abajo y con el autopodio del miembro posterior invertido de manera parcial (Jenkins y McClearn, 1984; McClearn, 1992). Si bien pueden mantener la postura bípeda durante la alimentación, lo hacen por un período muy corto de tiempo, sin tener la capacidad de poder trasladarse de esta manera (McClearn, 1992), como si puede hacerlo *Procyon*.

***Nasuella* (Hollister, 1915)**

Este género fue reconocido por mucho tiempo como monotípico, con la única especie *Nasuella olivacea*. Los resultados de estudios morfológicos y moleculares llevados a cabo por Helgen *et al.* (2009) han demostrado que existen dos linajes representados por especies distintas de “coatíes de montaña”, distribuidas únicamente en zonas montañosas de 1.300 – 4.250 m.s.n.m. Uno de estos linajes corresponde a *Nasuella meridensis* (Thomas, 1901), endémico de los Andes de Venezuela; y el otro a *N. olivacea*, distribuido en los Andes de Colombia y Ecuador (Figura II.5.). Además, también hacen referencia a la relación estrecha entre *Nasuella* y los otros coatíes del género *Nasua*.

Las dos especies del género presentan escasas diferencias morfológicas: en la coloración del pelaje (de verde oliva pálido en *N. meridensis* a pieles más oscuras y rojizas en *N. olivacea*) y cráneo-dentarias (tamaño y proporción de los dientes, extensión del paladar respecto a los dientes, configuración del dentario). Debido a las restricciones geográficas de *Nasuella*, el conocimiento de sus hábitos ecológicos es muy escaso, por lo que se darán a conocer aquellas características correspondientes a la especie *N. olivacea*.

La morfología externa de *Nasuella olivacea* es semejante a la de *Nasua nasua* aunque es de menor tamaño (1 – 1,5 kg.); además, su hocico es más alargado, flexible, triangular y su extremo anterior está desprovisto de pelo. *Nasuella olivacea* habita bosques montañosos o nubosos y los páramos de los Andes, donde buscan activamente su alimento y refugio. Si bien esta especie presenta distribución disyunta con *Nasua nasua*, estudios recientes (González-Maya *et al.*, 2015) confirman la simpatria de ellas, debiéndose posiblemente a que presentan algunas características ecológicas similares.

Respecto a la dieta, se sabe que son primariamente insectívoros y frugívoros, aunque ocasionalmente pueden ingerir vertebrados y carroña (Balaguera-Reina *et al.*, 2009). Muestran un comportamiento gregario, formando grupos conformados por hembras y machos juveniles, comúnmente de pocos individuos, entre 6-9 (Rodríguez-Bolaños *et al.*, 2003; Arias-Alzate *et al.*, 2014). Presentan miembros cortos, plantígrados y garras largas y curvas.

El *home range* estimado para un macho adulto fue de 1,1 km² (Arias-Alzate *et al.*, 2014).

***Potos* (Geoffroy Saint-Hilaire y Cuvier, 1795)**

Este género es monotípico, conteniendo solo a la especie *Potos flavus*. Vulgarmente se los conoce como “kinkajú”, “perro de monte” o “cuchi cuchi”. Los individuos son de tamaño pequeño (~3 kg.; Larivière, 2004a) y se distribuyen ampliamente desde el sur de México, por toda América Central, llegando hasta el centro, norte y noreste de América del Sur (Ford y Hoffmann, 1988) (Figura II.6.). Externamente son muy semejantes a los olingos (*Bassaricyon*), pero se diferencian de estos, principalmente por el pelaje (*e.g.*, más lanudo) y por presentar una cola prensil (Ford y Hoffmann, 1988; Wilson y Mittermeier, 2009). Viven sobre la vegetación de varios tipos de bosques tropicales, como por ejemplo bosque lluvioso, bosque seco, selvas en galerías; ocupando áreas desde niveles sobre el mar hasta por encima de 2.500 m.s.n.m. (Wilson y Mittermeier, 2009). La dieta de *Potos* es omnívora, entre los ítems incorporados se encuentran mayormente las frutas, aunque también la miel, insectos, hojas y brotes (Ford y Hoffmann, 1988; McClearn, 1992; Kays, 1999; Wilson y Mittermeier, 2009). Muestran hábitos exclusivamente nocturnos y pasan el día durmiendo mayormente en huecos de árboles, o en menor medida, sobre frondas de palmeras (Kays y Gittleman, 2001). Pasan la mayor parte del tiempo en que se encuentran activos solos, aunque es frecuente la formación de pequeños grupos de 2 a 5 individuos (Kays y Gittleman, 2001). Los machos generalmente son mayores que las hembras (Kortlucke, 1973).

Presentan hábitos estrictamente arborícolas, y si bien se mueven rápidamente a través de un solo árbol, el paso de uno a otro lo hacen de forma cautelosa y lenta (McClearn, 1992; Nowak, 2005). En relación a este hábito presentan una adaptación casi única entre los carnívoros: cola prensil (Youlatos, 2003), acompañada de otras adaptaciones compartidas con otros mamíferos, como por ejemplo postura agazapada, donde el centro de masa se ubica cercano al sustrato (Cartmill, 1985), completa reversión del autopodio posterior (Jenkins y McClearn, 1984), número alto de vertebrae caudales y robustez de los procesos vertebrales (Ford y Hoffmann, 1988; Youlatos, 2003). Durante la alimentación pueden adoptar posturas suspendidas, colgando de las ramas de los árboles con sus patas posteriores y su cola prensil,

o sentados sobre las ramas, exhibiendo una postura bípeda y dejando las manos libres para la manipulación de alimentos (McClearn, 1992).

El *home range* de la especie es 0,1 a 0,5 km², siendo los machos quienes presentan mayor extensión del mismo (Wilson y Mittermeier, 2009); en Veracruz, México, Estrada y Coates-Estrada (1985) estimaron un valor de 0,8 km².

***Bassaricyon* (Allen, 1876)**

Este género comprende cuatro especies llamadas vulgarmente “olingos”: *B. gabbii*, de América Central; *B. alleni*, en sectores al este de los Andes (cis-andina); *B. medius* habitando sectores al oeste de los Andes (trans-andina); y *B. neblina*, endémica de los bosques nubosos de los Andes (Figura II.7.). Todas presentan tamaño pequeño: 0,7 a 2 kg. (Helgen *et al.*, 2013).

La mayoría de las especies habitan bosques tropicales y subtropicales de baja a media elevación (≤ 2.000 m.s.n.m.), mientras que *B. neblina* se distribuye en ambientes que van desde 1.500 a 2.750 m.s.n.m. Pueden vivir en simpatria con *Potos flavus* en los bosques tropicales, excepto en el norte de América Central y centro-este de América del Sur, donde se encuentra *Potos* únicamente (Poglayen-Neuwall, 1966; Nowak, 2005; Wilson y Mittermeier, 2009; Kays, 2000). Sin embargo, en situaciones de competencia, *Potos* parece ser más dominante (Prange y Prange, 2009).

Las especies de *Bassaricyon* presentan diferencias cráneo-dentarias, pero pocas características morfológicas que los diferencien externamente. Estas incluyen, especialmente, variaciones de tamaño corporal, coloración y longitud del pelaje, longitud relativa de la cola y de las orejas (Helgen *et al.*, 2013). Presentan pelaje grueso y suave, de coloración marrón a grisaseo y más claro en el vientre, sus largas colas a veces pueden ser suavemente anilladas (Prange y Prange, 2009; Wilson y Mittermeier, 2009)

El conocimiento de los hábitos de vida de las especies incluidas en este género es escaso, debido a que han sido pobremente estudiadas. Todas son arborícolas, los individuos son ágiles, excelentes trepadores y activos (Nowak, 2005). La dieta es omnívora, consumiendo principalmente frutas y secundariamente insectos, pequeños mamíferos y aves

(e.g., pequeños roedores, lagartos, aves, insectos), y para el caso de *B. gabbi* néctar (Larivière, 2004a); Kays (2000) sugiere que son más carnívoras que *Potos*. Se ha reportado que *Bassaricyon alleni* es altamente arborícola, pero también se mueve sobre el suelo en espacios abiertos (Poglayen-Neuwall, 1973). Son nocturnos, y en general son activos desde el atardecer hasta el amanecer (Poglayen-Neuwall, 1973; Wilson y Mittermeier, 2009; Helgen *et al.*, 2013).

Se sabe muy poco respecto al comportamiento social de las especies de *Bassaricyon* en estado salvaje, pero se los considera solitarios (Kays, 2000). Algunas especies, como *B. neblina* y *B. medius*, pueden presentar distribución simpátrica al oeste de los Andes ecuatorianos (Helgen *et al.*, 2013).

Sus extremidades son anchas, plantígradas, con garras cortas y curvas, y usan su cola no prensil como órgano de balance (Polly y Macleod, 2008; Prange y Prange, 2009).

Presentan un *home range* similar al de *Potos*, que va desde 0,2 a 0,5 km² (Wilson y Mittermeier, 2009).

***Bassariscus* (Coues, 1887)**

Este género comprende dos especies *B. astutus* “ringtail” “cacomixtle” y *B. sumichrasti* “cacomixtle meridional”, distribuidas en América del Norte y Central, respectivamente, y presentando un ligero solapamiento geográfico (Figura II.8.). Ambas especies son de tamaño pequeño (~1 kg; Jones *et al.*, 2009), pero manifiestan características externas que los diferencian, como por ejemplo en el tamaño de las orejas (mayor en *B. astutus*), en la coloración del pelaje (mayor contraste en las marcas faciales y de la cola en *B. astutus*) y en el tamaño de la cola (distintivamente larga en *B. sumichrasti*) (Poglayen-Neuwall y Toweill, 1988).

Bassariscus astutus habita una gran variedad de ambientes con o sin árboles, caracterizados principalmente por afloramientos rocosos, tales como cañones, bosques montanos de coníferas, zonas tropicales secas, desiertos e incluso en pequeñas reservas urbanas naturales (Wilson y Mittermeier, 2009). Por otro lado, *B. sumichrasti* habita desde bosques húmedos de tierras bajas hasta unos 2.700 m.s.n.m. La dieta de *B. astutus* es más

amplia que la de *B. sumichrasti*, incluyendo pequeños animales (roedores, aves, reptiles) y frutas; mientras que el segundo consume principalmente cantidades similares de frutas e insectos (Wilson y Mittermeier, 2009). Ambas especies son estrictamente nocturnas, aunque hay registros de vocalización de *B. sumichrasti* durante el día. En general son solitarios con escasa sociabilidad, principalmente entre machos y hembras, y en menor medida, entre machos (Wilson y Mittermeier, 2009). Muestran especializaciones morfológicas asociadas con el trepado tanto a árboles como a rocas, por ejemplo, la morfología del autopodio posterior le permite rotarlo externamente hasta casi 180°, permitiéndoles un rápido descenso en sustratos rocosos, arbóreos, en acantilados, sobre bordes de riscos estrechos y ramas delgadas, incluyendo además el uso de garras semi-retractiles (Trapp, 1972). *Bassariscus astutus* es la única especie de prociónido que presenta garras semi-retráctiles, mientras que los demás prociónidos, incluso de *B. sumichrasti*, presentan garras no retráctiles (Poglayen-Neuwall y Toweill, 1988).

Los reportes del *home range* son variados, van desde 0,05 km² hasta 1,38 km² (Lacy, 1983).

II.1.3. Los Procyonidae fósiles

Si bien en la actualidad la familia Procyonidae se restringe al continente americano, su distribución geográfica fue más amplia durante el pasado (Figura II.9.a). Los registros más antiguos corresponden a la especie †*Pseudobassarig riggsi* Pohle 1917, proveniente de la fase temprana del Oligoceno tardío (Luterbacher *et al.*, 2004) de Francia (Wolsan, 1993; Wolsan y Lange-Badre, 1996; Fulton y Strobeck, 2007; Koepfli *et al.*, 2007). Esto coincide con el tiempo de divergencia de los clados hermanos Procyonidae y Mustelidae, estimado a partir de análisis genéticos en unos 29,02 ±1,13 Ma. (Yonezawa *et al.*, 2007). Diversos registros en Europa sugieren que esta familia habría sido diversa hace unos 25-18 Ma., aunque esos taxones se extinguieron sin quedar ningún representante en la actualidad (Wilson y Mittermeier, 2009).

Los primeros registros en el continente americano corresponden al Mioceno temprano en América del Norte, donde experimentaron una radiación adaptativa que dio

origen a un gran número de géneros, incluyendo a los linajes actuales (Baskin, 1982, 1998; Koepfli *et al.*, 2007). El registro fósil indica que los Procyonidae habrían ingresado a América del Sur, provenientes de América del Norte, en al menos dos eventos separados (Prevosti y Soibelzon, 2012; Forasiepi *et al.*, 2014). El primer acontecimiento migratorio, habría ocurrido durante el Mioceno tardío (~7 Ma.) (Reguero y Candela, 2011; Prevosti y Soibelzon, 2012; Forasiepi *et al.*, 2014; Cione *et al.*, 2015; Tarquini *et al.*, 2016), antes de que el istmo de Panamá hubiese emergido completamente (~2,8 Ma.; O’Dea *et al.*, 2016), correspondiendo a la primera etapa del complejo evento faunístico *GABI*, denominado *proto-GABI* (Cione *et al.*, 2015). Estos primeros prociónidos fueron denominados "Late Island hoppers" por Simpson (1950) o "Heralds" por Webb (1985). El segundo evento habría ocurrido varios miles de años luego de la extinción de los primeros, durante el Pleistoceno tardío, cuando se registran en América del Sur los géneros *Procyon* y *Nasua* por primera vez (véase Webb, 1985; Lessa *et al.*, 1998; Soibelzon *et al.*, 2010; Rodríguez *et al.*, 2013 y artículos allí citados).

Evidencias palinológicas en distintas localidades de Panamá sugieren para el Mioceno temprano la existencia de un bioma dominado por bosques pluviales tropicales y bosques de montaña, contrariamente a los ambientes secos y abiertos que algunos estudios previos han propuesto (Jaramillo *et al.*, 2014). En el transcurso del intervalo 10 – 3,5 Ma., hubo un intercambio intermitente de aguas poco profundas entre el Pacífico y el Caribe, mejorando considerablemente la dispersión de la biota en ese paso (Coates *et al.*, 2004; Jaramillo *et al.*, 2014).

El evento inicial de migración de los Procyonidae estuvo protagonizado por un linaje monofilético extinto y endémico de América del Sur, denominado por Patterson y Pascual (1968, 1972) y luego por Baskin (2004), como "grupo *Cyonasua*" [Mioceno tardío – Pleistoceno temprano] (Figura II.9.c.) (Berman, 1994; Soibelzon y Prevosti, 2007, 2012; Soibelzon, 2011; Forasiepi *et al.*, 2014).

De los seis géneros que fueron nombrados para este grupo (†*Amphinassua* Mercerat, †*Cyonasua* Ameghino, †*Oligobunis* Burmeister, †*Pachynassua* Rovereto, †*Brachynassua* Ameghino y Kraglievich y †*Chapalmalania* Ameghino), actualmente solo dos son considerados como válidos: †*Cyonasua* y †*Chapalmalania*. El "grupo *Cyonasua*" se

caracteriza principalmente por su morfología cráneo-dentaria: rostro corto, mandíbula profunda, I3 expandido, P4 triangular con hipocono ausente, parastilo reducido a ausente y metacono reducido, M1 y M2 con hipocono muy reducido a ausente (Baskin, 2004).

La validez taxonómica de los nombres de las especies incluidas en el “grupo *Cyonasua*” no ha sido hasta la fecha objeto de un análisis exhaustivo. Se conocen unas diez especies formalmente nominadas incluidas en †*Cyonasua*: †*C. argentina* Ameghino, 1885; †*C. brevirostris* (Moreno y Mercerat, 1891); †*C. longirostris* (Rovereto, 1914); †*C. pascuali* Linares 1981; †*C. groeberi* Kraglievich y Reig, 1954; †*C. lutaria* (Cabrera, 1936); †*C. clausa* (Ameghino, 1904a); †*C. robusta* (Rovereto, 1914); †*C. argentinus* (Burmeister, 1891) y †*C. meranii* (Ameghino y Kraglievich, 1925). Mientras que †*Chapalmalania* agrupa dos especies: †*Ch. orthognata* Ameghino, 1908a y †*Ch. altaefrontis* Kraglievich y Olazabal, 1959 (Soibelzon, 2011).

Como se adelantó más arriba, el registro fósil indica que un segundo evento de inmigración desde América del Norte hacia América del Sur habría ocurrido mucho después de la completa conexión física entre las Américas, probablemente durante el Pleistoceno tardío. Este segundo evento está representado por la entrada de los taxones actuales sudamericanos *Procyon* y *Nasua* (con registro fósil) y probablemente *Nasuella*, *Bassaricyon* y *Potos* (no registrados como fósiles) (Paula-Couto, 1970; Soibelzon *et al.*, 2010; Rodriguez *et al.*, 2013). Estudios moleculares sobre los tiempos de divergencia entre los géneros *Procyon* y *Nasua* indican que el evento se produjo con mucha anterioridad, demostrando posiblemente un sesgo en el registro fósil (Koepfli *et al.*, 2007; Eizirik *et al.*, 2010; Forasiepi *et al.*, 2014).

II.1.3.1. El caso de †*Parahyaenodon argentinus* y †*Tetraprothomo argentinus*

La especie †*P. argentinus* Ameghino 1904a, cuyo holotipo (MACN-PV 8073) procede de la Fm. Monte Hermoso (Mioceno tardío – Plioceno temprano), fue descrita por Ameghino sobre la base de elementos dentarios (dos caninos, un premolar, un incisivo) y poscraneanos (varios elementos del autopodio, un fragmento de la pelvis y dos vértebras caudales), como un Hyaenodontidae (Eutheria, Creodonta). Posteriormente, diferentes autores (Rovereto, 1914; Kraglievich, 1934; Ringuelet, 1966; Marshall, 1978) han considerado a †*P. argentinus* como un Metatheria e incluso muchos de ellos lo posicionaron

dentro de los Borhyaenidae (Sparassodonta). En una nueva revisión del único ejemplar y holotipo de la especie, realizada por Forasiepi *et al.* (2007), es reasignado a la familia Procyonidae por compartir varias características tanto dentarias como poscraneanas con *Procyon cancrivorus*, y presentar similitudes con los integrantes del “grupo *Cyonasua*”; los autores no lo sinonimizan con ninguno de los nombres disponibles, sino que conservan el nombre genérico †*Parahyaenodon*.

†*Tetraprothomo argentinus* Ameghino 1908b, es también conocido sólo por su holotipo MACN-PV 4339 (porción media distal del fémur izquierdo); el autor lo considera un “precursor del hombre” por presentar una estrecha relación morfológica con el género *Homo*, y funda la idea del origen y la evolución del hombre en América del Sur. Su posición sistemática ha sido ampliamente discutida por varios autores, considerándolo como un Felidae, Canidae, Creodonta (Hrdlicka, 1912; Rovereto, 1914) o como un Procyonidae (Bordas, 1942). Esta última asignación fue discutida por Kraglievich y Reig (1954) y Kraglievich y Olazábal (1959), quienes resaltaron la falta de comparaciones con los Sparassodonta y sugirieron la posibilidad de que †*T. argentinus* pudiera ser un representante de estos últimos. Tiempo después, Forasiepi *et al.* (2007) comparan a †*T. argentinus* con *P. cancrivorus* y encuentran caracteres compartidos: (1) trocánter menor formando un tubérculo; (2) epífisis distal antero-posteriormente gruesa; y (3) surco patelar y fosa intercondílea profundas. De esta manera, Forasiepi *et al.* (2007) proponen que †*T. argentinus* es un Procyonidae, tal como había sido propuesto anteriormente por Bordas (1942). Por tanto, los prociónidos extintos de América del Sur estarían representados por cuatro géneros válidos: †*Cyonasua*, †*Chapalmalania*, †*Parahyaenodon* y †*Tetraprothomo*. Debido a que el estudio sistemático del grupo no es el objetivo de este trabajo de Tesis Doctoral y sólo se cuenta con elementos poscraneanos para su identificación, se considerará a estos dos últimos géneros como afines a †*Cyonasua* de acuerdo a las propuestas realizadas con anterioridad por Forasiepi *et al.* (2007) (asignan a †*P. argentinus* a Procyonidae y, dentro de la familia, al “grupo †*Cyonasua*”), y de acuerdo a observaciones propias acerca de las características compartidas con este último género, tanto morfológicas (incluyendo tamaño corporal) como de procedencia temporal.

II.1.3.2. Distribución temporal y geográfica de los prociónidos fósiles de América del Sur

Registro fósil del “grupo *Cyonasua*” y especies afines

Los registros fósiles de estos taxones endémicos de América del Sur se encuentran principalmente en Argentina, aunque también en unas pocas localidades de Perú, Venezuela y Colombia.

El registro más antiguo de la familia Procyonidae en América del Sur corresponde al Mioceno tardío (FMNH-P 14451 †*Cyonasua* sp.) de la Fm. Andalhuala aflorante en Puerta de Corral Quemado, Catamarca (Figura II.9.b. n°1). El ejemplar fue hallado inmediatamente por debajo una toba datada por Marshall *et al.* (1979) en ~6,68 Ma. y por Latorre *et al.* (1997) en 7,14 Ma. Este "dato de primera aparición" (de la sigla en inglés FAD) indicaría la base de la biozona de asociación †*Cyonasua brevirostris*, la cual se extiende hasta aproximadamente los 6 Ma. (Marshall y Patterson, 1981; Reguero y Candela, 2011; Bonini, 2014). En Catamarca también se registran los ejemplares tipo de las especies †*C. brevirostris* (Moreno y Mercerat, 1891), †*C. longirostris* (Rovereto, 1914) y †*C. robusta* (Rovereto, 1914) (Figura II.9.b. n°2). Estos autores posicionan a los ejemplares pertenecientes a estos taxones en una unidad denominada “Fm. Araucana” ó “Araucanense”, la cual carece de datos estratigráficos precisos y abarcaría niveles de antigüedades que se encontrarían entre los 9 y los 3,6 Ma. (Mioceno tardío – Plioceno tardío) (Bonini, 2014; Bonini *et al.*, 2017). En el límite Mioceno tardío – Plioceno se registra †*Chapalmalania cf. altaefrontis* en la Fm. Andalhuala, Puerta de Corral Quemado, Catamarca (Figura II.9.b. n°3).

Además, para el Mioceno tardío se registra †*Cyonasua groeberi* Kraglievich y Reig, 1954 en sedimentos "Araucanenses" de la localidad Las Playas, Córdoba (Figura II.9.b. n°4); †*Cyonasua* sp. en la Fm. Maimará, Quebrada de Humahuaca, Jujuy (Reguero y Candela, 2008) (Figura II.9.b. n°5); †*Cyonasua* sp. en la Fm. Cerro Azul y “Epecuen”, Salinas Grandes de Hidalgo, La Pampa (Goin *et al.*, 2000) (Figura II.9.b. n°6 y 7); †*Cyonasua pascuali* Linares 1891 en la Fm. Huayquerías, Mendoza (Figura II.9.b. n°8); †*Cyonasua argentina* Ameghino 1885 y †*Cyonasua argentinus* (Burmeister, 1891) en sedimentos “Mesopotamienses” en el “Conglomerado osífero”, Fm. Ituzaingó, en Entre Ríos (Soibelzon y Bond, 2013) (Figura II.9.b. n°9).

En sedimentos correspondientes al período Mioceno tardío - Plioceno temprano, se registra †*Cyonasua clausa* (Cabrera, 1936) en la Fm. Monte Hermoso, al SE de la provincia de Buenos Aires (Figura II.9.b. n°10). En la misma formación también se registran †*Parahyaenodon argentinus* Ameghino 1904a y †*Tetraprothomo argentinus* Ameghino, 1908b (Figura II.9.b. n° 11 y 12). Para estas mismas edades, McDonald y de Muizon (2002) mencionan para la Fm. Pisco, Perú, restos poscraneanos aislados, los cuales han sido asignados como Procyonidae, aunque sin especificar género o especie (Figura II.9.b. n°13). Además, durante el Plioceno temprano se registra †*Chapalmalania altaefrontis* Kraglievich y Olazábal, 1959, en la Fm. Tunuyán, Mendoza (Figura II.9.b. n°14).

Para el Plioceno tardío, se registra †*Cyonasua lutaria* (Cabrera, 1936), como †*Chapalmalania ortognatha* Ameghino, 1908, en la Fm. Chapadmalal, al este de la provincia de Buenos Aires (Figura II.9.b. n°15 y n°16). Para este mismo período se registran tanto †*Cyonasua* sp. en la Fm. San Gregorio, Venezuela, como †*Chapalmalania* sp. en la Fm. Ware, Colombia (Forasiepi *et al.*, 2014) (Figura II.9.b. n°17 y 18).

Para el Plioceno, de los Reyes *et al.* (2013) registran signos de actividad (vestigios de mordida) sobre restos óseos de un Glyptodontidae, que podrían corresponder a †*Ch. altaefrontis*, en la Fm. El Polvorín, Olavarría, Buenos Aires (Figura II.9.b. n°19).

El registro más reciente corresponde al Pleistoceno temprano, al NE de la provincia de Buenos Aires, en “Las Toscas del Río de La Plata”, en donde se registra †*Cyonasua meranii* (Ameghino y Kraglievich, 1925) (Soibelzon *et al.*, 2008) (Figura II.9.b. n°20).

Registro fósil en América del Sur correspondiente a taxones actuales

Como fue mencionado anteriormente, de los cinco géneros actuales que habitan América del Sur, sólo *Procyon* y *Nasua* se encuentran representados en el registro fósil, en unas pocas localidades de Argentina, Bolivia y Brasil. *Procyon cancrivorus* fue hallado en el Pleistoceno tardío en Formosa, Argentina (Soibelzon *et al.*, 2010) (Figura II.9. n°21) y en varias localidades de Brasil, en Aurora do Tocantins (Rodríguez *et al.*, 2013) (Figura II.9. n°22), en cuevas de Lagoa Santa, Minas Gerais (Paula-Couto, 1970) (Figura II.9. n°23); en Bahía, Brasil (Lessa *et al.*, 1998) (Figura II.9. n°24); y en Serra da Bodoquena, Alto Ribeira, Brasil (Salles *et al.*, 2006) (Figura II.9. n°25). Estos tres últimos registros carecen de un

contexto estratigráfico confiable. En tanto, *Nasua nasua* también se ha registrado en el Pleistoceno (?) de Serra da Bodoquena (Salles *et al.*, 2006) (Figura II.9. n°26); Lagoa Santa, Minas Gerais (Paula-Couto, 1970) (Figura II.9. n°27); cuevas de Bahía (Cartelle, 1999) (Figura II.9. n°28); y en Tarija, Bolivia (Berta y Marshall, 1978) (Figura II.9. n°29), todos estos registros también sin una procedencia estratigráfica confiable. Recientemente, Ramírez *et al.* (2015) registraron un canino correspondiente a *Nasua nasua* en el Holoceno tardío, en el sitio arqueológico Arroyo Fredes, Buenos Aires, Argentina (Figura II.9. n°30).

II.1.3.3. Contexto paleoecológico y antecedentes sobre estudios paleobiológicos para los Procyonidae de América del Sur

La importancia de la reconstrucción de la paleobiología de los prociónidos fósiles de América del Sur se fundamenta en la escasez de estudios previos en la temática (Soibelzon y Prevosti, 2007, 2012; Soibelzon, 2011; Prevosti y Soibelzon, 2012), pero en mayor medida, en la importancia que conlleva comprender las cualidades que les permitieron arribar a América del Sur varios millones de años antes que las otras familias del Orden Carnivora y el rol ecológico que habrían ocupado.

América del Sur estuvo aislada de otros continentes durante la mayor parte del Cenozoico, desarrollando una fauna singular de vertebrados, una mezcla única de grupos de mamíferos con historias evolutivas particulares. Desde el punto de vista trófico, los vertebrados carnívoros estaban representados por reptiles como los Crocodylia (*e.g.*, gavialoideos, aligatoideos) y grandes serpientes (Madtsoiidae), las “aves del terror” (Phorusrhacidae) y mamíferos metaterios (Sparassodonta) (Marshall, 1977; Forasiepi *et al.*, 2007; Bona *et al.*, 2012; Prevosti *et al.*, 2013; Degrange *et al.*, 2015; Bona *et al.*, 2016). En este contexto, los Procyonidae fueron los primeros carnívoros placentarios en arribar a América del Sur desde América del Norte durante el Mioceno tardío, donde se incorporaron con éxito a las comunidades compuestas y complejas de mamíferos ya establecidas (marsupiales, xenartros, notoungulados, litopternos y astrapoterios, primates del Nuevo Mundo y roedores caviomorfos; Reig, 1981). Además, los Procyonidae fueron los únicos representantes del Orden Carnivora en América del Sur hasta el Plioceno tardío, cuando taxones pertenecientes a las familias Mustelidae y Canidae se registran por primera vez (Prevosti y Pardiñas, 2009; Soibelzon y Prevosti, 2007, 2012). La diversidad de carnívoros

permaneció baja hasta el Pleistoceno temprano-medio, cuando aumentó no sólo por taxones inmigrantes, sino por numerosos eventos de especiación local (Prevosti y Soibelzon, 2012; Soibelzon y Prevosti 2012).

En este contexto, los ya mencionados Sparassodonta, un grupo endémico de marsupiales de América del Sur, muy diverso en su dieta y tamaño corporal, muestran una tendencia hacia la disminución de su diversidad en el registro fósil durante el Mioceno tardío, finalmente extinguiéndose durante el Plioceno “medio” (~3 Ma.) (Prevosti *et al.* 2013). Debido a esto, varios autores (*e.g.*, Simpson, 1950, 1980; Patterson y Pascual, 1972; Werdelin, 1987, 2009) han propuesto que los prociónidos fueron responsables de la extinción de los Sparassodonta a través de un desplazamiento de tipo competitivo, debido a similitudes que presentaban con los prociónidos del “grupo *Cyonasua*” en cuanto al tamaño y la dieta. Por el contrario, otros autores (*e.g.*, Marshall, 1977; Forasiepi *et al.*, 2007; Zimicz, 2014) critican dicha hipótesis, sugiriendo que los Sparassodonta simplemente estaban sufriendo un declive gradual que se venía manifestando con anterioridad a la llegada de los taxones del “grupo *Cyonasua*” a América del Sur. Además, argumentan que la mayoría de estos metaterios eran hiper-carnívoros y algunos incluso eran más grandes de tamaño que †*Cyonasua*; por lo tanto, probablemente habrían ocupado nichos ecológicos diferentes e incluso, los prociónidos podrían haber sido presas de algunos Sparassodonta. Todo esto no apoyaría un escenario de reemplazo (Forasiepi *et al.*, 2007; Soibelzon, 2011; Prevosti *et al.*, 2013). Por otro lado, la ausencia de Sparassodonta omnívoros estrictos durante el Mioceno-Plioceno tardío, habría facilitado la diversificación de †*Cyonasua* y †*Chapalmalania* ocupando nichos omnívoros (Prevosti *et al.*, 2013).

†*Cyonasua* y †*Chapalmalania* presentan notables diferencias en su morfología craneodentaria y especialmente en el tamaño corporal. Ambos taxones exhiben dientes asociados con dietas omnívoras (Soibelzon y Prevosti, 2007); no obstante, Ameghino (1885) y Soibelzon (2011) infieren una dieta más carnívora para †*Cyonasua*, mientras que Berman (1994) sugiere hábitos carroñeros en †*Chapalmalania*. En relación a esta última condición mencionada, de los Reyes *et al.* (2013) han reportado evidencias que permiten inferir hábitos carroñeros para †*Chapalmalania*. Estos autores identificaron marcas sobre vértebras sacras (sinsacro) de un Glyptodontidae, las que se corresponden perfectamente con la arcada dentaria superior del ejemplar MLP 54-V-17-1 (holotipo de †*Ch. altaefrontis*) y proponen

que †*Chapalmalania* habría ocupado un nicho omnívoro, pero con una gran capacidad para el consumo de carroña, especialmente de elementos óseos. Por lo tanto, si bien estos prociénidos del “grupo *Cyonasua*” eran los únicos carnívoros placentarios en América del Sur, comprendían una diversidad considerable, y según su morfología molar, parecen haber ocupado un nicho mucho más depredador que el de los prociénidos actuales. Sin embargo, cuando llegaron otros carnívoros placentarios (mustélidos, cánidos, úrsidos), estas formas tempranas se extinguieron abruptamente. Posteriormente, cuando ingresaron los taxones de prociénidos actuales, ocuparon un nicho diferente al de †*Cyonasua* y †*Chapalmalania*.

Con respecto al tamaño corporal, las estimaciones realizadas para los prociénidos extintos con anterioridad al presente trabajo de Tesis Doctoral son muy escasas. Para el caso de †*Cyonasua*, se infirieron masas comparables a las de algunos prociénidos actuales (3 a 24 kg.), mientras que para †*Chapalmalania* los valores inferidos fueron bastante mayores y con un amplio rango (25-93 kg.). Estas se basaron en observaciones directas por comparación dimensional de los cráneos (Soibelzon y Prevosti, 2007), o a partir de medidas craneanas y dentarias, aplicando ecuaciones propuestas por Van Valkenburgh (1990) (Wroe *et al.*, 2004; Prevosti y Soibelzon, 2012, Prevosti *et al.*, 2013).

Antecedentes de estudios morfológicos poscraneos sobre los Procyonidae fósiles de América del Sur

La morfología del poscraneo de los prociénidos fósiles ha sido pobremente estudiada. Diferentes autores realizaron descripciones anatómicas breves (ver más abajo), aunque en algunos casos detalladas (*e.g.*, Ameghino, 1908b), pero todas ellas con fines sistemáticos. Si bien Kraglievich y Reig (1954) y Webb (1985) infirieron hábitos generalizados para †*Cyonasua* de acuerdo con la morfología observada en los distintos ejemplares fósiles (principalmente referida al cráneo), no se han realizado estudios de tipo morfo-funcionales y ecomorfológicos de este taxón.

Ameghino (1908b) realizó una descripción muy detallada de la morfología del fémur de †*Tetraprothomo argentinus* hallado en la Fm. Monte Hermoso. La descripción fue comparada con elementos homólogos de Primates, entre ellos con *Homo sapiens*.

Cabrera (1936) dio a conocer el holotipo de la especie †*C. lutaria* (MLP 34-VI-20-6) colectado en la costa de Miramar y describió las porciones del cráneo y dentición que diagnostican a la especie, además de una tibia y un peroné (sin figurarlos). En cuanto a la tibia, sólo hizo referencia a su semejanza con la de *Procyon*, señalando como diferencia respecto a este, una mayor curvatura de su aspecto caudo-proximal. Cuando describió las características de la fibula, lo hizo de manera errónea, ya que considera a la epífisis proximal como la distal, haciendo alusión al gran desarrollo del maléolo. En el mismo trabajo, describe otro ejemplar (MLP 35-X-4-4) representado por la mitad distal de un húmero derecho, recolectado por él en zonas adyacentes al ejemplar MLP 34-VI-20-6, asignándolo a la misma especie †*C. lutaria* por presentar un tamaño coincidente entre ambos ejemplares y por presentar semejanzas en su morfología con la de *Procyon*. Sin embargo, describió algunas características diferentes a las de *Procyon* como, por ejemplo: fosa olecraneana poco extensa, entepicóndilo y cresta lateral poco prominentes. A su vez, describió un fémur correspondiente al ejemplar MACN 6237 asignándolo a la especie †*C. lutaria* y lo compara con *Procyon* y *Nasua*.

Como fue mencionado anteriormente, Forasiepi *et al.* (2007) realizaron una revisión taxonómica del material tipo de la especie †*Parahyaenodon argentinus* (MACN-PV 8073) en donde describieron la morfología de los dientes y elementos poscraneos preservados comparándolos con los elementos homólogos de otras especies, entre ellas, con *P. cancrivorus*. Debido a similitudes tanto en la morfología de los dientes (cresta postero-labial de un incisivo, morfología del premolar) como del poscráneo (principalmente en la morfología del astrágalo y calcáneo), Forasiepi *et al.* (2007) lo asignaron a la familia Procyonidae. De manera similar, compararon la morfología del fémur de †*T. argentinus* con la de *P. cancrivorus*, encontrando similitudes con los Procyonidae.

Capítulo III

MATERIALES Y MÉTODOS

III. MATERIALES Y MÉTODOS

III.1. Materiales

III.1.1. Abreviaturas institucionales

A continuación se detallan los acrónimos que identifican a los repositorios de los ejemplares estudiados y/o citados en este trabajo de Tesis Doctoral:

AMNH, American Museum of Natural History, Nueva York, EEUU.

CML, Colección de Mastozoología del Instituto Miguel Lillo, San Miguel de Tucumán, Argentina.

CPAR, Colección privada Andrés Rinderknecht, Montevideo, Uruguay.

DPFC, Departamento de Paleontología de la Facultad de Ciencias, Montevideo, Uruguay.

EMG, Colección privada Enrique M. González, Montevideo, Uruguay.

FMNH, Field Museum of Natural History, Chicago, EEUU;

MACN-Ma, Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Colección de Mastozoología, CABA, Argentina;

MACN-PV, Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Sección Paleontología de Vertebrados, CABA, Argentina.

MLP, Museo de La Plata, La Plata, Argentina.

MMP, Museo Municipal de Ciencias Naturales “Lorenzo Scaglia”, Mar del Plata, Argentina.

MNHN, Museo Nacional de Historia Natural, Montevideo, Uruguay.

MNRJ, Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Brasil.

MPH P, Museo Municipal Punta Hermengo, Colección Palaeontología, Miramar, Buenos Aires, Argentina.

USNM, United States National Museum, Smithsonian Institution, Washington DC, EEUU.

ZOBA-M, Jardín Zoológico de Buenos Aires, Colección de Biomateriales, CABA, Argentina.

ZVC-M, Facultad de Ciencias, Universidad de la República, Montevideo, Uruguay.

III.1.2. Materiales examinados

Los especímenes estudiados para la realización de la presente Tesis Doctoral corresponden a taxones fósiles y vivientes de la familia Procyonidae distribuidos en América del Sur. Adicionalmente, la muestra comparativa comprende numerosos taxones vivientes pertenecientes al orden Carnivora.

III.1.2.1. Materiales fósiles

Hasta el momento, se conocen múltiples elementos esqueletarios poscraneos para ejemplares del género †*Cyonasua* (entre los prociónidos fósiles de América del Sur) o afines a él, pero ninguno para †*Chapalmalania*. Por lo tanto, este último género no pudo ser incluido en los análisis de este trabajo de Tesis Doctoral. Como se explicó en el Capítulo II (Antecedentes), la sistemática de los prociónidos fósiles de América del Sur aún está en etapa de análisis; además, la mayoría de los especímenes estudiados no se encuentran asociados a piezas dentarias, lo que imposibilita su determinación específica. Por esta razón, los especímenes analizados son tratados a nivel de género.

Se estudiaron un total de 20 ejemplares fósiles cuyos restos preservados incluyeron elementos del poscraneano (véase Figuras III.1-10, Tabla III.1 y III.2). Dieciocho ejemplares corresponden a †*Cyonasua*, habiendo sido muchos de ellos asignados a este género (o sus sinónimos) con anterioridad a este trabajo de Tesis, mientras que otros han sido determinados en el transcurso de este trabajo (ejemplares marcados con un asterisco en la Tabla III.2.). Por su parte, los ejemplares pertenecientes a las especies †*Tetraprothomo argentinus* (holotipo) y †*Parahyaenodon argentinus* (holotipo) fueron denominados como “afines” o “relacionados” al género †*Cyonasua*; sus asignaciones taxonómicas han sido discutidas por autores previos (*e.g.*, Ameghino, 1904a; Ameghino, 1908b; Hrdlicka, 1912; Rovereto, 1914; Kraglievich, 1934; Bordas, 1942; Kraglievich y Reig, 1954; Kraglievich y Olazábal, 1959; Ringuélet, 1966; Marshall, 1978; Forasiépi *et al.*, 2007) (véase Tabla III.2.).

Los especímenes fósiles estudiados corresponden a individuos adultos, excepto el ejemplar MPH P 0122 que corresponde a un adulto-juvenil por presentar caracteres esqueletarios asignables a dicho estado (*e.g.*, epífisis distales del fémur sin soldar, dientes definitivos con cúspides sin desgaste). Todos los ejemplares fósiles fueron recolectados en

distintas localidades de Argentina y se hallan depositados en su mayor parte en colecciones de museos argentinos, con excepción de tres de ellos (FMNH P 14342, FMNH P 14397 y FMNH PM 20453) los cuales están alojados en la colección del Field Museum of Natural History, Chicago, EEUU. Estos últimos fueron estudiados a partir de fotografías tomadas y facilitadas por el Dr. M. D. Ercoli y el Sr. F. A. Perini.

III.1.2.2. Materiales actuales

Se estudiaron un total de 174 individuos pertenecientes a ocho familias del orden Carnivora depositados en las colecciones citadas en la sección III.1.1., exceptuando aquellos depositados en las colecciones CML y FMNH, los cuales fueron estudiados a partir de fotografías tomadas y facilitadas por el Dr. M. D. Ercoli (véase Tabla III.3).

Casi en su totalidad, la muestra de ejemplares actuales utilizados corresponde a individuos adultos, con sólo 9 especímenes correspondientes a sub-adultos (incluidos en esta categoría por presentar las epífisis de los huesos largos poco fusionadas a las diáfisis). Fueron excluidos de los análisis individuos con caracteres juveniles que pudieran introducir variación ontogenética en los análisis.

Los estudios miológicos se realizaron sobre 3 individuos, dos correspondientes a *N. nasua* y uno a *P. cancrivorus*, colectados luego de su muerte en los predios correspondientes al PN Iguazú, Misiones, y a la Reserva Natural Parque Florístico, Gualeguaychú, Entre Ríos (véase Tabla III.4). A fin de obtener los ejemplares frescos de estos prociénidos sudamericanos, se realizó un convenio con el Parque Nacional Iguazú (PNI), Argentina. Los guardaparques del PNI fueron los encargados de la recolección de los individuos sin vida dentro del parque y zonas aledañas, y de conservarlos congelados (en freezer con temperaturas por debajo de los 4°C). En el marco de este proyecto, la tesista realizó una pasantía de posgrado en el Instituto de Anatomía de la Facultad de Cs. Veterinarias de la UNLP a fin de perfeccionar las técnicas de fijación y disección.

III.2. Métodos

III.2.1. Terminología y clasificaciones ecológicas utilizadas

Los estudios realizados en este trabajo de Tesis Doctoral requirieron de una clasificación *a priori* de cada taxón en categorías discretas de Preferencia de Sustrato y Modo Locomotor (PS y ML). Además, para la realización de algunos análisis de la cintura y el miembro anterior también se emplearon otros dos clasificadores: habilidad de agarre (HA, *grasping ability*, cuatro categorías) y capacidad de excavación (HE, *digging ability*, dos categorías). Estas clasificaciones y las asignaciones de las distintas especies a las clases se realizaron sobre la base de la información bibliográfica disponible (Tabla III.5).

Preferencias de sustrato y modo locomotor (PS y ML), la clasificación de las especies estudiadas fue adaptada a partir de aquellas propuestas por Hildebrand (1988), Van Valkenburgh (1987), Polly (2007) y Schutz y Guralnick (2007).

Categoría según PS y ML	Definición
Arborícolas	Especies cuyos individuos pasan la mayor parte del tiempo sobre los árboles, tanto para alimentarse como para refugiarse, y raramente bajan al suelo.
Escansoriales (= semi-arborícolas)	Especies cuyos individuos pasan mucho tiempo sobre los árboles, pero deambulan con frecuencia por el suelo, sin tener una clara preferencia por ningún sustrato en particular.
Terrestres-trepadores	Especies cuyos individuos pasan la mayor parte del tiempo en el suelo y trepan sólo eventualmente para buscar refugio y/o alimentos. Propuesta especialmente en esta Tesis para diferenciar ciertos taxones de, principalmente, los que presentan hábitos escansoriales.

Terrestres-generalistas (= Ambulatorios)	Especies cuyos individuos se mueven por el suelo pero no cuentan con ninguna especialización locomotora o de preferencia de sustrato (<i>e.g.</i> , acuáticos, cursoriales) y que raramente trepan o marchan velozmente.
Terrestres-cursoriales	Especies cuyos individuos pasan todo el tiempo sobre el suelo y que realizan largos trayectos, con la capacidad de a hacerlo a gran velocidad.
Semi-acuáticas	Especies que nadan regularmente de manera hábil y pueden sumergirse bajo el agua. Usan el medio acuático diariamente como medio de desplazamiento y alimentación.

Habilidad de agarre (HA), las especies fueron agrupadas en cuatro categorías previamente descritas por Fabre *et al.* (2013) y siguiendo información publicada (*e.g.*, Poglayen-Neuwall y Toweill, 1988; Taylor, 1989; McClearn, 1992; Presley, 2000; Iwaniuk *et al.*, 2001; Castillo *et al.*, 2013).

Categoría según HA	Definición
HA bien desarrollada	Especies cuyos individuos pueden asir o sujetar objetos usando una sola mano.
HA intermedia	Especies cuyos individuos son capaces de tomar objetos utilizando las dos manos a la vez y tienen un control fino de los movimientos de sus dígitos.
HA pobremente desarrollada	Especies cuyos individuos presentan escasa manipulación de la comida, pueden ayudarse por sus manos, las cuales usan frecuentemente en combinación con el suelo para lograr la manipulación. Utilizan el agarre mayormente para trepar.
HA no desarrollada	Especies cuyos individuos no presentan supinación y con nula habilidad de agarre en sus miembros anteriores.

Habilidad de excavar (HE), las especies fueron agrupadas en dos categorías utilizando información bibliográfica y/o videos en donde se manifiestan estas actividades (o no) como parte de su comportamiento habitual.

Categoría según HE	Definición
HE especializada	Especies cuyos individuos excavan para buscar alimento y/o construir madrigueras de manera activa.
Sin HE o no especializada	Especies cuyos individuos no poseen la habilidad de excavar o que pueden ser capaces de excavar solo en suelo blando para construir madrigueras.

III.2.2. Análisis morfológico cualitativo

III.2.2.1. Descripciones y comparaciones osteológicas de los materiales fósiles y actuales

Para el estudio morfológico, se realizaron descripciones osteológicas detalladas de los elementos poscraneanos de los prociónidos fósiles sudamericanos comparados con todas las especies actuales de prociónidos sudamericanos, por esta razón *Bassariscus* (con distribución en América del Norte) fue excluido de este análisis. Ciertos elementos correspondientes al autopodio anterior o posterior preservados en los fósiles, no se han podido comparar con todas las especies de prociónidos actuales, debido al extravío del material o porque se encontraban fuertemente articulados. Los análisis se realizaron con especial foco sobre aquellos rasgos óseos de interés funcional.

Las descripciones se realizaron mediante observaciones visuales directas y en algunos casos con ayuda de lupa binocular. Se calcularon los valores de los ángulos ilioisquiádicos y de rotación de la cabeza astragalar (véase Lessertisseur y Saban, 1967, p. 1005) mediante el programa TPSdig2, empleando imágenes 2D de la vista lateral del hueso pélvico y vista distal del astrágalo. Se tuvo como marco bibliográfico de referencia para la denominación de estructuras óseas y términos topológicos a la Nómina Anatómica Veterinaria (NAV, 2012) y otras fuentes bibliográficas (*e.g.*, Davis, 1964; Lessertisseur y

Saban, 1967; Sisson y Grossman, 1985; Evans y de Lahunta, 2013). Siguiendo esta bibliografía, los términos topológicos utilizados fueron craneal, caudal, dorsal, ventral, proximal, distal, lateral y medial. Para la descripción del autopodio, las posiciones principales se describen considerando una posición plantígrada; así, la denominación ventral equivale a palmar o plantar para el miembro anterior y posterior, respectivamente.

III.2.2.2. Disecciones miológicas de *Nasua nasua* y *Procyon cancrivorus*

Si bien las disecciones miológicas no estaban originalmente entre los objetivos de este trabajo de Tesis Doctoral, el estudio de la musculatura de especímenes actuales pertenecientes a la familia Procyonidae permitió reconstruir la musculatura de los fósiles de manera más precisa (véase Witmer, 1995 y la sección siguiente de este Capítulo).

Se llevaron a cabo disecciones detalladas de la musculatura relacionada a las cinturas y miembros anteriores y posteriores de *N. nasua* (2 individuos) y *P. cancrivorus* (un individuo), poniendo énfasis en el tipo de origen e inserción, estructura y función de cada músculo (Figura III.11). Además, debido a la escasa información de mapas musculares preexistentes para estas especies de prociónidos sudamericanos (*e.g.*, Guimarães, 2014), se realizaron mapeos de las zonas de origen e inserción sobre los elementos óseos durante las disecciones, acompañados de información descriptiva y fotografías.

Para realizar las disecciones cada ejemplar se descongeló y se aplicaron métodos de fijación para su preservación. Se emplearon dos métodos, el primero fue el sugerido por Woods (1972), en donde el material fue sumergido en una solución compuesta por formol y agua (saturada con ClNa) en una proporción de 1:18. Otros ejemplares fueron fijados siguiendo otra técnica, en donde la solución estuvo compuesta por: formol 10%, glicerina 2% y antisépticos: timol, eugenol y/o ác. fénico; introducida por medio de una bomba peristáltica (= bomba volumétrica rotativa o rotoestática) por vía arterio-venosa (Figura III.12). Este último método resultó más favorable al momento de la manipulación y disecado del material, ya que la musculatura no se encontraba rígida como suele quedar con el primer método.

Para la descripción de la musculatura se tomó como referencia a la NAV (2012) y literatura complementaria sobre disecciones tanto de prociónidos (Cuvier y Laurillard, 1850;

Beswick-Perrin, 1871; Mackintosh, 1875; Allen, 1882; Windle, 1888, 1889; Gowell, 1897; Windle y Parsons, 1897, 1898; McClearn, 1985; Beddard, 1900; Pereira *et al.*, 2010 a,b, 2012; Liu *et al.*, 2015) como de otros carnívoros (Davis, 1964; Spoor y Badoux, 1986; Fisher *et al.*, 2008, 2009; Ercoli *et al.*, 2013, 2015; entre otros).

Cada músculo fue retirado, separándolo desde su origen e inserción, y almacenado en una bolsa individual rotulada, y por último, congelado para futuras investigaciones (véase perspectivas futuras).

III.2.2.3. Reconstrucción de tejidos blandos en formas extintas

La reconstrucción de tejidos blandos en formas fósiles resulta sumamente importante para la realización de estudios paleobiológicos (inferencias funcionales y/o biomecánicas) y eventualmente también taxonómicos (caracteres de uso filogenético). La reconstrucción de la musculatura de taxones fósiles se basa sobre dos fuentes de información, 1) la posición y el desarrollo de crestas, rugosidades o depresiones en los huesos fósiles, y 2) la anatomía de taxones actuales relacionados (Bryant y Seymour, 1990). Witmer (1995) estableció el método llamado paréntesis filogenético de parientes actuales (EPB, *Extant Phylogenetic Bracket approach*), el cual utiliza los taxones actuales filogenéticamente más afines al taxón fósil en estudio para analizar la relación entre el tejido blando y un rasgo óseo asociado, utilizando el criterio de parsimonia.

Siguiendo estos criterios, las disecciones miológicas de *N. nasua* y *P. cancrivorus* fueron realizadas con el objetivo de reconstruir de la manera más parsimoniosa y confiable posible el correlato óseo-rasgo blando en †*Cyonasua*. Además, fueron realizadas basándose en el estudio osteológico comparativo con otros miembros de la familia y teniendo en cuenta estudios descriptivos previos de la musculatura tanto de prociónidos actuales como de otras especies pertenecientes al orden Carnivora.

III.2.3. Análisis morfológico cuantitativo. Ecomorfología

En este trabajo de Tesis Doctoral la cuantificación de la forma se abordó mediante dos técnicas: la morfometría tradicional (lineal) y la morfometría geométrica (coordenadas de *landmarks*).

III.2.3.1. Morfometría tradicional (lineal)

III.2.3.1.1. Medidas relevadas sobre el postcráneo

Se tomaron un total de 101 medidas lineales sobre las cinturas y miembros anteriores y posteriores (véase Figuras III.13. y III.14, Tabla III.6.) seleccionadas principalmente sobre la base de estudios ecomorfológicos previos realizados por diferentes autores (*e.g.*, Vizcaíno *et al.* 2003; Morgan y Verzi, 2006; Candela y Picasso, 2008; Samuels y Van Valkenburgh, 2008; Meachen-Samuels y Van Valkenburgh, 2009; Toledo *et al.*, 2012; Samuels *et al.*, 2013). Se tomaron el total de las medidas diseñadas para la mayoría de los especímenes actuales, y todas las posibles en los fósiles. Se utilizó calibre digital de 0,01 mm. de precisión y se construyó una base de datos con los valores métricos (véase Apéndice 1), la cual fue utilizada como base para la realización de distintos análisis estadísticos.

III.2.3.1.2. Análisis estadísticos

Para explorar la variación morfológica y contrastar sus posibles relaciones con factores ecológicos (hábitos locomotores, preferencia y uso del sustrato) se abordaron diferentes análisis. En primera instancia se realizaron Análisis de Componentes Principales (ACP), seguidos por Análisis Multivariante de la Varianza (MANOVA, *Multivariate Analysis of Variance*), Análisis Discriminante o Canónico (para más de dos grupos) (AD) y regresiones lineales bidimensionales o múltiples. Para realizar estos análisis se utilizaron los programas estadísticos PAST 3.04 (Hammer *et al.*, 2001) y Statistica 7.0 (StatSoft Inc.).

Análisis de Componentes Principales (ACP)

El ACP es una de las técnicas más utilizadas como método de análisis multivariado y como herramienta exploratoria en estudios ecomorfológicos (*e.g.*, Andersson, 2004b; Elissamburu y Vizcaíno, 2004, 2005; Friscia *et al.*, 2007; Toledo *et al.*, 2012; Fabre *et al.*,

2013b; Morgan y Álvarez, 2013; Fabre *et al.*, 2015; Botton-Divet *et al.*, 2016; Ercoli y Youlatos, 2016) debido a ciertas ventajas como la reducción de la dimensionalidad del conjunto de datos (sean medidas lineales o coordenadas de Procrustes), se pueden incluir en el análisis a ejemplares incompletos y permite la construcción de gráficos que permiten una síntesis de la variación morfológica sencilla de interpretar. Además, es una herramienta muy útil al momento de inferir rasgos ecológicos en especies fósiles e incluso a especies actuales que fueron poco estudiadas, ya que todos los individuos analizados comparten un mismo morfoespacio (2D o 3D) reflejando la variación intrínseca (*i.e.*, sin criterios definidos *a priori*) lo que permite al investigador buscar patrones de asociación del morfoespacio con las características ecológicas (Vizcaíno *et al.*, 2016). Los ACP generan varios componentes para analizar e interpretar, una matriz de auto valores (*eigen values*), que expresa cuánto de la varianza original explica cada componente principal; una matriz de auto vectores (*eigen vector*), la cual indica la importancia de cada una de las variables en relación a su asociación con un eje determinado, dando una magnitud de los ejes, y una matriz de coordenadas que permite una visualización de manera gráfica la distribución de los objetos de estudio en el espacio definido por los ejes (Cuadras, 2012).

Se realizaron dos ACP con las medidas lineales, uno para elementos de la cintura y miembro anterior, y otro para el posterior. Se seleccionaron las variables para los diferentes análisis de acuerdo a la disponibilidad de las mismas en los ejemplares fósiles más completos y que permitieran analizar variaciones morfológicas con valor funcional. Es importante aclarar, que por causa de que la mayoría de los ejemplares fósiles están muy incompletos, sólo un ejemplar pudo seleccionarse para el ACP de la cintura y miembro anterior, y otro para el ACP cintura y miembro posterior. Posteriormente, se aplicó el ajuste geométrico a la matriz de datos crudos, es decir, para cada individuo, cada valor crudo se dividió por la media geométrica de todas sus mediciones (Mosimann y James, 1979). De esta manera, se busca relativizar el efecto del tamaño, el cual se vería reflejado en el primer componente (CP1) en el caso de usarse medidas lineales crudas (Jolicoeur y Mosimann, 1960). Los datos transformados por la media geométrica fueron analizados sobre la base de la matriz de correlación entre las variables, para explorar la variación de forma y la segregación en el morfoespacio.

Para el ACP de la cintura y miembro anterior el ejemplar fósil seleccionado fue MLP 04-VI-10-01 (†*Cyonasua* sp.). Se analizaron un total de 21 variables (véase sección IV.2.1.1), algunas fueron excluidas por presentar una alta correlación con otras (e.g., LU presentó una alta correlación en el análisis con LFU, por lo que la primera fue eliminada). Por otro lado, para el ACP de la cintura y miembro posterior se seleccionó el ejemplar fósil MMP 5178 (†*Cyonasua* sp.), analizándose un total de 30 variables lineales (véase sección IV.2.1.2)

MANOVA y comparaciones múltiples o en pares (*Pairwise*)

Se realizaron Análisis Multivariado de la Varianza (MANOVA de una vía) para examinar la existencia de diferencias significativas entre los grupos seleccionados *a priori* por PS y ML, HA y HE. Las variables dependientes utilizadas fueron las mismas empleadas para el ACP (véase arriba). En los casos donde el MANOVA mostró una desigualdad significativa de las medias ($p < 0,05$), se continuó analizando la tabla de comparaciones "post-hoc" de a pares, basada en la prueba HSD de Tukey (*Honestly Significant Difference*) (Abdi y Williams, 2010).

Para cada índice morfo-funcional se realizaron dos análisis MANOVA, uno por especie/género y otro por categorías de PS y ML (véase más abajo).

Análisis Discriminante (AD)

El AD se utiliza para determinar qué combinaciones de variables discrimina mejor los grupos caracterizados *a priori* (véase Tabla III.5.). Este tipo de análisis resulta una herramienta importante ya que una vez obtenidas las funciones discriminantes (combinaciones de variables), permite predecir con cierto grado de confianza la pertenencia de los ejemplares a una de las categorías propuestas. En este caso, se realizaron múltiples análisis discriminantes considerando las categorías PS y ML, HA y HE. Las variables dependientes utilizadas fueron las mismas que se utilizaron en el ACP (véase arriba). En cada caso, se obtuvieron: gráficos de función discriminante (excepto para HE, en la cual hay sólo dos categorías), una matriz de clasificación o de confusión demostrando el grado de éxito o acierto del AD, y una tabla de clasificación, asignándole a cada punto (individuo) un grupo de acuerdo con la distancia mínima de Mahalanobis a la media del grupo (categorías

PS y ML, HA y HE). Esto último se realizó tanto para los ejemplares actuales clasificados *a priori* como para los fósiles, asignándoles a cada uno una categoría *a posteriori*.

Para las categorías HA y HE, algunos individuos no fueron incluidos en la muestra debido a la falta de información bibliográfica.

Análisis de regresión multivariada de la media geométrica vs. variables lineales, CP1 y CP2

Se realizaron regresiones para evaluar el grado de influencia del tamaño, representado por la media geométrica, sobre la variación de las medidas tomadas. Las regresiones son frecuentemente utilizadas para corregir los efectos del tamaño sobre las diferencias de forma de la muestra analizada. Cuando dicho efecto resultaba significativo, se utilizan como variables de análisis los residuos de las regresiones, para los que se asume una minimización del efecto del tamaño. En este trabajo de Tesis Doctoral, se realizaron regresiones multivariadas entre el tamaño corporal (media geométrica, variable independiente) y las medidas lineales (variables dependientes), así como los *scores* del CP1 y CP2.

La H_0 fue la independencia de la variación de las medidas con respecto al tamaño corporal. Estos análisis se realizaron utilizando el programa PAST 3.04.

III.2.3.1.3. Índices morfo-funcionales

Estos índices son muy útiles en paleobiología y cuentan con muchas ventajas, *e.g.*, son adimensionales, de fácil cálculo, se pueden aplicar a especímenes incompletos (muchos de los fósiles estudiados en este trabajo), pueden ser utilizados para realizar análisis multivariados ACP, *boxplot*, discriminantes, etc. (Vizcaíno *et al.*, 2016). Por estas razones, muchos fueron calculados con el fin de describir tanto las propiedades biomecánicas como rasgos con posible significado funcional.

En este trabajo de Tesis Doctoral se utilizaron índices propuestos por varios autores (*e.g.*, Van Vankelburgh, 1987; Sargis, 2002 a,b; Elissamburu y Vizcaíno, 2004; Samuels y VanValkenburgh, 2008; Toledo *et al.*, 2012; Samuels *et al.*, 2013) mientras que unos pocos fueron diseñados para este trabajo de acuerdo a observaciones personales y estudios morfológicos cualitativos (Taylor, 1974, 1976, 1989; Argot, 2001, 2002, 2004, 2010; Sargis,

2002 a,b; entre otros). Se seleccionaron sólo aquellos posibles de ser obtenidos en los distintos ejemplares fósiles estudiados.

Una vez construidos los índices tanto por especie/género como por categoría de PS y ML, se analizaron mediante la herramienta “diagramas de caja” (*boxplot*) en el programa estadístico Statistica 7.0 (StatSoft Inc.). Este permitió la visualización del conjunto de datos expresados como una distribución de frecuencias, en donde el cuadrado de la “caja” representa la media, sus bordes superior e inferior a los errores estándar y las líneas “bigote” corresponden a la media \pm el desvío estándar.

Índice funcional calculado sobre el miembro anterior

Índice de habilidad fosorial (IFA): largo del olécranon dividido por el largo funcional de la ulna (LO/LFU) (Maynard Smith y Savage, 1956; Vizcaíno *et al.*, 1999; Elissamburu y Vizcaíno, 2004), mide la ventaja mecánica de los *mm. triceps brachii* (*caput longum, laterale, mediale, accesorium*) y *anconeus* en la extensión del codo. También se considera un buen indicador de la fossorialidad (Hildebrand, 1985; Vizcaíno *et al.*, 1999; Vizcaíno y Milne, 2002).

Ejemplar fósil incluido para el análisis de este índice: MLP 4-VI-10-1 (†*Cyonasua* sp.).

Índices funcionales calculados sobre el miembro posterior

Índice de robustez femoral (IRF) (Samuels *et al.*, 2013): diámetro transversal cráneo-caudal del fémur dividido el largo del fémur (DTCCF/LF), representa la robustez del fémur y su habilidad para resistir las tensiones de flexión de cizallamiento.

Ejemplares fósiles incluidos para el análisis de este índice: FMNH P 14342, MACN-PV 6237, MMP 5178 y MPH P 0122 todos asignados a †*Cyonasua* sp.

Índice femoral epicondilar (IFE): ancho de la epífisis distal del fémur dividido el largo del fémur (AEDF/LF), indica el área relativa disponible para el origen de los *mm. flexor digitorum superficialis* (=palmaris), *gastrocnemius* y *soleus*, músculos empleados en la flexión de la rodilla y en la flexión plantar del pie.

Ejemplares fósiles incluidos para el análisis de este índice: FMNH P 14342 y MACN-PV 6237 ambos asignados a †*Cyonasua* sp.

Índice de Extensión del trocánter menor del fémur (IETmF): distancia desde el trocánter menor al margen superior de la cabeza del fémur dividido el largo del fémur (DTMCF/LF) (Sargis, 2002b). De acuerdo con Argot (2002) la extensión del trocánter menor respecto a la cabeza del fémur está relacionado con la agilidad en la flexión del muslo.

Ejemplares fósiles incluidos para el análisis de este índice: FMNH P 14342, MACN-PV 6237, MMP 5178 y MPH P 0122 todos asignados a †*Cyonasua* sp.

Índice de profundidad del cóndilo medial femoral (IPCMF): extensión del cóndilo medial dividido el ancho de la epífisis distal del fémur (LCMF/AEDF), refleja el grado de ensanchamiento de la epífisis distal del fémur y la profundidad de la misma, de este modo refleja la estabilidad de la articulación de la rodilla.

Ejemplares fósiles incluidos para el análisis de este índice: FMNH P 14342, MACN-PV 6237, MACN-PV 8209 asignados a †*Cyonasua* sp. y MACN-PV 4339 holotipo de †*T. argentinus*.

Índice crural (IC): largo de la tibia dividido el largo del fémur (LT/LF) (Sargis, 2002b). Da una idea de en qué medida el miembro posterior está diseñado para la locomoción en velocidad, sugiriendo adaptaciones para incrementar la longitud de la zancada (Anyonge, 1996; Vizcaíno *et al.*, 2016)

Ejemplares fósiles incluidos para el análisis de este índice: FMNH P 14342 y MMP 5178 ambos asignados a †*Cyonasua* sp.

Índice de robustez de la tibia (IRT): diámetro transversal de la tibia dividido por el largo de la tibia (DLMT/LT) (Elissamburu y Vizcaíno, 2004; Samuels y Van Valkenburgh, 2008). Al igual que el IRF, éste índice refleja indirectamente la capacidad de la diáfisis tibial para resistir cargas mecánicas.

Ejemplares fósiles incluidos para el análisis de este índice: FMNH P 14342 y MMP 5178 ambos asignados a †*Cyonasua* sp.

III.2.3.2. Morfometría Geométrica

La Morfometría Geométrica (MG) es una herramienta sumamente importante para abordar el análisis de estructuras con morfologías complejas que no son posibles de capturar con técnicas morfométricas tradicionales (*e.g.*, regiones articulares, contornos). A través de esta técnica pueden estudiarse los cambios de tamaño y forma en un espacio bi o tridimensional a partir de un conjunto de puntos anatómicos homólogos, llamados *landmarks* y puntos anatómicos deslizantes denominados *semilandmarks* que permiten describir contornos (Bookstein, 1982, 1991, 1997). Los *landmarks* corresponden a la posición de un rasgo o carácter que puede ser reconocido en todos los individuos estudiados, no alteran sus posiciones topológicas con respecto a otros puntos de referencia, proporcionan una cobertura adecuada de la morfología y se encuentran dentro del mismo plano (Zelditch *et al.*, 2004).

Utilizando esta técnica, se llevó a cabo el análisis de la forma de algunos elementos o rasgos óseos (cóndilo humeral, fémur y astrágalo) que permitieron evaluar variaciones en la posición de puntos homólogos y forma de contornos y que fueron utilizados como análisis complementarios a aquellos realizados a partir de medidas lineales. Para ello se tomaron imágenes (MG en 2D) mediante cámaras digitales Canon PowerShot S3 IS y Nikon D3100 y se utilizaron algunas (~5, obtenidas de individuos pertenecientes a las colecciones CML y FMNH) cedidas por el Dr. M. D. Ercoli. Para la realización de esto último se siguieron los protocolos establecidos para esta técnica (Zelditch *et al.*, 2004).

Mediante la utilización de los paquetes de software tpsUtil 1.68 (Rohlf, 2013), tpsDig2 2.19 (Rohlf, 2015) y tpsRelw 1.61 (Rohlf, 2015) se generaron los archivos de imágenes (TPS), se digitalizaron los puntos anatómicos, se indicó la escala, se seleccionaron los puntos anatómicos que debían ser tratados como *landmarks* y/o *semilandmarks*, se realizó el consenso y se obtuvo el tamaño del centroide (*centroid size, cs*) (para detalles del uso de los programas véase Zelditch *et al.*, 2004). Una vez obtenido el archivo TPS final, se utilizó el software MorphoJ 1.06 (Klingenberg, 2011) para realizar el análisis de la forma mediante la técnica de superposición denominada *Análisis Generalizado de Procrustes* (GPA, *Generalized Procrustes Analysis*) que permite eliminar los efectos de traslación, rotación y escala (Goodall, 1991; Rohlf, 1999). En el GPA se superponen las configuraciones de *landmarks* siguiendo el criterio de los mínimos cuadrados de manera tal

que la suma de las distancias al cuadrado entre *landmarks* correspondientes de las dos formas sean mínimas. (Rohlf, 1990; Rohlf y Slice, 1990; Rohlf, 1999). En el caso de usar *semilandmarks*, se implementa un segundo paso de deslizamiento de los mismos aplicando el criterio de *minimum bending energy* (Bookstein, 1997).

El estimador más utilizado del tamaño en los análisis de MG es el tamaño del centroide o *cs*, que corresponde a la raíz cuadrada de la suma de las distancias al cuadrado de cada punto (*landmark*) al centro de la configuración (Bookstein *et al.*, 1999, Zelditch *et al.*, 2004). El *cs* es utilizado en MG porque, en ausencia de alometría, no se correlaciona con ninguna variable de forma (Bookstein, 1986; Zelditch *et al.*, 2004). Como ya fue explicado, los valores de *cs* fueron obtenidos mediante el software tpsRelw (Rohlf, 2015) con el fin de analizar la relación del tamaño con la variación de forma y la filogenia.

III.2.3.2.1. Análisis estadísticos

Para realizar los análisis estadísticos morfogeométricos se utilizó principalmente el programa MorphoJ (Klingenberg, 2011). En determinados casos (*e.g.*, MANOVA), se exportaron las coordenadas de Procrustes desde el MorphoJ para ser analizadas en el programa PAST 3.04, en donde se debió especificar el número de variables dependientes (restricciones): 4 para MG 2D, para el cálculo correcto de los valores de *p*.

Análisis de Componentes Principales (ACP)

Como se mencionó previamente, esta técnica es una de las más utilizadas para el análisis exploratorio multivariante. Puede usarse para mostrar las principales características de la variación de forma en un conjunto de datos y también como un método de ordenación para descubrir diferentes patrones de relaciones morfológicas entre las observaciones.

Para los distintos elementos o rasgos analizados mediante MG se realizó un ACP, los cuales se basaron en la descomposición espectral de una matriz de covarianza que se genera con el conjunto de datos de la forma (coordenadas de Procrustes), luego de haber realizado la superposición de Procrustes.

MANOVA y comparaciones múltiples o en pares (*Pairwise*)

En MG, el MANOVA se utiliza para contrastar los valores de los centroides de diferentes conjuntos de datos multivariados (Zelditch *et al.*, 2004). Al igual que para los ACP con medidas lineales, se realizaron comparaciones múltiples o por pares para cada elemento analizado mediante MG, utilizando como variables dependientes las coordenadas de Procrustes. En algunos casos, en especial con la categoría semi-acuáticos, el programa PAST arrojó un error al realizar las comparaciones múltiples, el cual estuvo relacionado con limitaciones estadísticas para dicha categoría, debido al escaso número de individuos sobre la muestra total.

Análisis Discriminante (AD)

Se realizaron análisis similares a los descritos en el apartado III.2.3.1.2. Análisis Discriminante, utilizando como variables de forma las coordenadas de Procrustes. Se obtuvieron resultados similares (gráficos de función discriminante, matriz y tabla de clasificación para ejemplares actuales y fósiles).

Análisis de regresión del tamaño del centroide vs. coordenadas de Procrustes, CP1 y CP2

Se realizaron regresiones para evaluar el grado de influencia del tamaño, representado por el tamaño del centroide (*cs* para MG) sobre la variación de forma. En este trabajo de Tesis Doctoral, se realizaron regresiones multivariadas entre el tamaño corporal (*cs*, variable independiente) y los valores de forma (variables dependientes). Por consiguiente, se contrastaron tres tipos de datos: 1) Coordenadas de Procrustes, 2) valores (*scores*) sobre el CP1, y 3) valores (*scores*) sobre el CP2. Estos análisis se realizaron mediante el programa MorphoJ (Klingenberg, 2011) con 10.000 permutaciones para calcular el porcentaje de la variación total de la forma explicada por el tamaño y el *p-value*. La H_0 fue la independencia de la variación de la forma con respecto al tamaño corporal (representado por el *cs*).

III.2.3.2.2. Morfometría geométrica del cóndilo humeral

Se realizó un análisis de MG del cóndilo humeral en vista craneal con una muestra total de 145 ejemplares de Carnivora en donde se incluyó a tres especímenes fósiles (FMNH

P 14342, MLP 29-X-8-18 y MACN-PV 2914; todos asignados a †*Cyonasua* sp.) cuyos cóndilos humerales se encontraron preservados de forma completa. Para evaluar la variación morfológica del cóndilo humeral se seleccionaron 4 *landmarks* y 18 *semilandmarks* (Figura III.15, Tabla III.7.)

Si bien la epífisis distal del húmero comprende no sólo el cóndilo articular, sino también el entepicóndilo, el ectepicóndilo y a la cresta lateral, cuya morfología es importante al momento de evaluar la musculatura asociada a diversos movimientos del zeugopodio y autopodio anterior, el estudio se restringió a la forma del cóndilo debido a que las ya mencionadas estructuras están rotas o incompletas en muchos de los especímenes fósiles. El cóndilo articular está completo en la mayoría de los especímenes y juega un rol fundamental en la compleja articulación del codo (articulación húmero-radial y húmero-ulnar). Esta articulación está diseñada para transferir las fuerzas de la porción superior (cintura pectoral y estilopodio) a la inferior (zeugopodio y autopodio) y proveer estabilidad y al mismo tiempo movilidad, tales como extensión-flexión y supinación-pronación (Jenkins, 1973; Andersson, 2004b).

III.2.3.2.3. Morfometría geométrica de la vista caudal de la epífisis proximal del fémur

Se analizaron 157 individuos, de los cuales tres fueron fósiles: FMNH P 14342, MACN-PV 6237 y MPH P 0122, todos asignados a †*Cyonasua* sp. Se fotografió el fémur en vista caudal y se seleccionaron 9 *landmarks* a fin de evaluar la variación morfológica de la epífisis proximal del fémur, importante en la articulación coxo-femoral (Figura III.16. y Tabla III.8.).

III.2.3.2.4. Morfometría geométrica de la epífisis distal del fémur

Se analizaron 161 individuos, de los cuales 3 fueron fósiles: FMNH P 14342, MACN-PV 6237, ambos asignados a †*Cyonasua* sp., y MACN-PV 4339 holotipo de †*Tetraprothomo argentinus*. Se fotografió cada fémur en vista distal y se seleccionaron 12 *landmarks* para evaluar la variación morfológica. Se eligió esta región debido a que, además de encontrarse preservada en varios ejemplares fósiles; forma parte de la articulación de la rodilla, la cual presenta muchos rasgos morfológicos interesantes al momento de evaluar la locomoción, postura, soporte del cuerpo, etc. (Figura III.17. y Tabla III.9.).

III.2.3.2.5. Morfometría geométrica del astrágalo

Se analizaron 145 individuos, de los cuales cuatro corresponden a ejemplares fósiles: MACN-PV 6229, MMP 5178 y MACN-PV 2352 asignados a †*Cyonasua* y MACN-PV 8073 holotipo de †*Parahyaenodon argentinus*. Sobre las fotografías de la vista distal del astrágalo se seleccionaron 7 *landmarks* para evaluar la variación morfológica de esta estructura que tiene un valor funcional importante, ya que forma parte de la articulación del tobillo, tanto talo-crural, subtalar como tarsal transversal, involucrada en movimientos de flexión, extensión, inversión y eversión del pie. Todos estos movimientos juegan un rol crucial para las diferentes habilidades con respecto a la locomoción y preferencia de sustrato (Davis, 1964; Jenkins y McClearn, 1984) (Figura III.18 y Tabla III.10).

III.2.4. Estimación del tamaño corporal de prociónidos fósiles y taxones relacionados

Con anterioridad a este trabajo, se habían realizado algunas estimaciones de tamaño corporal de los prociónidos fósiles de América del Sur, basadas sobre ecuaciones propuestas por Van Valkenburgh (1990) para cráneo y dientes (véase Wroe *et al.*, 2004; Prevosti y Soibelzon, 2012; Prevosti *et al.*, 2013) y en una aproximación dimensional, considerando valores relativos de medidas lineales (véase Soibelzon y Prevosti, 2007). Con el objetivo de obtener inferencias confiables para el tamaño corporal de los prociónidos fósiles, se diseñaron numerosas ecuaciones alométricas a partir de regresiones basadas en elementos esqueléticos poscraneanos. Para ello se construyó una matriz con un total de 51 medidas lineales poscraneanas (relevadas sobre ejemplares correspondiente a taxones actuales y seleccionadas sobre la base de la posibilidad de obtener las mismas en los ejemplares fósiles disponibles) correspondientes a los siguientes elementos óseos: escápula, húmero, ulna, fémur, tibia, astrágalo y calcáneo. Estas medidas se promediaron para cada taxón en estudio, en su mayoría a nivel especie, excepto en algunos casos en los que se usó un promedio por género (*e.g.*, *Bassaricyon* y *Conepatus*). La muestra de formas vivientes incluyó 124 individuos adultos y en pocos casos subadultos, correspondientes a 21 especies de nueve familias de Carnivora abarcando un amplio rango de preferencias de sustratos y modos locomotores, desde terrestres-cursoriales a arborícolas. Los promedios de masa corporal de estos taxones, obtenidos de la literatura, incluyeron un rango desde 0,25 a 103 kg. (véase Tabla III.11.). En la mayoría de los casos, la masa fue calculada como un promedio de los

valores mencionados en la literatura (marcados en la Tabla IV.11.- con un *, asterisco) y entre sexos; excepto en el caso de *Tremarctos ornatus*, especie para la cual se contó solo con datos de individuos hembra. El prociónido *Nasuella olivacea* fue excluido de los análisis debido al número escaso de especímenes en la muestra.

Para fines comparativos, se estimaron masas corporales utilizando las ecuaciones basadas en medidas poscraneanas propuestas para carnívoros por Anyonge (1993) y Figueirido *et al.* (2011) para todos aquellos taxones en los cuales fue posible obtener las medidas de fémur y tibia requeridas por las fórmulas respectivas. Adicionalmente, se calcularon también los valores resultantes de masa corporal según las ecuaciones propuestas por Van Valkenburgh (1990), en aquellos ejemplares fósiles para los cuales fue posible (*i.e.*, especímenes con cráneo asociado al poscráneo).

Procedimientos estadísticos

Todas las variables fueron logaritmizadas antes de ser incluidas en el análisis para así estabilizar la dispersión (varianza) y asegurar la relación lineal (Mosimann y James, 1979). Las ecuaciones de regresiones alométricas fueron obtenidas mediante la técnica de mínimos cuadrados, a través de modelos lineales múltiples (cuando involucraban más de una medida lineal poscraneana) o bivariado (una sola medida lineal) por cada elemento poscraneano de la muestra de carnívoros actuales. Considerando que los coeficientes de correlación (r) y de determinación (r^2) pueden ser insuficientes para evaluar el poder predictivo de las ecuaciones de regresión, se calculó el porcentaje predictivo de error (%PE) para cada predicción y el mismo se utilizó como criterio para seleccionar la ecuación más fiable entre las calculadas. El %PE fue calculado a partir de los datos crudos de masas (kg.) de la siguiente manera:

$$\%PE = [\text{masa observada} - \text{masa predicha}] / \text{masa predicha} \times 100 \text{ (Smith, 1981).}$$

Para evaluar el posible sesgo derivado de la utilización de las variables transformadas logarítmicamente, se aplicó el "estimador de razón" (ER) de Snowdon (1991). Todos los cálculos de regresiones y coeficientes fueron realizados utilizando el software estadístico Past 3.09 (Hammer *et al.*, 2015) y MS Excel 2013.

III.2.5. Análisis de estructura filogenética

Se evaluó la posible influencia de la filogenia sobre la variación morfológica (cuantificada en términos morfométricos) y el tamaño corporal mediante diversos análisis.

Primeramente se construyó un árbol filogenético con los taxones vivientes de acuerdo con las hipótesis filogenéticas basadas en datos moleculares propuestas por Nyakatura y Bininda-Emonds (2012) y para los prociónidos en particular, por Koepfli *et al.* (2007) (Figura III.19). Para la ubicación de †*Cyonasua* dentro del árbol de consenso de especies actuales, se siguió a Forasiepi *et al.* (2014). Se utilizó el programa Mesquite (Maddison y Maddison, 2010) para la construcción de los árboles, con largo de rama = 1 dado que se trata de una filogenia compuesta. Cada taxón fue representado por la configuración de consenso o promedio correspondiente.

III.2.5.1. Mapeo sobre la filogenia (Filomorfoespacio) y reconstrucción de nodos ancestrales

Se mapeó la filogenia sobre cada ACP analizado mediante MG empleando el programa MorphoJ (Klingenberg, 2011). Este programa utiliza un criterio de parsimonia que minimiza la suma de los cambios al cuadrado a lo largo de las ramas (*squared-change parsimony*; Maddison, 1991). Esto permite la reconstrucción de las formas en los nodos internos de la filogenia, lo cual contribuye a interpretar la diversificación morfológica de especies relacionadas en correspondencia directa con su historia evolutiva.

La señal filogenética fue evaluada mediante una prueba de permutación de señal filogenética (“permutation test of phylogenetic signal”, Klingenberg y Gidaszewski, 2010), donde la H_0 es la ausencia completa de señal filogenética; esta prueba realiza permutaciones aleatorias de los datos fenotípicos (forma) entre los taxones terminales en el análisis.

También se comparó la morfología de la forma consenso obtenida mediante MG de los taxones terminales correspondientes a la Familia Procyonidae, con la del nodo ancestral de la familia Procyonidae (reconstrucción “hipotética”).

III.2.5.2. Análisis del sesgo filogenético sobre el tamaño corporal

Se evaluó la posible existencia de influencia filogenética sobre el tamaño corporal estimado tanto mediante medidas lineales (combinadas en ecuaciones bi o multivariadas, morfometría tradicional) como a través del tamaño del centroide (morfometría geométrica). Para el primer caso, se usaron dos métodos comparativos filogenéticos: el Análisis de descomposición ortonormal (Ollier *et al.*, 2006) utilizando el paquete R *ade4* (Dray y Dufour, 2007) y prueba de la media C de Abouheif (Abouheif, 1999) utilizando el paquete R *adephylo* (Dray y Jombart, 2008). Para el segundo caso, se analizó la posible señal filogenética para el *cs* usando el mismo método descrito en el apartado III.2.5.1. mediante el programa MorphoJ (Klingenberg, 2011).

No se utilizaron largos de rama en las hipótesis filogenéticas y se consideró como H_0 la ausencia completa de dependencia filogenética. Las múltiples variables lineales utilizadas fueron transformadas (logaritmizadas).

Capítulo IV

RESULTADOS

IV. RESULTADOS

IV.1. ANÁLISIS MORFOLÓGICO CUALITATIVO

IV.1.1. Descripciones y comparaciones osteológicas de los Procyonidae fósiles y vivientes de América del Sur: †*Cyonasua* y géneros afines

IV.1.1.1. Cintura y miembro anterior

Escápula

Se conocen dos escápulas fósiles parcialmente preservadas, correspondientes a los ejemplares MLP 04-VI-10-1 y MACN-PV 6689 (†*Cyonasua* sp.). Esta última se encuentra muy fragmentada e incompleta, por lo que la descripción se basa principalmente en el primero de estos dos ejemplares (véase Figura IV.1.a y Figura IV.2.a y b).

Debido al estado de conservación del material fósil, no es posible determinar el contorno general de la hoja escapular. En lo que respecta a las especies actuales de prociónidos sudamericanos la forma de la hoja varía desde subrectangular a redondeada (Figura IV.1). El borde craneal (*margo cranialis*) de †*Cyonasua* sp. se encuentra curvado lateralmente de forma muy marcada, característica que se desarrolla en un grado mayor que los prociónidos actuales (Figura IV.1 y 2). Esta característica se observa, aunque menos manifiesta, en otros taxones de Procyonidae (e.g., *Nasua nasua*, *Nasua olivacea*). La fosa supraespinosa (*fossa supraspinata*) de †*Cyonasua* sp. presenta una superficie amplia, ondulada e irregular, mientras que la fosa infraespinosa (*fossa infraspinata*) no se ha preservado, y la porción preservada de la fosa subscapular (*fossa subscapularis*) presenta la superficie ondeada y surcada. La muesca escapular (*incisura scapulae*) se encuentra poco acentuada formando un ángulo obtuso con el borde craneal, de manera similar a lo observado en *P. cancrivorus* y *N. nasua*, en cambio en los demás taxones este ángulo llega a ser aproximadamente recto (Figura IV.1). El tubérculo supraglenoideo de †*Cyonasua* sp. se encuentra proyectado ventralmente de forma un poco más marcada que en los prociónidos actuales (Figura IV.1).

La espina escapular (*spina scapulae*) de †*Cyonasua* sp. muestra un desarrollo notable, describe un borde irregular y ondulado, y se extiende lateralmente (i.e., espina

escapular alta) en mayor medida que en el resto de los Procyonidae analizados (Figura IV.2). El acromion (*acromion*) se divide en dos procesos como en todos los prociónidos actuales, el *processus hamatus* (dirigido distalmente) y el *processus suprahamatus* (dirigido caudalmente). Tanto en †*Cyonasua* sp. como en *N. nasua*, *N. olivacea*, *Potod flavus* y casi todas las especies de *Bassaricyon*, el *processus hamatus* se curva cranealmente (Figura IV.1.a, c-f, h e i); mientras que en *P. cancrivorus* y *B. neblina* el proceso se extiende distalmente en forma rectilínea (Figura IV.1.b y g). El extremo más distal del *processus hamatus* de †*Cyonasua* sp. es robusto con un tamaño similar al que posee *N. nasua*, mientras que en los demás taxones no se observa tal desarrollo. El acromion no se extiende distalmente más allá de la fosa glenoidea en †*Cyonasua*, a diferencia de la mayoría de los demás taxones en los cuales supera ligeramente este nivel (excepto *Bassaricyon alleni*, Figura IV.1.e). El *processus suprahamatus* se halla incompleto por lo que no se puede observar su desarrollo particular.

La cavidad glenoidea (*cavitas glenoidalis*) presenta una forma oval a piriforme, con una superficie levemente cóncava, asemejándose en mayor grado a lo observado en *N. nasua*, y *N. olivacea* (Figura IV.2.a, b, d y f). En el caso de *P. cancrivorus*, esta cavidad también es poco cóncava, pero tiende a ser más oval y alargada cráneo-caudalmente (Figura IV.2.c). En *P. flavus* y *Bassaricyon*, la cavidad es muy cóncava y bien redondeada (Figura IV.2.f-j). La hoja escapular de †*Cyonasua* sp. se separa de la cavidad glenoidea por un cuello (*collum scapulae*) relativamente extenso, como también se observa en *P. cancrivorus* y levemente más corto en *N. nasua* y *Bassaricyon*; mientras que en *N. olivacea* es muy corto y está casi ausente en *P. flavus* (Figura IV.1). En la base del cuello escapular de †*Cyonasua* sp. se observa una superficie rugosa con oquedades que estarían indicando el origen de una porción del *m. triceps, caput longum*, mientras que los Procyonidae actuales presentan una superficie con rugosidades menos marcadas o lisa. El proceso coracoideo (*processus coracoideus*) y tubérculo supraglenoideo (*tuberculum supraglenoidale*) no se encuentran representados en su totalidad en el ejemplar fósil, pero el desarrollo del primero parece asemejarse al de *N. nasua*, que presenta un tamaño algo mayor que el del resto de los taxones de Procyonidae y se encuentra dirigido medialmente de manera más marcada (Figura IV.2). Por el contrario, *P. flavus* y *N. olivacea* presentan estos procesos pobremente desarrollados, formando un simple domo que se curva medialmente de manera ligera (Figura IV.2).

Húmero

El húmero se preservó de forma completa en el ejemplar FMNH P 14342, mientras que de manera fragmentaria e incompleta en los siguientes ejemplares MLP 04-VI-10-1, MLP 35-X-4-4, MLP 29-X-8-18, MACN-PV 2914, MACN-PV 6688, MACN-PV 6689 y FMNH PM 20453 (Figura IV.3). El húmero es un elemento robusto y en el ejemplar FMNH P 14342 se observa que la diáfisis es cóncava medialmente (Figura IV.3.a). Por el contrario, la robustez de la diáfisis humeral de los Procyonidae sudamericanos actuales varía desde formas relativamente más gráciles como las observadas en *Bassaricyon*, pasando por formas moderadamente delgadas como en *P. cancrivorus* y *Potos flavus*, a formas más robustas como en *N. nasua* y *N. olivacea* (Figuras IV.4.a,b,g,h y Figura IV.5.a-d).

La cabeza humeral (*caput humeri*) presenta una superficie articular poco convexa, que se extiende marcadamente cráneo-caudalmente, y presenta el borde caudal estrecho, formando una inflexión marcada hacia el cuello del húmero (*collum humeri*). Esta característica se observa, aunque menos manifiesta, en *P. cancrivorus* y *N. nasua* (Figura IV.3 y 4). Además, se observa que la cabeza humeral del ejemplar fósil FMNH P 14342 presenta un desplazamiento posterior respecto al eje de la diáfisis, como en *P. cancrivorus*; mientras que en *N. nasua* y *N. olivacea* se encuentra un poco menos desplazada (Figura IV.4.a,g,h,i). Por el contrario, en los taxones arborícolas *P. flavus* y *Bassaricyon* la cabeza humeral está ubicada cerca del eje axial (Figura IV.4.j-n).

Las tuberosidades mayores y menores (*tuberculum majus et minus*) de †*Cyonasua* se extienden proximalmente sin llegar a sobrepasar el límite proximal de la cabeza humeral (Figura IV.5.a y b), como también se observa en la mayoría de los Procyonidae actuales (Figura IV.5.c-j). En particular, los taxones arborícolas *P. flavus* y *Bassaricyon*, y los escansoriales *N. nasua* y *N. olivacea*, presentan ambas tuberosidades bastante por debajo del límite superior de la cabeza (Figura IV.5.d-j). En †*Cyonasua* la tuberosidad mayor presenta un buen desarrollo, con el borde proximal grueso y protruido cranealmente, mientras que en los Procyonidae actuales el borde es más angosto y la extensión craneal es menor (Figura IV.6). La tuberosidad menor en los ejemplares de †*Cyonasua* se encuentra poco desarrollada. De forma contraria, las especies de prociónidos actuales presentan una tuberosidad menor conspicua, dirigida medialmente de manera marcada (Figura IV.6). El surco bicipital (*sulcus*

intertubercularis) es amplio y poco profundo en FMNH P 14342 como se observa también en *N. nasua*, *N. olivacea*, *P. flavus*, *B. neblina* y *B. medius* (Figura IV.6.b,d-j); mientras que en MLP 04-VI-10-1 el surco es un poco más profundo y estrecho, como se observa también en *P. cancrivorus* (Figura IV.6.a y c).

La tuberosidad deltoidea (*tuberositas deltoidea*) y la cresta pectoral en los ejemplares fósiles FMNH P 14342 y MACN-PV 2914 presenta un desarrollo levemente mayor al de los ejemplares MLP 04-VI-10-1, MACN-PV 6689 y MACN-PV 6688 (Figura IV.3.a,b,e,f,h; IV.4.a,c-f). Asimismo, todos presentan un desarrollo semejante o mayor al de *P. cancrivorus* (Figura IV.4.g); mientras que en FMNH P 14342 y MACN-PV 2914 el desarrollo se aproxima al de *N. nasua* y *N. olivacea* (Figura IV.3.; Figura IV.4.a,f,h e i).

La epífisis distal del húmero se preservó en varios ejemplares: MLP 04-VI-10-1, MLP 35-X-4-4, MLP 29-X-8-18, MACN-PV 2914, FMNH PM 20453 y FMNH P 14342 (Figura IV.3.a,c,d,e,g,i). El cóndilo articular es de forma cilíndrica, comprimido lateromedialmente. El capítulo (*capitulum humeri*, porción lateral del cóndilo) y la tróclea (*trochlea humeri*, porción medial del cóndilo) se encuentran bien diferenciados, y presentan una constricción entre ambas estructuras en una posición algo más lateralizada del cóndilo humeral. En los ejemplares FMNH P 14342, MACN-PV 2914 y MLP 29-X-8-18 se observa que el cóndilo es un poco menos profundo que en los demás ejemplares fósiles, y más bien extendido latero-medialmente. La tróclea se encuentra bien definida por un margen medial que se extiende distalmente sobrepasando el límite distal del capítulo. El capítulo es levemente convexo, con el borde distal aproximadamente recto (Figura IV.3.a,e,i). La forma del cóndilo se asemeja mayormente a la de *P. cancrivorus* (cóndilo angosto latero-medialmente, con la tróclea bien extendida distalmente y el capítulo con su borde distal casi recto) y en parte a la de *N. nasua* (capítulo con borde distal casi recto) (Figura IV.3.j y k). Por otro lado, *Bassaricyon* y *P. flavus* presentan cóndilos articulares poco profundos (extendidos latero-medialmente), con la tróclea humeral poco extendida distalmente, sin llegar a sobrepasar el límite distal del cóndilo (Figura IV.3.m y n). La mayor reducción de la tróclea se observa en *P. flavus*. El capítulo de las especies de *Bassaricyon* presenta una superficie suavemente convexa, mientras que en *P. flavus* esa convexidad es muy marcada. *Nasuella olivacea* presenta una morfología de la tróclea semejante a la de los prociónidos fósiles pero el capítulo es marcadamente esférico (Figura IV.3.l). Tanto en los ejemplares

fósiles como en los actuales (excepto *P. flavus*) el cóndilo humeral presenta un reborde lateral, particularmente manifiesto en *N. olivacea* y *N. nasua* (Figura IV.3.k y l).

Por encima del cóndilo articular se localizan dos fosas, la fosa coronoidea (*fossa coronoidea* o fosa ulnar), proximal a la tróclea, y la fosa radial (*fossa radialis*) que es proximal al capítulo. La fosa coronoidea es poco profunda en †*Cyonasua* como también en *P. cancrivorus*, mientras que en *N. nasua* y *N. olivacea* es moderadamente cóncava. En las especies de prociónidos arborícolas, *Bassariscus* y *P. flavus*, esta fosa está bien desarrollada. La fosa radial se encuentra en todos los ejemplares fósiles que preservan esta región (el ejemplar MLP 04-VI-10-01 presenta esta zona dañada) formando una concavidad bien manifiesta y con una profundidad mayor a la que presentan *P. flavus*, *Bassaricyon*, *N. olivacea* y *N. nasua*, pero menor a la observada en *P. cancrivorus* (Figura IV.3).

El entepicóndilo (epicondilo medial, *epicondylus medialis*) se encuentra completo casi en la mayoría de los ejemplares fósiles analizados. Presenta un desarrollo moderado e intermedio con respecto a los taxones actuales, aunque variable (menor desarrollo del entepicóndilo de *P. flavus*, *N. nasua* y *N. olivacea*, y levemente mayor o similar en *P. cancrivorus* y *Bassaricyon*). Su orientación es marcadamente en sentido caudal, de forma máxima entre los taxones de prociónidos analizados que presenta algún grado de inclinación caudal (e.g., *P. cancrivorus*). La superficie del entepicóndilo de †*Cyonasua* es marcadamente rugosa en los sectores correspondientes a los orígenes de la mayoría de los músculos flexores del autopodio (Figura IV.3.a,c,d,e,g,i; y Figura IV.7.a-d). Se asemeja en desarrollo y forma al entepicóndilo de *P. cancrivorus*, aunque con un desarrollo caudal mayor. *Bassaricyon* presenta el mínimo desarrollo del entepicóndilo, siendo éste poco proyectado mediamente y mayormente liso (Figura IV.3.m y Figura IV.7.h). Por otro lado, el entepicóndilo de *P. flavus*, *N. nasua* y *N. olivacea* presenta un gran desarrollo medial con bordes muy rugosos y extendidos próximo-distalmente, y en el caso de *N. nasua* inclina levemente en sentido caudal (Figura IV.7.f,g,i). Algunos ejemplares de †*Cyonasua* (e.g., MLP 04-VI-10-1 y MLP 35-X-4-4) presentan sobre la superficie craneal del entepicóndilo, una profunda concavidad oval que sólo se pudo observar en algunos especímenes de *N. nasua* y *N. olivacea*, estando ausente en la mayoría de los taxones actuales (señalado con una flecha negra en la Figura IV.3). El foramen supracondilar (*foramen supracondylare*), por donde circula el nervio mediano y la arteria braquial, se encuentra en todos los

prociónidos, tanto actuales como fósiles, justo por encima del entepicóndilo del húmero. En †*Cyonasua*, este foramen es grande y se encuentra cercano al cóndilo articular; mientras que en los demás prociónidos actuales, este foramen se encuentra más alejado del cóndilo (Figura IV.3).

El ectepicóndilo (epicóndilo lateral, *epicondylus lateralis*) de los prociónidos fósiles y vivientes presenta un pobre desarrollo lateral respecto al entepicóndilo y una superficie con áreas que definen entesis musculares (Figura IV.7). Por encima del mismo se extiende la cresta supracondilar lateral (*crista supracondylaris lateralis*), que es extensa próximo-distalmente, aunque en grado variable en †*Cyonasua* (siendo particularmente breve en FMNH P 14342), pero levemente extendida latero-medialmente. Esta cresta se asemeja en tamaño y forma a la de *P. cancrivorus* y *Bassaricyon*, excepto en el caso del ejemplar fósil MACN-PV 6688, que se observa que la extensión latero-medial es mayor, asemejándose más bien a la cresta lateral presente en *N. nasua*, *P. flavus* y *N. olivacea* (Figura IV.3.f,k,l,n).

La fosa olecraneana (*fossa olecrani*) de los prociónidos fósiles presenta una forma redondeada y muy profunda, sin llegar a perforarse y formar un foramen supratroclear (*foramen supratrochleare*), como sí ocurre en *P. cancrivorus*. Por el contrario, en *P. flavus*, *Bassaricyon*, *N. nasua* y *N. olivacea* es moderadamente a poco profunda, de forma ovalada y con el eje mayor perpendicular al eje axial.

Ulna

La ulna se ha preservado de forma casi completa en MLP 04-VI-10-1 y MACN-PV 9968 (Figura IV.8.a y b), mientras que en otros ejemplares (e.g., MACN-PV 6689, MACN-PV 10050 y FMNH P 14342) sólo se conoce su epífisis proximal (Figura IV.8.c-e).

La diáfisis ulnar presenta un diámetro antero-posterior más grueso (mayor robustez) que el observado en los prociónidos actuales y es levemente curvada (medialmente cóncava). El borde caudal diafisial es recto a levemente convexo, asemejándose a la de *P. cancrivorus*; en cambio, en el resto de los prociónidos actuales este borde presenta diferentes grados de convexidad, llegando a formas muy acentuadas (Figura IV.8.f-m). Sobre el aspecto lateral de la diáfisis, ventral a la articulación con el radio y el húmero, se extiende próximo-distalmente un surco profundo para la inserción muscular del *m. abductor digiti I longus*. Los prociónidos actuales presentan un desarrollo notable de este surco lateral que puede

variar ligeramente intraespecíficamente, siendo menor en las especies de *Bassaricyon* (Figura IV.8). Sobre el aspecto medial y proximal del olécranon de los ejemplares fósiles hay una fosa y el margen caudo-proximal se extiende medialmente, constituyendo un gran espacio para el agarre de fuerte musculatura extensora del antebrazo (*i.e.*, *m. triceps brachii caput mediale* y *m. triceps brachii caput mediale accessorium*) (Figura IV.9.a y d). Entre los taxones actuales, *N. nasua* y *N. olivacea* son las especies que presentan este surco medial más profundo, seguidas por *P. cancrivorus*, y por último *Bassaricyon* y *P. flavus*, quienes presentan un surco superficial (Figura IV.9.e-l).

El olécranon (*olécranon*) de †*Cyonasua* es un proceso relativamente corto y recto respecto al eje sagital, similar al de *P. cancrivorus* (Figura IV.8.a,d,f). Por otro lado, *Bassaricyon* y *P. flavus* presentan el olécranon levemente más extendido, siendo aún más extenso en *N. nasua* y *N. olivacea* (Figura IV.8.g-m). La proyección medial del extremo medio-proximal del olécranon en †*Cyonasua* es intermedia entre lo observado en los prociónidos actuales (Figura IV.10.a y c). En *N. nasua* y *N. olivacea* la proyección medial es máxima (Figura IV.10.g y h), mientras que es similar a levemente más reducida, respecto a †*Cyonasua*, en *Bassaricyon* y *P. flavus*, y casi ausente en *P. cancrivorus* (Figura IV.10.f,i,j).

La escotadura semilunar (*incisura trochlearis*) de †*Cyonasua* es profunda, amplia y con el margen distal moderadamente expandido, asemejándose a la de *P. flavus*, *Bassaricyon* y *N. nasua* (Figuras IV.9.a,d,fh-l; y Figura IV.10). Mientras que *P. cancrivorus* y *N. olivacea* presentan una escotadura un poco más estrecha, siendo más somera en *P. cancrivorus* y más profunda en *N. olivacea* (Figura IV.9.e y g). La escotadura radial (*incisura radialis*) dispuesta lateralmente para la articulación con la cabeza del radio se preservó en los ejemplares MACN-PV 10050, MACN-PV 6689 y MACN-PV 9968 (Figura IV.10 b, d y e). Ésta es relativamente estrecha y sobrepasa el límite distal de la escotadura semilunar, como también se observa en *P. cancrivorus*. Si bien no existen diferencias notables para este carácter entre las demás especies de prociónidos actuales, se observa que en, *N. nasua*, *N. olivacea*, *Bassaricyon* y *P. flavus* la escotadura radial es amplia, presenta una marcada extensión distal respecto a la escotadura semilunar y en los últimos dos taxones está más lateralizada (Figura IV.10). El proceso anconeal se conservó en los ejemplares MLP 04-VI-10-1 y MACN-PV 6689; éste es convexo, bien desarrollado y su margen lateral es más

alongado proximalmente que el medial, de forma semejante a lo que se observa en *P. cancrivorus*. Entre las especies de prociónidos actuales existe bastante variación en la morfología de este rasgo, *P. flavus* y *Bassaricyon* presentan el proceso anconeal amplio latero-medialmente y poco convexo, con sus lados casi de igual extensión proximal; *Nasuella olivacea* tiene el lado medial algo más extendido que el lateral, mientras que el de *N. nasua* es convexo y con ambos lados igualmente proyectados proximalmente. Inmediatamente, distal y medialmente a la escotadura semilunar, se observa en †*Cyonasua* y actuales un área con rugosidades y crestas; esto se debe a marcas (entesis) que deja la inserción del músculo *brachialis*. En †*Cyonasua* y algunos taxones actuales, así como en *P. cancrivorus*, *N. nasua* y *N. olivacea*, llega a presentarse de forma bien marcada, mientras que en los demás esta entesis es menos manifiesta (e.g., *P. flavus* y *Bassaricyon*) (Figura IV.9).

Sobre el aspecto disto-medial de la diáfisis ulnar, se desarrolla una cresta que define cranealmente un área grande y plana para la inserción muscular del *m. pronator quadratus* (Figura IV.9.). Por su posición marcadamente distal y el grado de desarrollo en †*Cyonasua*, esta área se asemeja a la de *N. nasua* y *N. olivacea*, más que a la de *P. flavus* y *Bassaricyon*, ya que en estos últimos dicha plataforma no está muy extendida proximalmente. Contrariamente, esta cresta en *P. cancrivorus* la cresta está menos desarrollada y se localiza más proximalmente en la diáfisis.

La epífisis distal preservada en el ejemplar MLP 04-VI-10-1 es robusta y presenta el proceso estiloides ulnar (*processus styloideus*) inclinado caudalmente respecto al eje sagital de la diáfisis. Esta última característica también se observa en la mayoría de especies actuales de prociónidos excepto en *P. flavus* y *N. olivacea*. En *P. cancrivorus*, el proceso estiloides de la ulna es bien alongado y relativamente grácil, en *Bassaricyon* es fuerte y moderadamente alongado, mientras que en *N. nasua* y *N. olivacea* es corto. La faceta distal para la articulación con el radio (*circumferentia articularis*) es robusta y se proyecta cranealmente, como se observa de manera similar en la mayoría de los prociónidos (más acentuado en *P. flavus* y algunas especies de *Bassaricyon*), mientras que en *P. cancrivorus* la faceta es somera (Figura IV.8 y 9).

Radio

El radio se ha preservado en pocos ejemplares fósiles y de manera muy fragmentaria (Figura IV.11). La porción proximal o cabeza del radio (*caput radii*), para la articulación con el capítulo y la escotadura radial, se preservó solo en el ejemplar MACN-PV 6689. Esta presenta un contorno ovoidal, que respecto a su longitud mayor (latero-medial) se asemeja a la de *P. cancrivorus*, siendo más alargada que en *P. flavus*, y menos que en *Bassaricyon*, *N. nasua* y *N. olivacea* (Figura IV.11.a-f). El borde craneal de la cabeza radial presenta una protuberancia, que también se encuentra presente en la mayoría de las especies actuales, siendo más conspicua en *N. nasua* y *N. olivacea* (Figura IV.11 c y d). La superficie proximal de articulación (*fovea capitis radii*) de la cabeza radial es suavemente cóncava, de forma semejante a lo observado en *P. cancrivorus* y *N. nasua*, mientras que en *Bassaricyon* y *P. flavus* la superficie presenta una concavidad más marcada.

La tuberosidad del radio (*tuberositas radii*) en †*Cyonasua* presenta crestas y surcos profundos, indicando una fuerte inserción muscular (*m. biceps brachii*), como también es observado en algunos prociónidos actuales (e.g., *N. nasua* y *P. flavus*) (Figura IV.11.).

Si bien el radio no se preservó de forma completa en los ejemplares fósiles, a partir de la observación de la porción proximal del radio del ejemplar MACN-PV 6689 y de la diáfisis del ejemplar FMNH P 14342 es posible considerar que probablemente el radio haya tenido algún grado de curvatura, al menos un poco mayor que la observada en *P. cancrivorus*. En la mayoría de los prociónidos actuales, la diáfisis del radio es curva, siendo la superficie craneal y lateral del elemento convexas. Por otro lado, la diáfisis en *P. cancrivorus* tiende a ser más rectilínea que los restantes taxones (Figura IV.12). La diáfisis en el ejemplar FMNH P 14342 y la porción distal de la diáfisis que se preservó en MLP 04-VI-10-1 demuestran que se trata de un elemento robusto, deprimido cráneo-caudalmente, aunque la epífisis distal no se encuentra expandida latero-medialmente como en *N. nasua* y *N. olivacea*. Por otro lado, la diáfisis del radio de *P. flavus* y las especies de *Bassaricyon* es delgada, deprimida cráneo-caudalmente y es angosta latero-medialmente. En una vista caudal de la porción distal de la diáfisis de †*Cyonasua* se observa la presencia de una cresta bien marcada y extendida paralelamente al eje sagital, la cual se sitúa levemente hacia el lado medial (véase “crésta media” en Figura IV.11). Consecuentemente, la diáfisis presenta

un aspecto triangular en sección transversal. Entre los taxones actuales, se observa que en *P. cancrivorus* esta cresta se dispone de manera similar, dejando un área medial reducida para la inserción del *m. pronator quadratus*. Mientras que en *N. nasua*, *N. olivacea*, *P. flavus* y en las especies de *Bassaricyon*, la superficie de inserción para dicho músculo es muy amplia (véase línea negra sobre el tercio distal de la diáfisis del radio en la Figura IV.11).

La epífisis distal (*trochlea radii*) es robusta en †*Cyonasua*, con un proceso estiloides bien extendido distalmente y de contorno triangular. Se asemeja a la de *P. cancrivorus*; mientras que en las demás especies de prociónidos actuales el proceso estiloides radial presenta un desarrollo similar, pero su contorno distal es menos aguzado (*N. nasua*, *N. olivacea*) o romo (*P. flavus*, *Bassaricyon*) (Figura IV.11). La superficie distal carpal (*facies articularis carpea*), que articula con el hueso escafolunar, en el ejemplar fósil MLP 04-VI-10-1 presenta una superficie de forma subcuadrangular, extensa latero-medialmente y con su porción medial estrechándose sobre la cara lateral del proceso estiloides del radio, de forma semejante a lo observado en *P. cancrivorus* (Figura IV.12 a y b). Por otro lado, en los demás taxones de prociónidos la superficie distal carpal presenta una extensión cráneo-caudal levemente mayor y de contorno más oval; observándose de forma más redondeada en *P. flavus* (Figura IV.12 c-f). Esta superficie es ligeramente cóncava en †*Cyonasua* sp. y, al igual que en *P. cancrivorus*, se encuentra en un plano perpendicular al sagital (véase línea punteada en la Figura IV.11); en cambio, en *N. nasua*, *N. olivacea*, *P. flavus* y *Bassaricyon* la superficie articular carpal se encuentra inclinada medialmente.

La escotadura ulnar (*incisura ulnaris*), articulación distal con la ulna ubicada en el margen latero-caudal del extremo distal del radio, es de forma pequeña y ovalada en MLP 04-VI-10-1, semejante a la de *P. cancrivorus*; mientras que en *N. nasua* y *N. olivacea*, *P. flavus* y *Bassaricyon* es levemente más grande (y más distal en los últimos dos taxones) (Figura IV.12 g-l).

Sobre la superficie cráneo-medial de la epífisis distal se localizan surcos muy profundos delimitados por crestas por donde pasan los tendones de los músculos extensores del autopodio. En *P. cancrivorus*, *N. nasua* y *N. olivacea* se observa dichas crestas bien desarrolladas y ubicadas sobre la epífisis distal del radio, mientras que en las demás especies de prociónidos actuales las crestas son bajas pero los surcos son amplios.

Autopodio

Se preservan escasos elementos pertenecientes al autopodio anterior de los prociónidos fósiles, y todos ellos corresponden a un solo ejemplar (MLP 04-VI-10-1) referido a †*Cyonasua* (Figura IV.13.a).

Basipodio

Se preservó un elemento de la serie distal del basipodio, correspondiente al carpiano III izquierdo (*os magnum*) (Figura IV.13 a). Este es un elemento que es bastante conservativo en su morfología entre los miembros del orden Carnivora con los que se ha realizado comparaciones, la principal diferencia observada es su robustez. El carpiano III de †*Cyonasua* sp. presenta un tamaño mayor que el de los prociónidos actuales, pero presenta una forma semejante a la observada en *P. cancrivorus*. El carpiano III de †*Cyonasua* sp. es semicircular en vista lateral y medial. Sobre su cara proximal se encuentra la superficie articular para el hueso escafolunar, la cual es de forma rectangular (eje mayor dorso-ventral), convexa y en su porción dorsal se extiende medialmente. Sobre el aspecto medial se encuentra una fosa de superficie áspera (para la unión con un ligamento interóseo) de modo similar a lo observado en *P. cancrivorus* y *P. flavus*, mientras que en *N. nasua* esta fosa es mucho más profunda. Distalmente se encuentra la faceta articular con el metacarpiano III, que presenta una superficie articular cóncava, dorso-ventralmente alargada y de contorno casi rectangular, con su margen dorsal más extenso que el ventral. Ventralmente el *magnum* presenta una superficie convexa, rugosa y con una tuberosidad que se encuentra más extendida que la que presentan los prociónidos actuales. Sobre su aspecto lateral se observa una faceta en forma de media luna para la articulación con el hueso unciforme, y ventralmente a esta faceta se observa una fosa profunda y rugosa para un ligamento interóseo.

El hueso pisiforme (*os carpi accessorium*, *os pisiforme*) izquierdo se preservó de forma completa en el ejemplar MLP 04-VI-10-1 (†*Cyonasua* sp.) (Figura IV.13 a). Es un elemento robusto de forma cilíndrica a prismático-triangular. El cuello (porción media) es dorso-ventralmente comprimido pero ancho próximo-distalmente, siendo mucho más robusto que el cuello de *P. cancrivorus*; mientras que, el cuello en *N. nasua* y *P. flavus* es delgado. El extremo proximal del pisiforme posee dos facetas levemente cóncavas, con sus

superficies lisas y contactando entre sí en sentido medial. La faceta posterior y lateral, articula con la ulna, y la anterior y medial, articula con el hueso piramidal (*os carpi ulnaris*). Difiere de *P. cancrivorus* en que las facetas en †*Cyonasua* son levemente más cóncavas y la que articula con el piramidal se proyecta ventralmente. Esta última característica también se observa en *N. nasua*. Por otro lado, el extremo distal libre del pisiforme presenta un desarrollo notable respecto al de *N. nasua* y *P. cancrivorus*. Sus bordes están expandidos y son irregulares, observándose una cresta oblicua que separa dos áreas bien definidas para la inserción de musculatura.

Metapodio y acropodio

Se ha preservado el metacarpiano I derecho en el ejemplar MLP 04-VI-10-1 (†*Cyonasua* sp.). Este es corto y robusto, a diferencia de la morfología más grácil observada en las especies actuales de prociónidos (Figura IV.13 a). Así mismo, entre las especies actuales, *N. nasua* y *N. olivacea* son las que más se asemejan a la morfología del metacarpiano I del ejemplar fósil (Figura IV.13). Por otro lado, los metacarpianos en *P. cancrivorus*, *P. flavus* y las especies de *Bassaricyon* son elementos más gráciles y alargados (Figura IV.13). La porción proximal del metacarpiano I del ejemplar MLP 04-VI-10-1 es de mayor tamaño que la distal y con los bordes bien rectos. La faceta proximal para la articulación con el *trapezium* es rectangular, oblicua medialmente, con una superficie convexa y lisa. En la región proximal del área lateral, se encuentra una faceta de forma ovalada bien desarrollada (área de inserción del *m. abductor digiti I longus*), similar a la que presenta *P. flavus* y *N. nasua*, mientras que *P. cancrivorus* presenta esta faceta menos desarrollada. En vista medial se observa la presencia de un área ovoide y cóncava, la que se correspondería con la superficie articular para el metacarpiano II. La diáfisis presenta una cresta ventral en el centro, de mayor desarrollo que la de los prociónidos actuales. La epífisis distal presenta una forma irregular, con protuberancias dorsalmente desarrolladas. Por el contrario, se observa en las especies de prociónidos actuales que no presentan tales salientes muy pronunciadas. La epífisis distal presenta una cabeza (*caput*) para la articulación con la falange proximal de forma poco globular y angosta, con su margen lateral oblicuo y el medial recto (Figura IV.13 a).

Dos falanges proximales de tamaños diferentes correspondientes al autopodio anterior se han preservado en el ejemplar MLP 04-VI-10-1. Ambas falanges son robustas,

gruesas y cortas en comparación con la de los prociónidos actuales, que son más alongadas y delgadas. Entre las especies de prociónidos actuales, *N. nasua* y *N. olivacea* son las que presentan las falanges con morfología más semejante a las de †*Cyonasua*, aunque algo más robustas (cortas y anchas) (Figura IV.13). En vista latero-medial se observa que las diáfisis de las falanges del ejemplar MLP 04-VI-10-1 son marcadamente curvas, con respecto a lo observado entre los actuales. La faceta proximal de articulación de ambas falanges preservadas tiene forma arrañonada (con el eje mayor de la faceta en sentido latero-medial), deprimida y con una superficie bien cóncava como la que presenta *N. nasua*. Las epífisis distales son robustas y los cóndilos ventrales pobremente desarrollados, ésta última característica estaría indicando que posiblemente se trate de falanges correspondientes a los dedos externos (I o V), como también se ha observado en ejemplares actuales de *P. cancrivorus* y *N. nasua* en donde las falanges se encuentran articuladas y es posible discriminar a que dígito corresponde cada una.

IV.1.1.2. Cintura y miembro posterior

Hueso coxal

El hueso coxal (*os coxae*) se preservó en varios ejemplares fósiles de manera muy fragmentaria: MMP 5178, MACN-PV 8209, MACN-PV 6689, MACN-PV 8073 (holotipo de †*Parahyaenodon argentinus*) y MPH P 0122 (Figura IV.14.a,c-f). El hueso coxal del ejemplar FMNH P 14342 se encuentra relativamente completo, aunque muy fracturado (Figura IV.14.b).

La forma general del hueso coxal en todos los ejemplares fósiles se asemeja en parte a la de *N. nasua* y también a la de *P. cancrivorus* (Figura IV.14.a-h).

Las alas ilíacas (*ala ossis ilii*) preservadas en los ejemplares fósiles presentan gran parte de sus bordes distales fracturados, por lo cual no es conocida la morfología exacta de este sector para †*Cyonasua*; sin embargo, se puede observar que son robustas, expandidas cranealmente y que presentan una forma rectangular, como se observa de forma semejante en *P. cancrivorus*, en *N. nasua* y en *N. olivacea*. La porción proximal del ala del ilion se estrecha dorso-ventralmente de manera muy marcada, resultando en un cuerpo (*corpus ossis*

ilii) bien diferenciado pero robusto, con excepción del ejemplar FMNH P 14342 que presenta un cuerpo menos diferenciado (Figura IV.14.b). Por otro lado, en *P. flavus* y las especies de *Bassaricyon*, el ala iliaca presenta una forma rectangular, aunque ligeramente más estrecha dorso-ventralmente, es bien alongada cranealmente y no se diferencia de manera notoria del cuerpo del ilion (Figura IV.14.j y k). La fosa glútea (*facies glutea*) de los prociónidos fósiles es profunda, semejante a los observado en los iliones de *P. cancrivorus* y *N. nasua*; no obstante, en algunos ejemplares de estas últimas especies puede presentar incluso mayor profundidad. En relación a esto, el margen superior delimitado por la línea glútea dorsal se encuentra bien marcado en todos los ejemplares fósiles estudiados (Figura IV.14). El ilion del ejemplar FMNH P 14342 presenta el ángulo cráneo-ventral (*spina iliaca ventralis*) recurvado lateralmente, como se observa en la mayoría de los ejemplares de *N. nasua* y *P. cancrivorus*. En vista dorsal (Figura IV.15) se puede observar que el extremo distal de las alas iliacas de los ejemplares fósiles se encuentran recurvadas lateralmente de manera marcada, como también sucede en *P. cancrivorus* y *N. nasua*. En *N. olivacea* esta característica está menos manifiesta, mientras que en *Bassaricyon* y *P. flavus* son mayormente rectas, de modo tal que quedan casi paralelas con respecto al eje axial (Figura IV.15). El tubérculo para el origen del *m. rectus femoris* (*area lateralis*, área sobresaliente inmediatamente distal al acetábulo) presenta una superficie rugosa, con gran desarrollo de crestas y pequeñas fosas en el ejemplar MMP 5178, mientras que en los ejemplares MACN-PV 8209 y FMNH P 14343 este área es irregular y con pequeñas protuberancias. En las especies actuales, este tubérculo presenta un desarrollo muy variable; por ejemplo, en los taxones *P. flavus*, *Bassaricyon* y *P. cancrivorus* presenta un desarrollo que puede ser moderado o conspicuo, en *P. cancrivorus* forma un área amplia, pero no desarrolla fuertes protuberancias; mientras que en *N. nasua* y *N. olivacea* en general presentan un buen desarrollo, llegando a formarse en algunos ejemplares, prominencias laterales desarrolladas.

El acetábulo (*acetabulum*) de los prociónidos fósiles de América del Sur es amplio y profundo, como también se observa en la mayoría de los taxones actuales. Su margen dorsal se encuentra extendido lateralmente, pero en menor grado que en *P. cancrivorus*, *N. nasua* y *N. olivacea*. Por otro lado, los taxones arborícolas *P. flavus* y las especies de *Bassaricyon*, presentan un acetábulo más circular, bien lateralizado, con su borde dorsal cóncavo y sin proyectarse lateralmente (Figura IV.14 y 15).

La espina isquiática (*spina ischiadica*) presenta distintos grados de desarrollo en los diferentes taxones. En los ejemplares fósiles la espina es visible, con un desarrollo intermedio respecto a todos los prociénidos actuales (Figura IV.14 y 15). Esta espina presenta un desarrollo semejante o mayor al observado en *N. nasua* y *N. olivacea*, mientras que en *P. cancrivorus* presenta un desarrollo menor. Por otro lado, las especies de *Bassaricyon* (excepto *B. neblina* con un desarrollo intermedio) y *P. flavus*, presentan un desarrollo bien marcado formando un pequeño proceso, que se proyecta en muchos de ellos, sobre el aspecto dorso-medial del hueso coxal. Por otro lado, la espina en el ejemplar MACN-PV 8073 (holotipo de †*P. argentinus*) está pobremente desarrollada, presentando forma aplanada, como ocurre en algunos especímenes de *P. cancrivorus*.

La tuberosidad isquiática (*tuber ischiadicum*) se ha preservado en algunos ejemplares fósiles (e.g., MMP 5178, MACN-PV 8209, MPH P 0122). En estos, la tuberosidad presenta una superficie prominente y orientada lateralmente para la inserción de musculatura asociada al complejo isquio-tibial. Su forma y tamaño se asemeja a la que se reconoce en *P. cancrivorus*. Por otro lado, *N. nasua* y *N. olivacea* presentan una condición intermedia en el desarrollo, mientras que en las especies de *Bassaricyon* y *P. flavus* la tuberosidad es más pequeña. El ejemplar FMNH P 14342 preserva la porción posterior (*tabula ossis ischii*) y ventral (*ramus ossis ischii*) del isquion y el pubis, si bien el material se encuentra muy reconstruido, se observa que las superficies de estos elementos son muy amplias (Figuras IV.14 y 15).

El cuerpo isquiático (*corpus ossis ischii*), preservado en algunos ejemplares fósiles, esta comprimido latero-medialmente, con el eje dorsal caudalmente alongado con respecto al largo total del hueso coxal. Esta extensión caudal relativamente larga se observa también en *P. cancrivorus*, *N. nasua* y *N. olivacea* (Figura IV.14.a-d); mientras que en las especies de *Bassaricyon* y *P. flavus* es menor. Por otro lado, el isquion en los ejemplares fósiles se lateraiza en su extremo distal, asemejándose a *N. nasua*, *N. olivacea*, *P. flavus*, *B. medius* y *B. neblina* (Figuras IV.15.a,b,d,e,h-j).

Por otro lado, se puede observar que el eje longitudinal antero-posterior formado entre el cuerpo principal del ilion e isquion (tomando como vértice el punto medio del acetábulo) forma un ángulo ilio-isquiádico (véase Lessertisseur J y Saban, 1967, p. 1005)

que puede tomar diferentes valores entre las especies actuales y fósiles (véase Tabla IV.1). Los ejemplares fósiles presentan valores para este ángulo más agudos respecto a la mayoría de los prociónidos actuales, excepto *P. cancrivorus* cuyo ángulo es el más agudo.

Fémur

El fémur (*Os femoris*) se ha preservado de manera completa en los siguientes ejemplares fósiles: MACN-PV 6237, FMNH P 14342 y MPH P 0122; y de manera incompleta en: MMP 5178, FMNH P 14397, MACN-PV 6689, MACN-PV 8209 y MACN-PV 4339 (holotipo de †*T. argentinus*) (Figura IV.16.a-h). Estos fémures son similares entre sí, presentando mayores diferencias en sus epífisis distales. En general se observa que son más robustos que el de las especies actuales, asemejándose principalmente al fémur de *P. cancrivorus* y también, en parte, al de *N. nasua*. Los ejemplares fósiles MMP 5178 y MPH P 0122 presentan el fémur un poco más grácil que los de MACN-PV 6237 y FMNH P 1434 (Figura IV.16.a,b,c,e).

Las epífisis proximales son robustas, presentan la cabeza femoral (*caput ossis femoris*) de gran tamaño, con su superficie articular muy convexa y extendida sobre el cuello, en especial en MACN-PV 8209 y en menor medida en los demás fósiles (Figura IV.16 y 18). Esta última característica se observa también, aunque en menor grado, en *P. cancrivorus*, *N. nasua* y *Bassaricyon*. La *fovea capitis* se encuentra localizada sobre el aspecto postero-medial de la circunferencia de la cabeza en todos los ejemplares fósiles, como ocurre en *P. cancrivorus*. En cambio, en las demás especies de prociónidos actuales la *fovea capitis* varía en posición, pero se dispone mayormente en una posición medial y un poco más dorsal (proximal) (Figura IV.18).

El cuello (*collum ossis femoris*) del fémur de la mayoría de los ejemplares de prociónidos fósiles es robusto, largo y ancho en sentido próximo-distal. Presentan un apartamiento de la cabeza respecto a la diáfisis femoral notablemente mayor que lo observado para las especies actuales. La cabeza femoral no se halla bien diferenciada del cuello, a diferencia de lo que ocurre en las especies de *Bassaricyon* y *P. flavus*, que a pesar de presentar un cuello corto, este es angosto (Figura IV 16 y 17). *Procyon cancrivorus* también presenta un cuello ancho, pero un poco más corto que el de los ejemplares fósiles; mientras que en *N. nasua* el cuello llega a ser casi tan largo como en los ejemplares fósiles

pero más estrecho y dirigido proximalmente (*i.e.*, ángulo diáfisis-cuello mayor). Con respecto al ejemplar MPH P 0122 se observa, que a diferencia de los demás prociónidos fósiles, la cabeza se encuentra bien diferenciada ya que presentan un cuello estrecho, asemejándose mucho más en su forma a la de la especie *N. nasua* (Figura IV.16.b y j; y Figura IV.17.b y j). Asimismo, es importante hacer notar que el ejemplar MPH P 0122 presenta caracteres de un adulto-juvenil, por lo que algunas de estas diferencias pueden deberse a su edad. Por otro lado, los cuellos femorales de las especies arborícolas *Bassaricyon* y *P. flavus* son más estrechos, cortos y bien diferenciados de la cabeza, que es bien convexa y con forma de hemiesfera.

El trocánter mayor (*trochanter major*) de los ejemplares fósiles de †*Cyonasua* se extiende proximalmente sin sobrepasar el límite superior de la cabeza femoral. La superficie de inserción proximal para algunos músculos del complejo glúteo, se asemeja en desarrollo a la de *P. cancrivorus* y *N. nasua*, mientras que en *N. olivacea* se encuentra muy reducida. Por otro lado, *Bassaricyon* y *P. flavus* presentan un trocánter mayor más expandido proximalmente, extendiéndose hasta el margen proximal de la cabeza femoral (Figura IV.16). El aspecto lateral y distal del trocánter mayor en †*Cyonasua* presenta una superficie, para la inserción del *m. gluteo superficialis*, amplia, bien extendida distalmente sobrepasando ampliamente el nivel en el que se encuentra el trocánter menor. Estas mismas características se observan en *P. cancrivorus*, *N. nasua* y *N. olivacea*, pero a diferencia de ellas, †*Cyonasua* no llega a formar un tercer trocánter incipiente como se puede observar en la Figura IV.17.i-k, señalado con una flecha negra. Por el contrario, en *P. flavus* y las especies de *Bassaricyon* el trocánter mayor se extiende distalmente hasta aproximadamente la altura del trocánter menor y también no llega a formar un tercer trocánter (Figura IV.17.l-m).

El trocánter menor (*trochanter minor*) se presenta, en casi la totalidad de los ejemplares fósiles estudiados, como una prominencia más desarrollada que la que presentan los prociónidos actuales. Para el caso del ejemplar MMP 5178 no ha podido ser observado en su totalidad ya que el fémur se encuentra fracturado en la porción distal. En la mayoría de los ejemplares fósiles (MACN-PV 8209, MPH P 0122, MMP 5178 y FMNH P 14342), y a diferencia de los taxones actuales, el trocánter menor se encuentra protruido caudalmente. Mientras que, en los demás ejemplares fósiles (MACN-PV 4339 holotipo de †*T. argentinus*

y MACN-PV 6237) se encuentra dirigido medialmente, llegando a sobrepasar ligeramente el borde medial como en todos los prociónidos actuales (Figura IV.17 y 18).

La profundidad y extensión distal de la fosa trocantérica (*fossa trochanterica*) en los prociónidos fósiles es similar a la que se observa en *N. nasua* y *N. olivacea*, extendiéndose hasta la altura del trocánter menor (Figura IV.17.a,b,c,e,j,k). Por otro lado, en *P. cancrivorus* esta fosa es un poco más amplia y está más extendida distalmente, sobrepasando el nivel en donde se encuentra el trocánter menor (Figura IV.17.i). Los taxones *Bassaricyon* y *P. flavus*, presentan una fosa un poco más estrecha y poco extendida distalmente, sin llegar al nivel del trocánter menor (Figura IV.17.l y m).

Tanto en los prociónidos fósiles como en *N. nasua* y *N. olivacea*, se observa que el labio lateral (*labium laterale*, ubicado distalmente al trocánter mayor) es conspicuo y extendido distalmente hasta los dos tercios proximales de la diáfisis; mientras que en *P. cancrivorus* este tiende a estar menos extendido y poco desarrollado, y en *P. flavus* y *Bassaricyon* es rudimentario (Figura IV.17). Con respecto al labio medial (*labium mediale*, distalmente al trocánter menor), este se observa notablemente marcado en el ejemplar MMP 5178 y en una posición caudal, mientras que es menos notable en los demás ejemplares (MACN-PV 4339 holotipo de †*T. argentinus*, MACN-PV 6237, FMNH P 14342 y MPH P 0122). Entre los taxones actuales, el labio medial se encuentra bien desarrollado en la mayoría de los ejemplares de *P. cancrivorus*, y en especial en *N. nasua* y *N. olivacea*, ubicándose sobre el margen medial, y para el caso de *N. nasua* esta labio conforma una pequeña protuberancia medial. Mientras que en los taxones arborícolas de *Bassaricyon* y *P. flavus* presenta poca extensión distal, es menos manifiesto e incluso puede estar ausente (Figura IV.17). Entre ambos labios queda definida una zona rugosa triangular que se denomina *facies aspera*, en cuya superficie se insertan músculos aductores del miembro posterior. Los ejemplares fósiles MMP 5178, MACN-PV 6237 MACN-PV 8209 y MPH P 0122 presentan una *facies aspera* con muchas rugosidades, extendida distalmente, pero relativamente estrecha (latero-medialmente). En *N. nasua* y *N. olivacea* esta superficie es más amplia latero-medialmente, pero menos extendida distalmente. En el ejemplar FMNH P 14342 se observa que esta superficie presenta un tamaño mayor y se extiende distalmente, asemejándose a la de *P. cancrivorus*. Por otro lado, las especies arborícolas de *Bassaricyon* y *P. flavus* presentan un pobre desarrollo de esta área (Figura IV.17).

La diáfisis de los prociónidos fósiles de América del Sur presenta la superficie lateral y caudo-distal cóncava, asemejándose a la de *N. nasua*, *N. olivacea* y *P. cancrivorus*. Por el contrario, *Bassaricyon* y *P. flavus* presentan diáfisis rectilíneas (Figuras IV.16 y 17).

Con respecto a la epífisis distal del fémur se pudieron diferenciar dos morfotipos. Uno de ellos se encuentra representado por los ejemplares MMP 5178, MPH P 0122 y MACN-PV 4339 (holotipo de †*T. argentinus*). Los miembros de este grupo se caracterizan por presentar la epífisis de forma rectangular en vista distal, con el eje mayor en sentido cráneo-caudal, y surco patelar del fémur (*trochlea ossis femoris*) angosto, con bordes bien definidos y cóncavo. Además, para este morfotipo, se observa que los cóndilos laterales y mediales se diferencian notablemente en tamaño, siendo el medial más angosto, pero a su vez desarrollado y más extendido caudo-medialmente que el lateral. Por otro lado, el segundo morfotipo contiene a los demás ejemplares fósiles (MACN-PV 8209 y MACN-PV 6237), que se caracterizan por presentar la epífisis de forma más bien cuadrangular en vista distal, es decir, con el eje cráneo-caudal y latero-medial de longitud similar, o este último eje levemente predominante con respecto al otro. Además, presentan el surco patelar ancho, con poca extensión próximo-distal, bordes laterales reducidos y cóndilos femorales de tamaño y extensión caudal semejantes entre sí (Figura IV.19).

Entre las especies actuales, el primer morfotipo (rectangular) se observa en *N. nasua* y *N. olivacea* (aunque con un mayor grado de asimetría en el desarrollo de las crestas que delimitan al surco patelar); mientras que, el segundo (cuadrangular) se asemeja al de *P. cancrivorus*, *P. flavus* y las especies de *Bassaricyon*. No obstante, se observa en estos últimos dos taxones, que las características del segundo morfotipo son más acentuadas. Por otro lado, el ejemplar FMNH P 14342 presenta la epífisis distal deformada posiblemente por diferentes fuerzas acontecidas durante los procesos de fosilización, por lo que resulta difícil obtener una aproximación real de su morfología (Figura IV.19.e).

Tanto el epicóndilo medial (*epicondylus medialis*) como el lateral (*epicondylus lateralis*) no presentan gran desarrollo en los ejemplares fósiles y especies actuales estudiadas, y son semejantes en su morfología. Sobre el epicóndilo lateral, se observa que la mayoría de los ejemplares fósiles (e.g., MMP 5178, MACN-PV 8209, MPH P 0122 y MACN-PV 4339) presentan una cresta y una fosa posterior (*fossa extensoria*) bien

manifiesta, sobre la que se originan músculos flexores del autopodio (*mm. gastrocnemius caput laterale* y *flexor digitorum superficialis*; señalado con una flecha blanca en las figuras IV.16 y 17). En los ejemplares MACN-PV 6237 y FMNH P 14342, esta cresta y fosa se encuentran presentes, pero menos definidas que en los demás ejemplares fósiles. Los prociónidos actuales no presentan un desarrollo de la cresta lateral como si se observa en la mayoría de los fósiles; no obstante, en *P. cancrivorus*, *N. nasua*, *Nasuella* y *P. flavus* se puede diferenciar la existencia de una superficie rugosa, levemente cóncava, coincidente con la zona caudal del epicóndilo lateral.

Rótula

La rótula (*patella*) se preservó en el ejemplar MPH P 0122. Es un hueso fuerte, de forma triangular, con el borde proximal más voluminoso y el distal constreñido. Se observa que *P. cancrivorus* presenta una forma y desarrollo muy semejante a la de este ejemplar fósil; en cambio, la rótula de *N. nasua* es menos voluminosa y más alargada distalmente. Por el contrario, en *P. flavus* es de contorno circular y en *B. medius* cuadrangular (Figura IV.20).

Tibia

Este elemento se ha preservado en los siguientes ejemplares fósiles: MMP 5178, MLP 34-VI-20-6, MACN-PV 6689, MPH P 0122 y FMNH P 14342 (Figura IV.21.a-e). La tibia es robusta, con sus diáfisis notablemente curvas y con una marcada convexidad medial. Si bien todas las diáfisis de los prociónidos vivientes tienden a presentar una forma curvilínea, los prociónidos fósiles presentan el mayor grado de curvatura, seguido por las especies *N. nasua* y *N. olivacea*, luego por *P. cancrivorus*, seguido por *P. flavus* y por último *Bassaricyon*, quienes presentan las diáfisis más rectilíneas con una ligera curvatura proximal. A medida que el grado de curvatura de la diáfisis va disminuyendo en estos taxones actuales, las diáfisis se van haciendo más gráciles (Figuras IV.21.f-j; y Figura IV.22.f-j).

La epífisis proximal del ejemplar MMP 5178, presenta una forma triangular, similar a la observada en *N. nasua* y *N. olivacea*. El cóndilo lateral (*condylus lateralis*) presenta una superficie levemente convexa cranealmente y plana caudalmente. El fragmento preservado del cóndilo medial (*condylus medialis*) presenta una superficie levemente cóncava, ubicada

un poco más distal respecto al cóndilo lateral (Figura IV.22). Esta característica se observa en la mayoría de los prociónidos actuales, aún así, MMP 5178 muestra mayores semejanzas con *N. nasua*, *N. olivacea* y *P. cancrivorus*; mientras que en *P. flavus* y *Bassaricyon* la diferencia de profundidades no es tan acentuada. Los tubérculos intercondilodeos mediales y laterales (*tuberculum intercondylare mediale et laterale*), los cuales están formando la eminencia intercondilar (*eminencia intercondylaris*) se encuentran elevados en los ejemplares fósiles MMP 5178 y FMNH P 14342, así como también en *N. nasua*, *N. olivacea*, *P. cancrivorus* y *Bassaricyon*, estableciendo un área intercondilar central (*area intercondylaris centralis*) definida y en forma de surco; mientras que, por otro lado, *P. flavus* presentan estos tubérculos disminuidos de tamaño, dejando un surco central superficial (Figura IV.22).

La tuberosidad tibial (*tuberositas tibiae*) está muy desarrollada y bien extendida cranealmente, incluso en mayor grado que en *N. nasua* y *N. olivacea*, quien presenta entre los actuales la tuberosidad más desarrollada (Figura IV.23.a,e,f). *Procyon cancrivorus* presenta una tuberosidad de desarrollo intermedio, mientras que en las especies de *Bassaricyon* y *P. flavus* el desarrollo de la tuberosidad es muy pobre (Figura IV.23.d,g,h). La tuberosidad tibial en los prociónidos fósiles, así como en *N. nasua* y *N. olivacea*, se continúa distalmente en forma de una cresta (cresta tibial o *margo cranialis*) que decrece en tamaño hasta reducirse totalmente cerca del tercio distal de la diáfisis. Esta cresta en *P. cancrivorus* y las especies de *Bassaricyon* se encuentra poco desarrollada, mientras que en *P. flavus* es incipiente o ausente. Además, en los ejemplares de †*Cyonasua*, *N. nasua* y *N. olivacea*, se observa una superficie muy cóncava sobre el aspecto lateral de la tuberosidad tibia y porción proximal de la cresta tibial, mientras que sobre el aspecto medial, la superficie es convexa (Figura IV.21).

Sobre la superficie caudal de la diáfisis tibial de los ejemplares fósiles se observa la presencia de crestas longitudinales muy marcadas, la medial corresponde a la línea para el músculo *popliteus* (*linea m. poplitei*). La superficie caudal de *P. cancrivorus*, *N. nasua* y *N. olivacea*, también presenta estas crestas de buen desarrollo, mientras que en las demás especies de prociónidos actuales (e.g., *P. flavus*, *B. alleni*, *B. medius*) la línea poplítea es insipiente. Lateralmente a esta línea se observa en los prociónidos fósiles, dos fosas delimitadas por crestas conspicuas, esto estaría indicando la presencia de superficies bien

delimitadas para el origen de músculos como, por ejemplo, el *m. tibialis caudalis* y *m. flexor digitorum lateralis*. En *P. cancrivorus*, *N. nasua* y *N. olivacea* se observa un surco amplio y cóncavo delimitado por una cresta lateral. En *P. flavus* y *Bassaricyon* también se forma un gran surco, pero su superficie es levemente cóncava, debido a que la cresta media (línea poplíteica) y lateral son bajas (Figura IV.22).

La epífisis distal de la tibia de †*Cyonasua* es robusta, asemejándose mucho a las de *N. nasua* y *N. olivacea*, y en menor medida a la de *P. flavus* (Figuras IV.21 y 22). El maléolo medial (*malleolus medialis*) de todos los ejemplares fósiles estudiados (MMP 5178, MPH P 0122 y FMNH P 14342) se encuentra bien extendido distalmente, como en todos los prociónidos actuales. En estos ejemplares de prociónidos fósiles está dirigido medialmente, en cambio, en las especies de prociónidos actuales presentan menor grado de inclinación (e.g., *N. olivacea*, *N. nasua* y *P. cancrivorus*, *Bassaricyon*) o, puede estar distalmente extendido de manera rectilínea (*P. flavus*) (Figura IV.21). La superficie medial del maléolo de los prociónidos fósiles es plana y lisa, pero en su aspecto caudal se observa, al menos en el ejemplar MMP 5178 como también en *P. cancrivorus*, el desarrollo de tres crestas que definen dos surcos oblicuos (*sulcus malleolaris*) para el paso de los tendones de los *mm. flexor digitorum lateralis* y *tibialis caudalis*. En cambio, en los taxones actuales la cresta intermedia está levemente marcada o ausente, y se desarrolla solo un surco muy ancho y profundo, delimitado por dos crestas periféricas demuy conspicuas (Figura IV.22). Sobre el aspecto lateral de la epífisis distal de los ejemplares fósiles MMP 5178 y MACN-PV 6689 se observa la faceta articular (*incisura fibularis*) con la fibula de forma oval, plana y con sus contornos marcados como en *N. nasua* y *N. olivacea*. Entre las demás especies actuales, *P. cancrivorus* presenta una faceta redondeada y plana, mientras que *P. flavus* y *Bassaricyon* exhiben una faceta articular ovalada, pero con la superficie ligeramente convexa.

La faceta articular distal (*cochlea tibiae*) de los prociónidos fósiles presenta una forma relativamente rectangular, con el borde caudo-lateral ligeramente oblicuo y una cresta media, de dirección cráneo-caudal y baja, la cual se encuentra rodeada de dos surcos someros, uno medial y otro lateral a la misma (Figura IV.23). Si bien esta estructura es similar a la de *P. cancrivorus*, en esta especie la faceta se presenta de forma un poco más cuadrangular y con la cresta media bien marcada. En cambio, en *N. nasua* y *N. olivacea* la faceta distal presenta una forma triangular (borde caudo-lateral marcadamente oblicuo), con

el eje latero-medial extenso, y con la cresta media desarrollada, definiendo dos surcos laterales profundos. Con respecto a *Bassaricyon* y *P. flavus*, estos taxones presentan una faceta también de forma triangular (borde caudo-lateral oblicuo), pero con el eje latero-medial poco extendido y la cresta media muy baja, delimitando surcos laterales poco profundos (Figura IV.23).

Fíbula

La fíbula se preservó en muy pocos ejemplares de †*Cyonasua*: MMP 5178, MLP 34-VI-20-6 (Figura IV.a-c). Se trata de un elemento relativamente robusto, similar en este rasgo a la fíbula de *N. nasua* y *N. olivacea* (Figura IV.21.g y h, y Figura IV.22.g y h). Por otro lado, *P. cancrivorus*, *P. flavus* y *Bassaricyon* presentan la fíbula relativamente grácil, y en estos dos últimos taxones tiene forma rectilínea (Figura IV.24.d-f). La epífisis proximal de la fíbula del ejemplar MMP 5178 no se ha preservado, pero sí, en parte, en el ejemplar MLP 34-VI-20-6. En este último se observa una epífisis proximal bien desarrollada, cuya forma completa podría asemejarse a la de *P. cancrivorus*, en el cual los bordes están antero-posteriormente expandidos en forma moderada respecto a otros prociónidos (Figura IV.24.a y d). La epífisis fibular proximal de *Bassaricyon* y *P. flavus* tiene forma redondeada (Figura IV.24.f y e). Una característica particular presente en *N. nasua* y *N. olivacea*, no hallada en los demás prociónidos actuales, es la fusión de la epífisis proximal de la fíbula con la de la tibia (véase Figuras IV.21 y 22). Entre los ejemplares fósiles, FMNH P 14342 preserva la porción lateral de la epífisis proximal de la tibia, en donde articula la fíbula (*facies articularis fibularis*), y no se observan rastros de fusión de estos elementos.

La diáfisis fibular de los ejemplares de prociónidos fósiles presenta una forma sigmoidea y triangular en sección transversal, aunque distalmente se vuelve aplanada y comprimida latero-medialmente. Esta estructura presenta bordes (anterior y lateral) ligeramente marcados a redondeados, mientras que el borde postero-medial (borde interóseo, *margo interosseus*) donde se une la membrana interósea está adelgazado. *Procyon cancrivorus*, *N. nasua* y *N. olivacea* presentan el margen interóseo similar, pero los márgenes anterior y posterior también son delgados. Por otro lado, la diáfisis fibular de *P. flavus* y *Bassaricyon* presenta todos sus márgenes redondeados.

La epífisis distal se encuentra casi completa en MMP 5178. En vista medial la superficie articular (*facies articulares malleoli*) para la tibia y el astrágalo, presenta dos facetas que se pueden diferenciar por el desnivel que presenta una respecto a la otra. La faceta proximal, para la articulación con la tibia, es más pequeña, cóncava y profunda; mientras que la distal, para la articulación con el astrágalo, es más grande, redondeada, plana y más expandida lateralmente respecto a la primera (Figura IV.24.b). Esta superficie articular distal se observa de forma similar en *P. cancrivorus*, mientras que en *N. nasua* y *N. olivacea* ambas facetas son más angostas. Las especies de *Bassaricyon* presentan un leve desnivel entre las dos superficies de articulación, siendo la faceta para el astrágalo de forma oval y levemente oblicua. Por otro lado, si bien *P. flavus* presenta una superficie articular sin una diferenciación clara entre ambas facetas internas, se observa que hay una sutil división en donde la faceta para la tibia (proximal) queda muy reducida, mientras que la faceta de articulación con el astrágalo (distal) está mucho más desarrollada, presentando una forma ovalada y bien extendida próximo-distalmente (Figura IV.24). El maléolo lateral (*malleolus lateralis*) está incompleto en el ejemplar MMP 5178, pero se llegan a diferenciar, sobre el aspecto caudo-lateral, crestas que delimitan un surco bien definido para el paso del tendón del *m. fibularis longus*. Este surco se manifiesta de forma semejante en todos los prociénidos actuales, aunque de manera más conspicua en *P. flavus*.

Autopodio

Basipodio

El astrágalo (*talus*) se ha preservado de forma completa en los ejemplares de prociénidos fósiles estudiados MACN-PV 2352, MACN-PV 6229 y MACN-PV 8073 (holotipo de †*P. argentinus*), y de manera incompleta en el ejemplar MMP 5178 (Figuras IV.25-28 a-d). La morfología es muy similar en todos los astrágalos analizados, excepto en uno (MACN-PV 6229), el cual muestra algunas características particulares que serán detalladas a continuación. De modo general, presentan a una morfología astragalar con características comunes a *P. cancrivorus*, *N. nasua* y *N. olivacea* (Figuras IV.25-28 e-g).

El cuerpo astragalar (*corpus tali*) de los ejemplares fósiles estudiados presenta la tróclea (*trochlea tali*) cuadrangular, con los márgenes laterales y mediales levemente elevados, de extensión semejante entre ellos, y con el valle medio (surco troclear)

relativamente amplio y somero. Estas últimas características se encuentran más acentuadas (márgenes muy bajos y valle muy somero) en el ejemplar MACN-PV 6229, que también presenta el margen lateral más extendido proximalmente que el medial (Figuras IV.25 y 26 a).

Con respecto a los prociónidos actuales, se observa que la tróclea de *P. cancrivorus* también es cuadrangular, pero los márgenes son más elevados, marcando un profundo valle medio. Mientras que en *N. nasua* y *N. olivacea* la tróclea se estrecha de manera leve posteriormente, y los márgenes trocleares no son tan elevados como *P. cancrivorus* por lo que el valle medio es menos profundo, asemejándose en esta última característica a lo observado en la tróclea de los ejemplares fósiles. Por otro lado, *Bassaricyon* y *P. flavus* presentan márgenes trocleares muy bajos y el valle medio superficial, estas características se asemejan a las observadas en el ejemplar fósil MACN-PV 6229, pero a diferencia de este último, en los taxones mencionados, la tróclea es más angosta y se estrecha posteriormente (véase Figura IV.26). Además, el ejemplar MACN-PV 6229 como también *Bassaricyon*, presentan el margen lateral marcadamente más elevado que el medial.

En vista medial se observa que los ejemplares fósiles presentan una tróclea astragalar bastante convexa y elevada de forma similar a la de *N. nasua* y *N. olivacea*; en cambio, *P. cancrivorus* la tróclea es muy pronunciada (muy convexa), mientras que en *Bassaricyon* y *P. flavus* es baja (poco convexas) (Figura IV.27).

En vista plantar, la superficie de articulación lateral del astrágalo (*facie articularis calcaneae* lateral o faceta ectal) con el calcáneo en MACN-PV 8073 (holotipo de †*P. argentinus*) y MACN-PV 2352 es cóncava y se extiende craneo-caudalmente, mientras que en MACN-PV 6229 presenta menos concavidad. Entre los taxones actuales, *N. nasua*, *N. olivacea* y *P. cancrivorus* presentan una faceta levemente más ancha y muy cóncava (Figura IV.28, se observa una menor extensión debido a dicha concavidad pronunciada) respecto a los ejemplares de prociónidos fósiles estudiados. Mientras que, *Bassaricyon* y *P. flavus* presentan una faceta de articulación angosta y con concavidad menos acentuada que la de los fósiles. De acuerdo con esto, †*Cyonasua* y †*Parahyaenodon* presentan una morfología intermedia entre los dos grupos de actuales recién señalados.

Con respecto a la superficie de articulación plantar medial del astrágalo con el calcáneo (facie articularis calcaneae medial o faceta ental), en los ejemplares fósiles se observa que es de pequeño tamaño, presenta forma redondeada a oval, es levemente convexa a plana, ocupando sólo una pequeña porción proximal del cuello (collum tali) y está ligeramente inclinada en sentido medial (Figuras IV.27 y 28). Respecto a la pobre extensión distal de la faceta medial, †*Cyonasua* y †*Parahyaenodon* se asemejan a *P. cancrivorus*, pero presentan una inclinación en sentido medial levemente mayor, asemejándose en esta característica a *N. nasua* y *N. olivacea*. Por último, *P. flavus* y *Bassaricyon* presentan la faceta medial marcadamente alongada, se extiende próximo-distalmente por casi toda la extensión del largo cuello y llega a contactar en la mayoría con la faceta de la cabeza astragalar (caput tali) y presenta una gran inclinación en sentido medial (Figuras IV.27 y 28).

La cabeza astragalar de todos los ejemplares fósiles es convexa y de forma ovalada, pero con el margen medial estrecho, asemejándose a la forma de la cabeza de *P. cancrivorus*. El ejemplar MMP 5178 presenta el margen medial más angosto, aunque parte de ese margen se encuentra fracturado. *Nasua nasua* y *Nasuella olivacea* presentan cabezas levemente más convexas que la de los ejemplares fósiles y con su margen medial más estrecho. Las especies de *Bassaricyon* y *P. flavus* presentan una cabeza también ovalada pero aún más convexa que todos los demás taxones, llegando a parecer en algunos ejemplares una semiesfera en las vistas dorsal y plantar (Figuras IV.26 y 28).

El cuello astragalar en los ejemplares fósiles es robusto y corto, siendo un poco más angosto en el ejemplar MACN-PV 6229, que en esta característica se asemeja mayormente a *P. cancrivorus*. Por otro lado, *N. nasua* y *N. olivacea* presentan cuellos estrechos y ligeramente más largos, y *Bassaricyon* y *Potos* presentan el cuello astragalar muy estrecho y extenso (Figura IV.26).

En vista dorsal se observa que el ángulo de declinación medial del cuello (conformado por la intersección del eje de la tróclea que pasa por el valle troclear, y el eje del cuello, véase Lessertisseur y Saban, 1967, p. 925) es menor en los ejemplares fósiles respecto al que presentan los taxones actuales. Este ángulo es mayor en *P. cancrivorus*, *N. nasua* y *N. olivacea*, pero más amplio en *Bassaricyon* y *Potos* (Figura IV.26). Respecto al

ángulo de torsión o de rotación de la cabeza astragalar (se mide entre el plano horizontal y el eje de la faceta escafolunar; véase Lessertisseur y Saban, 1967, pág. 925) se observa que varía respecto en distintos ejemplares fósiles, MMP 5178 presenta el ángulo mayor ($\sim 28^\circ$), mientras que en los demás ejemplares oscila en torno a 15° . *Nasua nasua* y *Nasuella olivacea* presentan los ángulos mayores entre las especies actuales ($\sim 20^\circ$ y 26° respectivamente). Las especies de *Bassaricyon* presentan un amplio rango de torsión o rotación de la cabeza astragalar; *P. flavus* presenta un ángulo $\sim 10^\circ$, *B. alleni* presenta un ángulo de 12° y *B. neblina* es la especie que registra el valor más amplio siendo el ángulo de 17° . Por último, *P. cancrivorus* presenta el menor valor para este (de $4,4^\circ$ en promedio) siendo el más agudo (Figura IV.25).

El calcáneo se preservó en los ejemplares fósiles MMP 5178, MACN-PV 2352 y MACN-PV 8073 (holotipo de †*P. argentinus*) (Figura IV.29 y 30 a-c). Se trata de elementos robustos que presentan características diferentes marcadamente respecto a todas las formas de prociónidos actuales, como la presencia de la tuberosidad calcanea (*tuber calcanei*) robusta sobre la porción cercana a las facetas de articulación y que se angosta progresivamente hacia su ápice, y un robusto *sustentaculum tali*. Por otro lado, presenta algunos aspectos más similares a *P. cancrivorus* que al resto de los taxones de prociónidos actuales. Se asemejan a *P. cancrivorus* por su robustez, por la presencia de la tuberosidad calcanea de longitud intermedia e inclinada ligeramente en dirección plantar, también por la presencia del proceso troclear lateral escasamente desarrollado (aunque levemente más que *P. cancrivorus*), y por la pobre extensión medial del *sustentaculum tali*. Por otro lado, los ejemplares fósiles comparten con *N. nasua* y *Bassaricyon* una faceta articular lateral o talámica (*lateral facie articularis talar*) oval, de largo intermedio, y con una convexidad suave, posicionada de manera más oblicua, es decir con su superficie articular orientada levemente más dorsal respecto a la de *P. cancrivorus* (Figuras IV.29 y 30). A su vez, tanto los ejemplares fósiles como *P. cancrivorus*, *N. nasua* y *N. olivacea* presentan el borde distal de la faceta articular talámica a la altura del tercio posterior de la faceta sustentacular y entre estas dos facetas se forma un surco (*sulcus calcanei*) es estrecho (no tan marcado en *N. nasua*) (véase línea transversal punteada y línea blanca en la Figura IV.30). Por otro lado, *P. flavus* presenta una faceta articular talámica oval pero más alargada, con la superficie articular más oblicua, es decir, con su cara articular orientada hacia la cara dorsal (véase

Figura IV.29 i), y al igual que *Bassaricyon*, su borde distal llega casi a la altura del borde posterior de la faceta sustentacular, finalmente la separación con la faceta sustentacular es muy amplia (Figura IV.30)

La forma de la faceta sustentacular (*facies articularis talaris*) es muy variable y si bien se observaron formas generales para cada taxón analizado, algunos especímenes mostraron pequeñas diferencias en su contorno. En todos los ejemplares fósiles que la preservaron, se observa que es de forma circular, tamaño intermedio respecto a la de los prociónidos actuales, levemente cóncava y con su borde posterior ligeramente inclinado ventralmente (Figura IV.30). Entre los actuales, *P. cancrivorus* presenta la faceta suavemente ovalada y más pequeña, mientras que *N. olivacea* la faceta presenta forma redonda. Por otro lado, en general *N. nasua* presenta la faceta sustentacular marcadamente oblonga como también se observa en *P. flavus*, *B. alleni* y *B. medius*; mientras que es redondeada en *B. neblina*. La extensión medial del *sustentaculum tali* en los prociónidos fósiles es semejante a la que se observa en *P. cancrivorus* y *N. olivacea*, mientras que todas las demás especies actuales presentan un marcado desplazamiento medial (Figura IV.30).

La faceta articular para el cuboide (*facies articularis cuboidea*) se encuentra bien preservada en el ejemplar MACN-PV 2352 y está casi completa en el ejemplar MACN-PV 8073 (holotipo de †*P. argentinus*). En el primero se observa que presenta una forma amplia y con la superficie dispuesta perpendicularmente respecto al eje sagital. Esta forma se asemeja a la observada en *P. cancrivorus* (aunque en algunos pocos ejemplares se observó orientada levemente en sentido medial). Con respecto al ejemplar MACN-PV 8073, si bien la faceta se encuentra mal preservada, se observa que se orienta levemente en sentido medial, como se observa también en algunos ejemplares analizados de *P. cancrivorus*. Por otro lado, en las demás especies de prociónidos actuales la faceta para el cuboide no sólo se inclina medialmente, sino también se encuentra levemente inclinada en sentido dorsal (Figura IV.30).

Sobre la superficie plantar de la tuberosidad calcánea en los ejemplares fósiles se localiza una prominencia muy desarrollada para la inserción de la aponeurosis y ligamento plantar. Esta se observa en todos los prociónidos actuales con desarrollo semejante, aunque en *P. flavus* lo hace de forma ligera (Figura IV.29).

En el ejemplar MACN-PV 8073 (holotipo de †*P. argentinus*) se preservaron otros elementos tarsianos, tales como el navicular (*centrale*, escafoide), el entocuneiforme (*cuneiforme mediale*, cuneiforme 1) y el ectocuneiforme (*cuneiforme laterale*, cuneiforme 3) (Figura IV.31). El navicular (Figura IV.31 1 y 2; Figura IV.32.a) es robusto, al igual que los otros elementos del autopodio. Presenta una faceta astragaliana cóncava, oval, con un borde medio más estrecho con respecto al lateral, lo que se condice con la morfología de la cabeza astragalar. Esta morfología se asemeja a la observada en los naviculares de *P. cancrivorus*. Por otro lado, *N. nasua* y *P. flavus* presentan facetas astragalianas mucho más cóncavas, particularmente *P. flavus*, que presenta una forma más redondeada. Sobre la superficie distal del navicular se encuentran tres facetas de articulación con la serie distal tarsal: entocuneiforme, mesocuneiforme y ectocuneiforme, y se observa que en el ejemplar MACN-PV 8073 y en *P. cancrivorus* se hallan levemente diferenciadas unas de otras, mientras que en *N. nasua* esa diferenciación es mucho más marcada y en *P. flavus* casi no se diferencian entre sí. En general, estas tres facetas distales, especialmente su porción lateral (correspondiente a la articulación con el ectocuneiforme) es amplia en el ejemplar MACN-PV 8073, como también en *N. nasua*. Sin embargo, esta porción lateral en *P. cancrivorus* es más estrecha y por el contrario, en *P. flavus* mucho más amplia que la observada en el ejemplar MACN-PV 8073.

Sobre el ángulo ventro-lateral del navicular se encuentra una superficie lisa para la unión de los ligamentos plantares y calcáneo-centrales, y para el agarre de aponeurosis en donde se origina, en prociénidos actuales, el *m. flexor digitorum brevis*. Esta superficie en el ejemplar MACN-PV 8073 se encuentra muy desarrollada y formando una protuberancia distal, en cambio en *N. nasua* se observa un poco menos desarrollada y aún menos en *P. cancrivorus*. Por otro lado, *P. flavus* presenta esta superficie ventrolateral convexa, sobre una protuberancia extendida ventralmente (Figura IV.31 2).

El ectocuneiforme del ejemplar MACN-PV 8073 es un hueso alto (amplio dorso-plantarmente) y latero-medialmente comprimido, con ambas superficies (lateral y medial) levemente cóncavas (Figura IV.31 3-5). En vista lateral o medial presenta forma rectangular. La faceta proximal, que articula con el navicular, es amplia, redondeada dorsalmente y estrecha ventralmente. La faceta distal para la articulación con el metatarsiano III es levemente cóncava, amplia dorsalmente y estrecha ventralmente. Sobre la superficie plantar

forma un fuerte tubérculo. Se asemeja más al ectocuneiforme de *P. cancrivorus*, pero el de este último tiene forma más cuadrangular (más extendido próximo-distalmente y menos dorso-plantarmente), el tubérculo plantar se encuentra mucho más desarrollado y la faceta proximal está un poco más extendida ventralmente. Por otro lado, el ectocuneiforme de *N. nasua* presenta en vista latero-medial también una forma cuadrangular, pero el tubérculo plantar está muy poco extendido, la faceta distal es levemente más cóncava y la faceta proximal presenta una forma más ovalada, amplia y muy inclinada, con su borde dorso-medial extendido distalmente y el dorso-lateral, proximalmente.

El entocuneiforme del ejemplar MACN-PV 8073 presenta una cresta dorsal y una superficie más amplia ventralmente (Figura IV.31 6 – 8). La faceta proximal es ovalada y levemente cóncava, mientras que la distal, donde articula el metatarsiano I, es fusiforme y muy cóncava. Este hueso se asemeja mucho al entocuneiforme de *P. cancrivorus*, por su forma y robustez, pero se diferencia de este último porque la faceta distal en el ejemplar MACN-PV 8073 es levemente más cóncava. Por otro lado, *N. nasua* presenta un entocuneiforme estrecho, comprimido latero-medialmente y con sus bordes tanto dorsales como plantares de forma bien delgados. Además, sobre la superficie ventro-proximal *N. nasua* presenta una protuberancia que se encuentra extendida proximalmente en mayor medida a lo observado tanto en el ejemplar MACN-PV 8073, como en *P. cancrivorus*. Con respecto a la faceta proximal de *N. nasua*, esta es angosta y más alargada dorso-ventralmente que la presente en el ejemplar MACN-PV 8073, mientras que la faceta de articulación distal también es fusiforme, pero más amplia latero-medialmente (Figura IV.32).

Metapodio y acropodio

Se preservaron todos los metatarsianos (I-V) correspondientes al autopodio izquierdo en el ejemplar MACN-PV 8073 (holotipo de †*P. argentinus*), el metatarsiano V en el ejemplar MACN-PV 6689 y el metatarsiano IV en el ejemplar MPH P 0122 (Figura IV.32). A comparación de los prociénidos actuales analizados, los metatarsianos de los prociénidos fósiles son elementos más robustos y con sus epífisis proximales robustas y altas (en sentido dorso-plantar). La longitud y su robustez se asemeja a una forma intermedia entre *N. nasua* y *P. cancrivorus*, y puede observarse también que mantiene el mismo patrón de desarrollo relativo: el III y el IV son muy largos, siendo el primero levemente más largo que el segundo.

En el metatarsiano V, el borde lateral de la epífisis proximal forma una prominencia lateral semejante a la observada en *N. nasua*; en cambio, en los demás prociónidos actuales esa prominencia está más desarrollada (de mayor tamaño en *Bassaricyon* y *P. flavus*) y además, se extiende latero-posteriormente. El metatarsiano I es bastante grácil, no tanto como el de *P. cancrivorus*, pero menos robusto que el de *N. nasua*. La superficie articular distal o cabeza (*caput*) de los metacarpianos en los prociónidos fósiles de América del Sur estudiados presenta un borde dorsal recto, pero no tan extenso como en *P. cancrivorus* (cabeza cuadrangular). Por otro lado, las cabezas de los metatarsianos de *N. nasua* y *P. flavus*, presentan el borde dorsal convexo y más estrecho.

Tanto las falanges proximales como intermedias preservadas en el ejemplar MACN-PV 8073 son cortas, robustas y las facetas proximales están levemente deprimidas. Las características de robustez y corta longitud observadas en este ejemplar fósil también fueron notadas para los elementos del acropodio del miembro anterior correspondientes a otro ejemplar (véase MLP 04-VI-10-1). Entre los prociónidos actuales *N. nasua* también presenta falanges robustas, pero sin llegar al grado de robustez observada en los fósiles. Por otro lado, *P. cancrivorus* presenta falanges muy alongadas y con su faceta proximal un poco más angosta (comprimida latero-medialmente) y alta. Las falanges terminales (= falanges ungueales) se han preservado de forma incompleta. De todas maneras, se puede reconocer en las mismas la presencia de una superficie proximal de articulación cóncava, amplia y de forma cuadrangular, en el ejemplar MPH P 0122 se observa además el desarrollo de una protuberancia ventro-posterior. El proceso ungueal es más amplio proximalmente en los ejemplares fósiles estudiados que en los actuales comparados. En *N. nasua*, estas falanges terminales presentan una superficie proximal de articulación de forma cuadrangular como en los fósiles, pero una cresta ungueal bien desarrollada, mientras que en *P. cancrivorus* la superficie proximal es ovalada y la cresta ungueal se encuentra pobremente desarrollada.

IV.1.2. Descripción de la musculatura asociada a las cinturas y miembros pares de prociénidos.

En esta sección se presentan los resultados de las disecciones realizadas de la musculatura relacionada a los elementos óseos de las cinturas (pectoral y pélvica) y miembros (anterior y posterior) de los prociénidos *Nasua nasua* y *Procyon cancrivorus*. Las descripciones de cada músculo están basadas sobre observaciones hechas en individuos de *Nasua nasua*, mientras que las diferencias observadas en *Procyon cancrivorus* se detallan en la Tabla IV.2.

En términos generales, una diferencia evidente entre ambos taxones, observada durante las disecciones realizadas está relacionada con los volúmenes musculares. En este sentido, casi todos los músculos de los ejemplares de *N. nasua* presentan volúmenes mayores con respecto a los de *P. cancrivorus*. Estos datos serán corroborados cuantitativamente mediante el pesaje de cada músculo y el análisis de su proporción relativa dentro del grupo muscular al que corresponda (véase perspectivas futuras).

IV.1.2.1. Musculatura asociada a la cintura pectoral y miembro anterior

Se describe a continuación la musculatura relacionada con la cintura pectoral (articulación sinsarcosis) y con todos los elementos óseos del miembro anterior.

M. trapezius

Músculo con dos porciones, *pars cervicalis* y *pars thoracica*.

Pars cervicalis, es un músculo ancho y corto, y con un vientre muscular voluminoso.

Origen: por medio de la aponeurosis del rafe fibroso medio-dorsal a la altura de la 3^{ra}-4^{ta} vértebra cervical, hasta las últimas vértebras cervicales (6^{ta}-7^{ma}).

Inserción: principalmente carnosa. Se inserta a lo largo de toda la espina escapular, hasta aproximadamente la altura del *processus suprahumatus* (Figura IV.33.a). La porción proximal se inserta un poco más caudal a la espina, sobre un rafe fibroso que se desarrolla aproximadamente desde el acromion y sigue hasta el borde caudal, superficialmente a la inserción del *m. teres major* (Figura IV.33.a). Distalmente, la *pars cervicalis* de este músculo se entrecruza con algunas fibras musculares con el *m. omotransversarius*.

Pars thoracica, es un músculo plano. Una porción de su extremo posterior cubre una parte craneal del *m. latissimus dorsi*.

Origen: caudalmente se origina por medio de un rafe fibroso de tipo aponeurótico, mientras que cranealmente, el origen es muscular. Surge desde aproximadamente la 1^{er} vértebra torácica hasta las últimas torácicas (10^{ma}, 11^{na} vértebra).

Inserción: sobre una superficie amplia en la porción proximal de la espina escapular (cerca al borde craneal) y se extiende por el borde lateral de la espina hasta el primer tercio (Figura IV.33.a).

Acción del *m. trapezius*: protracción, elevación y rotación de la escápula. Eleva el miembro y lo lleva cranealmente, también rota la escápula (Sisson y Grossman, 1985; Evans y de Lahunta, 2013).

M. omotransversarius, m. acromio-trachelian o m. levator claviculae

Es un músculo plano que se dispone ventral y anterior al *m. trapezius pars cervicalis*.

Origen: por medio de un corto tendón sobre la superficie ventro-proximal del ala del atlas y sobre el borde lateral del cuerpo de la misma vértebra.

Inserción: mediante una corta fascia sobre el borde del *processus suprahumatus* del acromion que se continúa proximalmente por la espina escapular y se inserta también en la fascia que discurre profundamente al *m. brachiocephalicus* (Figura IV.33.a). Cerca de su área de inserción, se une con el *m. trapezius* de modo que comparten algunas fibras musculares.

Acción: dirige el miembro cranealmente (Evans y de Lahunta, 2013), cuando la escápula está fija, el *m. omotransversarius* flexiona lateralmente el cuello (Fisher, 2009).

Mm. serratus

Estos músculos cuentan con cuatro porciones principales, dos del *m. serratus dorsalis* (porción craneal y caudal del *m. serratus dorsalis*), de posición dorsal, y dorsal y caudal a los *mm. serratus ventralis*, que intervienen en la respiración y no entran en relación con los miembros. Las restantes porciones corresponden a los *mm. serratus ventralis* (porción craneal y caudal del *m. serratus ventralis*), que son parte de la musculatura extrínseca del miembro anterior.

M. serratus ventralis thoracis, tiene forma de abanico y sobre su porción craneal, a la altura media del borde dorsal de la escápula, se une fuertemente por un rafe fibroso con el *m. serratus ventralis cervicis*.

Origen: se observan seis haces musculares que se originan de manera carnosa desde la tercera a la quinta costilla. Los sectores distales de los haces musculares se disponen profundos a parte del *m. scalenus ventralis cervicis*, cuyas fibras corren de manera perpendicular al primero.

Inserción: sus haces musculares se insertan mayormente de forma carnosa sobre el aspecto medial del borde dorsal de la escápula, caudalmente a la inserción del *m. serratus ventralis cervicis* (Figura IV.33.b). Sobre la superficie caudal del borde dorsal forma un corto y fuerte tendón plano de inserción.

M. serratus ventralis cervicis, es un músculo más robusto que el *thoracis*, y no presenta una clara diferenciación en haces.

Origen: se origina de las apófisis transversas de las últimas cinco vértebras cervicales (3^{ra} a 7^{ma}).

Inserción: carnosa, sobre la cara medial del borde y ángulo craneal de la escápula (Figura IV.33.b) craneal al *m. serratus ventralis thoracis*.

Acción *m. serratus ventralis*: da soporte al tronco y miembro anterior junto con el *m. pectoralis profundus*. Cuando el antebrazo está libre, las fibras del *cervicis* retraen la extremidad anterior, mientras que las fibras del *thoracis* adelantan la extremidad. Cuando la extremidad anterior está fija, las fibras del *cervicis* flexionan lateralmente (con contracción unilateral) o extienden (con contracción bilateral) el cuello, mientras que las fibras del *thoracis* torácicas impulsan el tronco cranealmente. También interviene en la inspiración forzada (Fisher *et al.*, 2008; Evans y de Lahunta, 2013).

M. rhomboideus

Músculo plano, profundo al *m. trapezius*. No presenta divisiones marcadas, por lo cual se asignan aquí nombres de porciones (aunque no impliquen diferenciación en vientres independientes) según en la región que se encuentre.

Origen: mediante fibras tendinosas y carnosas. Se origina sobre la cara medial de la cresta nuchal y por medio de un rafe medio cervical que se extiende hasta las 4^{ta} y 5^{ta} vértebras torácicas, en donde comienza el origen del *m. latissimus dorsi*.

De acuerdo con el origen, se pueden hacer tres divisiones: una porción cefálica, que se origina en la cresta nuchal del cráneo; una porción cervical, que presenta su origen en las vértebras cervicales; y una porción torácica, que lo hace desde la primer vértebra torácica hasta aproximadamente la 4^{ta} a 5^{ta} torácica.

Rhomboideus profundus no está presente en *N. nasua*

Inserción: las tres porciones se insertan de manera carnosa sobre el borde dorsal de la escápula, extendiéndose hasta el ángulo craneal (Figura IV.33.a). Medialmente, sobre la porción más craneal, forma un tendón fuerte y corto.

Acción: eleva la extremidad y lleva la articulación del hombro craneal o caudalmente; aproxima la escápula al tronco (en común con todos los músculos extrínsecos) (Evans y de Lahunta, 2013).

M. omohyoideus

No está presente en *N. nasua*.

M. subclavius

No está presente en *N. nasua*.

M. deltoideus

Músculo lateral a la articulación del hombro. Presenta dos porciones, con vientres muy carnosos y voluminosos, la *pars acromialis* y la *pars scapularis*. Sobre el ejemplar juvenil, se observa que distalmente al acromion, algunas fibras de este músculo se continúan por una fascia dorsal común con el *m. brachialis*.

Pars acromialis (porción distal), es un músculo de aspecto triangular a fusiforme, y corto respecto a la *pars scapularis*. Respecto a este último, la *pars acromialis* se encuentra posicionado sobre el aspecto cráneo-ventral.

Origen: aponeurótico, y también por algunas fibras musculares, sobre el borde distal y caudal del *processus hamatus* del acromion (Figura IV.33.a).

Inserción: por una fuerte fascia y algunas fibras musculares sobre el borde lateral de la cresta deltoidea del húmero, ocupando su tercio medio. Además, se extiende cranealmente a esta cresta, por debajo de la tuberosidad mayor. Se ubica dorsal y lateral al *m. brachialis*, uniéndose con éste por medio de una fascia, pero no comparte fibras musculares (Figura IV.34.a).

Pars scapularis (porción larga), distalmente se ubica profundo respecto a la *pars acromialis*, y se une a esta por una aponeurosis. En su porción proximal es aplanado, pero su grosor aumenta distalmente.

Origen: por medio de una fascia tendinosa, que se desarrolla superficialmente a la porción proximal del *m. infraspinatus*, y también sobre un área del borde caudal de la espina de la escápula. En la región media de la espina escapular, la *pars scapularis* se une por medio de una fascia y fibras musculares que se extiende hasta el borde caudal del *processus suprahumatus* (Figura IV.33.a).

Inserción: carnosa sobre una pequeña superficie del borde lateral de la cresta deltoidea, distalmente a la *pars acromialis*. Una porción distal y medial de esta porción se une por un rafe aponeurótico al aspecto craneal del *m. brachialis* (Figura IV.34.a).

En un corte transversal del *m. deltoideus*, su contorno se presenta de forma prismática; este vientre queda alojado en una fosa muscular conformada por el *m. triceps brachii, caput longum*.

Acción del *m. deltoideus*: flexiona la articulación del hombro y abduce el húmero (Sisson y Grossman, 1985; NAV, 2012; Evans y de Lahunta, 2013).

M. teres major

Músculo de vientre voluminoso y de forma prismática de sección rectangular. En su porción más proximal, se encuentra superpuesto parcialmente con el *m. subscapularis* debido al gran desarrollo de su vientre muscular.

Origen: aponeurótico sobre el área proximal del margen caudal y ángulo caudal de la escápula (proceso del *teres major*) (Figura IV.33.a y b). En el recorrido de este músculo, aun a la altura de la zona escapular, algunas fibras musculares se relacionan de manera muy

estrecha con la porción caudal del *m. infraspinatus*, y medialmente a la porción caudal del *m. subscapularis*.

Inserción: en el tercio distal de este músculo, cerca del área de inserción, el vientre muscular del *teres major* se une con el del *m. latissimus dorsi*, entrecruzando fibras y llegando a insertarse de manera conjunta por medio de un tendón plano y corto sobre la tuberosidad *teres major*, ubicada sobre el aspecto medial del primer tercio de la diáfisis del húmero, proximalmente a la inserción del *m. latissimus dorsi* (Figura IV.34). La porción tendinosa correspondiente al *m. teres major* es mas chica que la del tendón de inserción del *m. latissimus dorsi*.

Acción: flexiona la articulación del hombro y lleva el húmero caudalmente. Rotación medial de la articulación del hombro y antagonista de la rotación lateral (NAV, 2012; Evans y de Lahunta, 2013)

M. teres minor

El vientre de este músculo se observa sobre el aspecto lateral de la escápula al levantar al vientre del *m. infraspinatus*. Es de tamaño pequeño, dispuesto entre el *m. infraespinatus* y *m. triceps brachii, caput longum*. En cercanías a su origen el vientre es plano, pero distalmente su volumen aumenta.

Origen: de tipo carnoso, sobre el tercio distal del borde caudal de la escápula, entre el origen del *m. triceps brachii, caput longum* y el *m. infraspinatus* (Figura IV.33.a).

Inserción: por medio de un tendón corto y plano sobre el aspecto latero-proximal de la diáfisis humeral, distalmente a la inserción del *m. infraspinatus*, en una pequeña área proximal de la cresta deltoidea y ventral a la tuberosidad mayor del húmero (Figura IV.34.c).

Acción: flexiona la articulación del hombro (Fisher *et al.*, 2009; Evans y de Lahunta, 2013).

M. subscapularis

Músculo ubicado sobre el aspecto medial de la escápula, es voluminoso, con una morfología flabeliforme y numerosas intersecciones tendinosas entre sus haces musculares. Sus fibras corren paralelas al eje mayor de la escápula. Presenta dos porciones, una porción principal que se origina sobre casi toda la fosa subescapular, y una porción craneal que se

origina sobre el área más craneal de la fosa subescapular y desde el margen dorsal de la escápula.

Porción principal del *m. subscapularis*, la porción caudal de este músculo es voluminosa y forma al menos tres haces musculares bien definidos. Se observó en el miembro anterior de un individuo una condición anómala, en la cual la porción craneal del *m. subscapularis* deja distalmente un espacio entre las fibras musculares para el paso del tendón de inserción del *m. coracobrachialis*. En contraste, en otro ejemplar, el tendón de inserción del *m. coracobrachialis* pasó por encima de este músculo, como es usual en los prociénidos analizados.

Origen: carnosos, sobre la totalidad de la superficie de la fosa subescapular y el borde caudal de la escápula, ocupando una fosa sobre el margen caudal (fosa postescapular) (Figura IV.33.b). Además, sobre este borde caudal escapular, cercano al origen del *m. teres major*, se desarrolla un área cóncava de donde parten fibras tendinosas.

Inserción: por medio de un fuerte tendón sobre la tuberosidad menor del húmero, ocupando una gran área medial de la misma. Fibras musculares también participan en la inserción sobre el borde más craneal de la tuberosidad menor (Figura IV.34.a-c).

Porción craneal del *m. subscapularis*, se compone de paquete de fibras musculares que se originan cranealmente a la porción principal del *m. subscapularis* y llega a sobrepasar este borde craneal, incluyendo parte del lado lateral. De esta manera, una porción muscular también se puede observar en vista lateral de la escápula. Sus fibras corren paralelas y de manera curva en vista medial.

Origen: carnosos, sobre el borde craneal y borde cráneo-medial de la escápula (Figura IV.33.a y b).

Inserción: carnosos, sobre la superficie proximal de la tuberosidad menor del húmero (Figura IV.34.a-c).

Acción del *m. subscapularis*: principalmente adduce y extiende la articulación del hombro, y lleva al húmero cranealmente durante la flexión de la articulación. Ayuda a mantener la flexión. Además, actúa como rotador interno del húmero y evita así la rotación lateral de este elemento. Su tendón puede entenderse como un análogo funcional de un ligamento colateral

mediano (Evans y de Lahunta, 2013). La porción craneal de este músculo ayudaría a estabilizar aún más la articulación del hombro.

M. supraspinatus

Músculo muy voluminoso, llega a tener casi el doble de volumen que el *m. infraspinatus*. Se ubica en la fosa supraespinosa y profundo a los *mm. trapezius* y *omotransversarius*.

Origen: carnosos, sobre la fosa supraespinosa y mediante una aponeurosis sobre el ángulo craneal escapular. El origen también se extiende por la superficie dorsal de la espina escapular (Figura IV.33.a). Distalmente, antes de su inserción, se observó en uno de los ejemplares un entrecruzamiento de fibras musculares con el *m. subscapularis*.

Inserción: por medio de un fuerte tendón corto, sobre la tuberosidad mayor del húmero (Figura IV.34.a).

Acción: extiende la articulación del hombro y la proyección de la extremidad anterior. Este músculo es importante para estabilizar y prevenir el colapso de la articulación del hombro (Goslow *et al.*, 1981; Evans y de Lahunta, 2013).

M. infraspinatus

El vientre muscular se ubica en la fosa infraespinosa de la escápula, parcialmente cubierto en su porción proximal por el *m. trapezius pars thoracica*, y distalmente por el *m. deltoideus pars scapularis*.

Origen: carnosos, sobre la fosa infraespinosa y fuertemente a partir de su margen dorsal, además lo hace también por medio de una fuerte fascia sobre el margen caudal de la espina escapular y el acromion (Figura IV.33.a).

Inserción: por medio de un corto tendón cuadrangular, sobre el borde lateral y craneal de la tuberosidad mayor del húmero, justo por debajo de la inserción del *m. supraspinatus* y proximalmente a la del *m. teres major* (Figura IV.34.a y c).

Acción: rota lateralmente y abduce el húmero, flexiona o extiende la articulación del hombro, dependiendo de la posición de la articulación cuando el músculo se contrae. Actúa

como estabilizador del hombro durante la locomoción, previniendo activamente la rotación del hombro (Evans y de Lahunta, 2013).

M. coracobrachialis longus

Este músculo está ausente en *N. nasua*.

M. coracobrachialis brevis o articularis humeri

Músculo fusiforme. El tendón de inserción corre superficialmente al *m. subscapularis* y se dirige distalmente sobre el aspecto medial del húmero. A la altura de la tuberosidad menor del húmero forma un vientre carnosos corto.

Origen: por medio de un tendón fuerte y largo, sobre la apófisis coracoidea de la escápula (Figura IV.33.b).

Inserción: aponeurótica, sobre la superficie próximo-medial del húmero, cranealmente a la inserción del *m. teres major* y *m. latissimus dorsi* (Figura IV.34.a y b).

Acción: ayuda a la extensión y adducción de la articulación del hombro (Evans y de Lahunta, 2013).

M. latissimus dorsi

Músculo plano y extendido lateralmente sobre gran parte del tronco. Es uno de los músculos más superficiales de la pared lateral del tronco, pero es profundo en cercanías a su inserción, en el brazo, y sus fibras corren paralelas en dirección oblicua desde una posición dorso-posterior a ventro-anterior. En el transcurso del recorrido de las fibras musculares hacia el húmero (inserción) cubre lateralmente el ángulo caudal de la escápula.

Origen: mediante fibras musculares y tendinosas sobre las espinas neurales de las últimas vértebras torácicas, la superficie lateral de las últimas tres costillas y caudalmente se origina por una fuerte fascia tóraco-lumbar.

Inserción: tendinosa sobre una superficie rugosa del aspecto lateral del húmero (Figura IV.34.a y b), distal e inmediatamente contigua a la inserción del *m. teres major*.

Acción: adelanta el tronco cranealmente cuando el miembro anterior esta extendido y fijo sobre el sustrato. Cuando la extremidad está libre, retrae el miembro (Fisher *et al.*, 2008; Evans y de Lahunta, 2013).

Mm. pectorales

Se observa un desarrollo considerable de los músculos pectorales. En general, en casi todos los Carnivora este músculo se encuentra dividido en tres porciones principales: *mm. pectorales superficiales*, que se subdivide en *m. pectoralis descendens* y *m. pectoralis transversus*, y *m. pectoralis profundus* (= *pectoralis ascendens*). En *N. nasua* los *mm. pectorales superficiales* no se subdividen, y notablemente, los *mm. pectorales superficiales* y *profundus* comparten un origen en común a lo largo de todo el esternón (manubrio y esternebras). Luego del origen de estos músculos, las fibras se separan diferenciándose dos vientres correspondientes a los *mm. pectorales superficiales* (el superficial e indiviso) y *m. pectoralis profundus* (profundo al anterior).

Mm. pectorales superficiales

Origen: carnosos, desde el manubrio hasta la última esternebra del esternón.

Inserción: principalmente por fibras tendinosas formando una aponeurosis y también mediante una fascia a lo largo de toda la cresta pectoral y en una porción craneal de la tuberosidad mayor del húmero. Sobre una pequeña porción media de la cresta pectoral se inserta de forma carnosos. Distalmente, a la altura de la cresta deltopectoral se inserta por medio de un tendón que comparte con el tendón de inserción del *m. brachiocephalicus*, y que además comparten fibras musculares (Figura IV.34.a).

Acción del *m. pectoralis superficialis*: soporta, aduce la extremidad y la mueve craneal o caudalmente de acuerdo con su posición. También lleva el tronco lateralmente (Evans y de Lahunta, 2013).

***M. pectoralis profundus* (= *pectoralis ascendens*),** se pueden diferenciar dos vientres, uno de posición craneal de gran desarrollo, y otro de posición caudal (abdominal) con el vientre delgado en forma de cinta.

Origen: la porción craneal es de modo carnosos, como se comentó arriba, presenta un origen común con el *m. pectoralis superficialis* desde el manubrio del esternón hasta la última

esternebra, y además sobre la porción distal de las últimas cinco costillas verdaderas. Un vientre caudal se origina desde el rafe medio del abdomen.

Inserción: la porción craneal lo hace por medio de fibras tendinosas que forman una aponeurosis a lo largo de toda la cresta pectoral, profundo a la inserción del *m. pectoralis superficialis*. La porción caudal se une con el músculo cutáneo a la altura media del vientre y se inserta mediante una aponeurosis sobre una superficie pequeña a la altura media de la cresta pectoral (Figura IV.34.a).

Acción del *m. pectoralis profundus*: aduce y retrae el miembro torácico; si el miembro está fijo y ligeramente avanzado, dirige el tronco cranealmente (Sisson y Grossman, 1985). Extiende la articulación del hombro durante la locomoción para mover el tronco cranealmente. De acuerdo con Slijper (1946), el *m. pectoralis profundus* junto con el *m. serratus ventralis*, juegan un rol importante en el soporte del tronco, ya que su inserción humeral es considerablemente dorsal a su origen esternal.

M. brachiocephalicus

Este músculo se extiende a lo largo del cuello, desde la región occipital del cráneo a la porción proximal del miembro anterior, limitando medialmente con el *m. sternohyoideus*. Se diferencia en dos partes, una que se extiende desde el cráneo hasta el rafe fibroso clavicular, denominado *m. cleidocephalicus* y presenta a su vez dos porciones: *pars mastoidea* y *pars cervicalis*. El otro segmento, que es distal al rafe fibroso clavicular, se inserta sobre el húmero y se lo denomina *m. cleidobrachialis*.

***M. cleidocephalicus, pars mastoidea* (= *m. cleidomastoideus*),** músculo pequeño, pero con mayor grosor que la *pars cervicalis*. En vista lateral queda cubierto por la *pars cervicalis*.

Origen: carnoso, sobre la apófisis mastoidea.

Inserción: sus fibras musculares se unen al rafe fibroso clavicular.

***M. cleidocephalicus, pars cervicalis* (*m. cleidooccipitalis*)**

Origen: desde la cresta occipital, extendiéndose sobre el rafe medio desde el cráneo hasta aproximadamente la 3^{er} vértebra cervical.

Inserción: sus fibras musculares se unen al rafe medio clavicular.

M. cleidobrachialis* (= *pars clavicularis*, = *m. deltoidei*)*Origen:** rafe medio clavicular**Inserción:** por medio de un tendón plano. La inserción se extiende desde el área distal de la cresta pectoral, distal a la correspondiente al *m. pectoralis superficialis*, y se extiende distalmente por la cresta deltopectoral (Figura IV.34.a). En los ejemplares de *N. nasua*, esta cresta se encuentra bien desarrollada y la inserción se halla extendida distalmente sobre la diáfisis humeral.**Acción del *m. brachiocephalicus*:** extiende la articulación del hombro y lleva la cabeza y el cuello lateral y ventralmente (NAV, 2012). Aproxima el miembro cranealmente, actuando bilateralmente, para fijar el cuello (Evans y de Lahunta, 2013).***M. tensor fasciae antebrachii***

Es un músculo comprimido, pero amplio en vista medial.

Origen: carnosos, sobre el borde ventral del epimisio del *m. latissimus dorsi*. Se extiende por la cara postero-medial del antebrazo hasta la altura del codo.**Inserción:** se une a la fascia antebraquial, que a la altura del olécranon se inserta sobre un proceso medial, el cual se encuentra particularmente muy desarrollado en *N. nasua*. Este proceso es unciforme, ya que su borde medial se curva cranealmente. La porción caudal del músculo comparte fibras con el *m. latissimus dorsi*.**Acción:** tensa la fascia antebraquial y acompaña la acción del *m. triceps brachii* en extender el zeugopodio (Fisher *et al.*, 2009; Evans y de Lahunta, 2013).***M. biceps brachii***

Músculo con un solo vientre, muy desarrollado.

Origen: por medio de un tendón grueso, cilíndrico y largo, sobre la tuberosidad supraglenoidea de la escápula (Figura IV.33.a y b).**Inserción:** por medio de un tendón plano y fuerte que se inserta en la tuberosidad bicipital del radio (Figura IV.35.a).

Acción: flexiona la articulación del codo. Además, extiende y estabiliza la articulación del hombro (Evans y de Lahunta, 2013). Actúa como elevador del cuerpo si el zeugopodio está fijo o flexionado.

M. triceps brachii

Se compone de cinco cabezas, la más desarrollada es la larga (*caput longum*), seguida por la cabeza lateral (*caput laterale*), medial principal (*caput mediale*), la accesoria (*caput accessorium*) y la de menor tamaño, la medial accesoria (*caput mediale accessorium*).

Caput longum, músculo multipinnado y muy desarrollado. En su porción proximal, cercano al origen, el vientre es comprimido latero-medialmente, pero en su recorrido se vuelve más cilíndrico distalmente.

Origen: principalmente carnoso, pero también aponeurótico. Es la única cabeza del *m. triceps* que se origina sobre la escápula (Figura IV.33.b). Ocupa la mitad distal del borde caudal de la hoja escapular y del cuello de la escápula, principalmente sobre la cara medial de dicho borde. A la altura del cuello, forma un tendón fuerte y corto.

Inserción: por medio de un tendón fuerte, sobre la superficie más caudal y proximal de la tuberosidad olecraneana (Figura IV.35.b).

Caput laterale, en corte transversal, su vientre presenta forma triangular.

Origen: mayormente carnoso y mediante un tendón corto sobre la superficie caudo-lateral del cuello del húmero (Figura IV.34). Un pequeño sector tendinoso (comparte fibras con el tendón del *m. brachialis*) se dirige lateralmente y se une al tendón de origen del *m. biceps brachii*.

Inserción: una porción caudal se inserta de forma carnosa junto con el *m. triceps brachii c. longum* sobre el olécranon (Figura IV.35.a y b), mientras que el resto de las fibras se insertan por medio de una aponeurosis sobre el borde cráneo-lateral del olécranon.

Caput mediale

Origen: carnoso, sobre el sector próximo-medial de la diáfisis humeral, distalmente a la inserción del *m. latissimus dorsi* (Figura IV.34.a). El origen se extiende distalmente sobre la superficie caudal de la zona media de la diáfisis humeral, hasta la altura del origen del *m. anconeus*.

Inserción: carnosa sobre una superficie proximal y medial de la tuberosidad del olécranon (Figura IV.35.a).

Caput accessorium

Distalmente, este vientre muscular comparte fibras con el *m. triceps brachii caput mediale*.

Origen: carnoso, ocupa una superficie del aspecto caudal de la diáfisis humeral, entre los orígenes de la cabeza lateral y la medial, y se extiende desde el cuello hasta el tercio medio proximal de la diáfisis (Figura IV.34.c).

Inserción: por medio de un tendón plano y corto en la superficie proximal del olécranon (Figura IV.35.a y b).

Caput mediale accessorium

Músculo corto y triangular que se localiza sobre el aspecto medial y proximal del codo.

Origen: carnoso, sobre una pequeña superficie caudal de la epífisis distal del húmero, medialmente al foramen supracondíleo de la epífisis distal del húmero (Figura IV.34).

Inserción: carnosa, ocupando una superficie mayor que la del origen. Se inserta sobre el borde próximo-medial del olécranon (Figura IV.35), rellenando la fosa formado por la proyección medial olecraneana en *N. nasua* y todo su margen craneal.

Acción: asiste a la acción del *m. triceps brachii* (Fisher *et al.*, 2009).

Acción general del *m. triceps brachii*: principalmente se encarga de extender la articulación del codo (extiende el zeugopodio). La cabeza larga también puede flexionar la articulación del gleno-humeral. Adicionalmente, estabiliza la articulación del codo cuando el individuo se encuentra sobre un sustrato de manera inmóvil (en reposo) (Fisher *et al.*, 2009; Evans y de Lahunta, 2013).

M. brachialis

Es un músculo de sección cilíndrica, dispuesto inmediatamente lateral al *m. biceps brachii*.

Origen: carnoso. El origen se extiende desde la superficie lateral del cuello humeral, por toda la superficie lateral de la diáfisis humeral, hasta la superficie proximal de la cresta lateral humeral (Figura IV.34.a y c). La cresta deltoidea y la cresta deltopectoral limitan medialmente la superficie de origen del vientre muscular del *brachialis*.

Inserción: sobre un área irregular del aspecto próximo-medial de la diáfisis ulnar (Figura IV.35.a).

Acción: flexiona la articulación del codo (Evans y de Lahunta, 2013).

M. anconeus

Es un músculo de gran tamaño y con vientre cónico.

Origen: carnoso, sobre la superficie caudo-lateral de la epífisis distal humeral. Ocupa la superficie caudal de la cresta supracondilar lateral del húmero (Figura IV.34.c).

Inserción: carnosa, sobre en el borde caudal y proxiamal de la cara lateral del olécranon (Figura IV.34). Esta superficie se extiende distalmente hasta la altura en donde se encuentra la escotadura semilunar.

Acción: músculo extensor de corta palanca que junto con el *m. triceps*, ayudan a extender la articulación del codo y a tensar la fascia antebraquial (Evans y de Lahunta, 2013). Importante estabilizador de la articulación del codo (Fisher *et al.*, 2009).

M. brachioradialis

Músculo voluminoso y plano. Cubre cranealmente al *m. extensor carpi radialis* compartiendo algunas fibras con éste en el primer cuarto proximal.

Origen: carnoso, sobre la superficie proximal de la cara anterior de la cresta lateral del húmero (Figura IV.34.a).

Inserción: mediante un corto tendón sobre el borde medial del proceso estiloides del radio (Figura IV.35.a y b).

Acción: supina el brazo y flexiona la articulación del codo (Fisher *et al.*, 2009; NAV, 2012).

M. extensor carpi radialis

Músculo grande, parcialmente cubierto por el *m. brachioradialis* y compuesto por dos porciones: *brevis* y *longus*. Ambas porciones presentan vientres planos (comprimidos látero-medialmente) y son de tamaños semejantes, aunque el *brevis* es levemente mayor que el *longus*.

Los tendones de inserción se hacen evidentes a partir de la mitad del tercio distal del zeugopodio, pasan profundo al *m. abductor pollicis longus* y por un surco medio de la epífisis distal del radio.

E. c. r. longus: es medial y superficial al *brevis*. En su porción más proximal, el *m. e. c. r. brevis* lo cubre parcialmente.

E. c. r. brevis: es más lateral y profundo respecto al *longus*.

Origen: no se puede diferenciar con claridad el límite entre la porción *brevis* y *longus*, ambos presentan un origen que mayormente es carnoso, aunque también proximalmente participan algunas fibras tendinosas. Se origina sobre el borde lateral de la cresta lateral del húmero (Figura IV.34.a), inmediatamente distal al origen del *m. brachioradialis*. Comparte fibras musculares y una aponeurosis en común con el *m. extensor digitorum communis*, y también comparte algunas fibras musculares con el *m. abductor pollicis longus*.

Inserción: cada vientre muscular presenta un tendón de inserción plano y delgado, en forma de cinta. El tendón correspondiente a la porción *longus* se inserta sobre la superficie dorsal y proximal del metacarpiano II, y el de la porción *brevis* de la misma manera, pero sobre el metacarpiano III.

Acción: extiende la articulación del carpo (NAV, 2012).

M. extensor digitorum [digitalis] communis

Comparte fibras musculares proximalmente con el *m. extensor digitorum lateralis* y se une al *m. extensor carpi radialis* mediante una aponeurosis común. El *m. extensor digitorum communis* se divide en dos vientres y cada uno forma distalmente dos tendones de inserción, componiendo cuatro tendones en total. Estos cuatro tendones pasan por el surco lateral de la epífisis distal del radio, en profundidad al retináculo extensor. Corren distalmente sobre la cara dorsal de los metacarpianos y falanges de los dígitos II-V. A la

altura de la articulación metacarpo-falangeana, los tendones se unen fuertemente a la cápsula que la rodea y luego siguen su recorrido hasta su inserción más distal.

Origen: por medio de un tendón fino sobre la cresta lateral del húmero (Figura IV.34.a), distalmente al origen del *m. extensor carpi radialis*.

Inserción: los cuatro tendones de inserción son planos y largos, y se insertan en la superficie dorsal de las últimas falanges de los dedos II-V (Figura IV.35.c). En algunos ejemplares de *N. nasua* se observó que se desarrolla un quinto tendón a partir del tendón de inserción que va al dedo II, y se inserta en la falange distal del dedo I.

Acción: extiende las articulaciones del carpo y falángicas (NAV, 2012).

M. extensor digitorum [digitalis] lateralis

Este músculo se divide en dos vientres, uno medial de mayor volumen, y otro lateral, más pequeño. Ambos vientres se encuentran fuertemente unidos proximalmente, diferenciándose sobre el tercio distal del músculo. El vientre lateral forma dos tendones que se dirigen hacia los dígitos IV y V, mientras que el vientre medial diferencia otro tendón que corren hacia el dígito III. A la altura del carpo, estos tendones pasan en profundidad por dos retináculos, uno proximal y otro más distal.

Origen: mayormente tendinoso, pero también por algunas fibras musculares en su porción más proximal. Se origina sobre el epicóndilo lateral del húmero (Figura IV.34.a), lateralmente al capítulo articular, en un sector restringido y distal al *m. ext. dig. communis*, y proximal al origen del *m. extensor carpi ulnaris*.

Inserción: forma tres tendones de inserción a la altura distal del zeugopodio y se insertan sobre el lado lateral de las falanges distales de los dígitos III-V (Figura IV.35.c), lateralmente al *m. ext. dig. communis*.

Acción: extiende las articulaciones del carpo y la de los dígitos correspondientes (III-V) (NAV, 2012).

M. extensor carpi ulnaris [ulnaris lateralis]

Músculo con un vientre ancho, plano y de forma rectangular. Se dispone bien lateral y caudal al zeugopodio y se une por medio de una fascia al *m. anconeus*.

Origen: por medio de un fuerte tendón corto, plano pero grueso, que se origina en el borde más distal del epicóndilo lateral del húmero (Figura IV.34.a), distalmente al origen del *m. ext. dig. laterlis*.

Inserción: forma un tendón que pasa dorsalmente al carpo, profundamente a un retináculo. Distalmente el tendón se adelgaza y se inserta sobre una superficie próximo-lateral del metacarpiano V (Figura IV.35.c). El tendón de inserción y de origen se encuentran cercanos entre sí.

Acción: debido a su posición relativamente caudal actúa como flexor del carpo (NAV, 2012). Abduce la articulación carpal (Fisher *et al.*, 2009).

M. abductor digiti I [pollicis] longus (= m. extensor carpi obliquus)

Músculo muy voluminoso. Sus fibras corren de manera oblicua, desde el lado lateral al medial, pasando por encima de la fascia existente entre la ulna y el radio. Además, cruza superficialmente a los tendones de los *mm. extensor carpo radialis longus et brevis*.

Este músculo se encuentra fuertemente unido al *m. supinator* por una fascia en la porción media de sus vientres. A la altura del sector distal del radio el vientre muscular forma un tendón fuerte de inserción en forma de cinta que discurre desde el aspecto lateral del zeugopodio hacia el medial, pasando por el surco medial de la epífisis distal del radio, de manera profunda a un retináculo.

Origen: principalmente de forma carnosa, pero también por medio de algunas fibras tendinosas. Se origina desde la ulna y el radio. Para el caso del origen ulnar, se registra sobre la cara lateral de la misma (Figura IV.35.b), cranealmente al *m. extensor digiti I et II*, desde cercanías a la altura de la escotadura semilunar y hasta la epífisis distal. El origen sobre el radio ocupa los dos tercios distales laterales de la diáfisis. En el juvenil se observa que además se origina de la membrana interósea.

Inserción: un fuerte tendón se inserta sobre una superficie plana medial de la epífisis proximal del metacarpiano I y sobre el sesamoideo radial (Figura IV.35.c).

Acción: abduce y extiende el dedo I, y también extiende el carpo (NAV, 2012). Además, puede asistir a la supinación del antebrazo (Antón *et al.*, 2006).

M. extensor digiti I et II

Origen: carnosos, se extiende por gran parte de la cara lateral de la diáfisis ulnar (Figura IV.35.b).

Inserción: por medio de dos tendones que pasan por un surco lateral del radio y luego corren laterales a los metacarpianos y falanges de los dígitos I-II. A la altura distal de la falange proximal del dedo I y II, toman una posición dorsal a estos dedos, pero están profundos respecto a los tendones del *m. ext. communis*. Se insertan sobre una pequeña superficie dorso-proximal de las falanges distales de los dedos I y II (Figura IV.35.c).

Acción: extiende la articulación carpiana, las articulaciones metacarpo-falangeales e interfalangeales de los dígitos I y II (Fisher *et al.*, 2009).

M. supinator

Origen: por medio de un fuerte tendón que surge de una superficie cóncava que se encuentra en un sector lateral al cóndilo articular del húmero (cranealmente a la cápsula articular, Figura IV.35), y sobre el ligamento colateral lateral del codo.

Inserción: carnosos, ocupando una superficie extensa sobre la cara cráneo-medial del segundo y tercer quinto de la diáfisis del radio (Figura IV.35.b).

Acción: supina el zeugopodio quedando la palma en posición medial o en algunos llega a ubicarse dorsal (Fisher *et al.*, 2009; NAV, 2012; Evans y de Lahunta, 2013).

M. pronator teres

Músculo pinnado muy voluminoso. Proximalmente presenta un vientre carnosos que distalmente disminuye abruptamente su grosor.

Origen: por medio de dos tendones cortos y fuertes sobre una superficie proximal del entepicóndilo humeral (Figura IV.34). Ocupan dos superficies relativamente extensas. En el juvenil se observó que adicionalmente se origina desde el ligamento colateral lateral y craneal a la cápsula articular del codo.

Inserción: mediante fibras musculares y con participación de una aponeurosis, sobre el borde cráneo-medial de los dos tercios distales de la diáfisis del radio (Figura IV.35).

Acción: prona la articulación radio-ulnar (Fisher *et al.*, 2009; NAV, 2012).

M. pronator quadratus

Sus fibras musculares corren de manera transversa entre la ulna y el radio, en dirección oblicua caudo-craneal.

Origen: carnoso, sobre una cresta que se desarrolla sobre la superficie medial en forma de cresta o “repisa” del sector distal de la diáfisis ulnar (Figura IV.35.a).

Inserción: carnosa, ocupando una gran superficie sobre el aspecto caudal de la epífisis distal del radio (Figura IV.35). De esta manera, este músculo se aloja en el espacio interóseo distal entre el radio y la ulna.

Acción: prona la articulación radio-ulnar (Fisher *et al.*, 2009; Evans y de Lahunta, 2013).

M. flexor carpi radialis

Músculo muy voluminoso. A la altura media del tercio distal del zeugopodio se desarrolla un fuerte tendón de inserción de sección circular que distalmente, a la altura del carpo, se ubica profundo respecto al *flex. dig. prof. caput humerale mediale*. A la altura proximal del carpo, es contenido por un retináculo propio, y luego se hace más profundo para pasar por debajo del retináculo flexor.

Origen: se origina por medio de fibras tendinosas sobre el entepicóndilo del húmero (Figura IV.34), distalmente al origen del *m. pronator teres* y proximalmente al de las cabezas humerales del *m. flexor digitorum profundus*. En su origen, las fibras musculares se entrecruzan con las del *m. flex. dig. prof. caput humerale*.

Inserción: se inserta por dos tendones en la base proximal de los metacarpianos II y III (Figura IV.35.d).

Acción: flexiona la articulación del carpo (Fisher *et al.*, 2009; Evans y de Lahunta, 2013).

M. flexor digitorum [digitalis] profundus

Es el músculo más profundo y voluminoso del grupo flexor. Presenta cinco cabezas, de las cuales tres son humerales, una es ulnar y otra radial. A la altura distal del zeugopodio y proximal del carpo, los vientres musculares se unen formando un tendón común. La *caput radiale* y *caput ulnare* entrecruzan fibras musculares a la altura media del zeugopodio y,

previamente al tendón común, un tendón propio que se une a la altura del retináculo flexor, con el tendón común del *m. flexor digitorum profundus*.

Origen:

M. flex. dig. prof., caput humerale, contiene a la mayor parte del músculo y se compone de tres porciones:

Caput humerale mediale: se origina por medio de un fuerte tendón corto, pero comparte íntimamente fibras tendinosas con el tendón de origen del músculo *c. h. laterale* que es más distal, sobre el epicóndilo medial del húmero (Figura IV.34.a). El tendón de origen corre distal- y medialmente al vientre, extendiéndose hasta encontrarse cercano al tendón de inserción.

Caput humerale laterale: se origina de manera amplia y principalmente mediante un fuerte tendón, aunque también lo hace mediante algunas fibras musculares. Se origina sobre una pequeña superficie del epicóndilo medial del húmero (Figura IV.34), distal al origen de la *c. h. mediale*.

Caput humerale profundus: se origina por medio de un tendón sobre un área bien distal del entepicóndilo del húmero (Figura IV.34), distalmente al origen de la *c. h. laterale*.

M. flex. dig. prof., caput radiale, presenta un origen de tipo carnososo, ocupando una gran superficie ventro-medial del radio. Su origen abarca el borde distal y medial de la cabeza radial y se extiende distalmente, ocupando los dos tercios proximales de la diáfisis radial (Figura IV.35.a).

M. flex. dig. prof., caput ulnare, se origina de forma carnososa sobre el aspecto medial de la ulna (Figura IV.35.a), extendiéndose su origen desde la altura del olécranon hasta un poco más de la mitad de la diáfisis, llegando hasta el área de origen del *m. pronator quadratus*.

Inserción: cada una de estas cabezas forma un tendón a la altura distal del zeugopodio que unen y forman un tendón común de inserción del *m. flexor digitorum profundus*. Este tendón es amplio en la zona palmar del autopodio y se divide en cinco fuertes tendones. Cada uno de estos tendones, conformados por dos bandas gruesas y una región media más delgada, se dirige distal- y ventralmente a cada dígito (cubiertos por vainas tubulares) para insertarse en la base de la falange ungueal de los dedos I-V (Figura IV.35).

Acción: flexiona la articulación carpal y la articulación metacarpo-falangeal e interfalangeal de los dedos I - V (Fisher *et al.*, 2009; NAV, 2012).

M. palmaris brevis

Este músculo no se observó en los ejemplares de *N. nasua*.

M. palmaris longus

El tendón de origen se continúa por el vientre muscular. Este músculo comparte fibras musculares desde su origen hasta aproximadamente la porción media del vientre.

Origen: por medio de un tendón fino sobre el epicondilo medial del húmero, distal a la cabeza humeral lateral del *m. flex. dig. profundus* (Figura IV.34.a).

Inserción: a la altura distal del zeugopodio, forma un fuerte tendón que corre por la palma, pasando profundamente por un fino retináculo y superficialmente al retináculo flexor, para insertarse en una fuerte aponeurosis palmar. Además, envía tendones de inserción a la altura de la base de los metacarpianos I a IV continuando sobre la misma fascia.

Acción: flexiona la articulación carpiana (Fisher *et al.*, 2009).

M. flexor carpi ulnaris

Es un músculo amplio y aplanado. Presenta dos cabezas, una humeral (*caput humerale*) de buen desarrollo, y otra ulnar (*caput ulnare*). Luego de estos orígenes independientes, se unen compartiendo fibras musculares y a la altura del tercio distal del zeugopodio forman un tendón de inserción muy fuerte.

Origen: *caput humerale*: por medio de un tendón corto sobre la porción distal y algo caudal del entepicóndilo del húmero (Figura IV.34.b). *Caput ulnare*: por medio de fibras tendinosas y carnosas en una fosa medial del olécranon (Figura IV.35.a).

Inserción: ambas cabezas se insertan de forma conjunta por medio de un tendón corto sobre el área distal (porción libre) y palmar del pisciforme (Figura IV.35).

Acción: flexiona y abduce la articulación del carpo (NAV, 2012; Evans y de Lahunta, 2013).

M. flexor digitorum superficialis

Presenta tres vientres musculares finos y largos.

Origen: por medio de una fina fascia que parte del perimio del *m. flexor dig. prof. c. h. laterale*.

Inserción: cada uno de los vientres musculares da paso a la altura del retináculo flexor a un tendón de inserción muy fino. A la altura de la articulación metacarpo-falangeal de los dedos II, III y IV, cada uno de ellos se bifurca en dos tendones planos, anchos, de posición palmar. Estos tendones rodean lateralmente al tendón común de inserción del *m. dig. profundus*, y se insertan en la base de la falange intermedia de los dedos II, III y IV (Figura IV.35.d).

Acción: flexiona la articulación carpal y la articulación metacarpo-falangeal e interfalangeal de los dedos II-IV (Fisher *et al.*, 2009).

M. abductor et opponens digiti I

Músculo de vientre cilíndrico, corto y extendido por la superficie palmar del metacarpiano I.

Origen: carnoso, sobre el sesamoideo radial y área proximal del metacarpiano I (Figura IV.35.d).

Inserción: carnosa, sobre la cara proximal y palmar de la falange proximal del dedo I (Figura IV.35.d).

Acción: abduce y extiende el dedo I (Evans y de Lahunta, 2013).

IV.1.2.2. Musculatura asociada a la cintura pélvica y miembro posterior***M. biceps femoris***

Músculo que se extiende sobre el aspecto lateral y en parte por el aspecto caudal del estilopodio y zeugopodio proximal. Es un músculo que alcanza gran extensión en el miembro posterior.

Origen: por medio de un tendón fuerte y corto, sobre la tuberosidad isquiática (Figura IV.36.a), dorsalmente al origen del *m. semitendinosus*.

Inserción: se inserta en la *fasciae lata* y distalmente en la *fasciae cruris*. De esta manera se une fuertemente desde la rodilla hasta los dos tercios proximales de la pierna.

Acción: extiende la articulación coxo-femoral de la rodilla (NAV, 2012). En algunos Carnívora (e.g., *Procyon cancrivorus*, véase Tabla IV.2; en *Ailurus fulgens*, Fisher *et al.*, 2008) este músculo extiende su inserción sobre el tendón común del calcáneo. En estos casos, el *m. biceps femoris* presenta una acción también sobre la extensión tarsiana (flexión plantar de la articulación del tobillo; NAV, 2012).

M. abductor cruris caudalis

Músculo en forma de banda. Se extiende de manera oblicua desde su origen hacia una posición caudal al *m. biceps femoris*. En vista lateral aparenta ser un paquete craneal del *m. biceps femoris*.

Origen: sobre las apófisis laterales de la 1^{er} vértebra caudal y también desde una fascia común con el origen del *m. gluteus superficialis*.

Inserción: se inserta en la *fasciae cruris* y además se une al tendón común del calcáneo.

Acción: abduce la extremidad (NAV, 2012), asiste al *m. biceps femoris* en la extensión de la articulación coxo-femoral y flexiona la planta del pie actuando en la articulación del tobillo (Fisher *et al.*, 2008).

M. gluteofemoralis, m. caudofemoralis

Este músculo está presente en la mayoría de los prociónidos, excepto en *Procyon* (véase Tabla IV.2 y Fisher *et al.*, 2008). En *N. nasua* es muy voluminoso, y en corte transversal, a la altura media del vientre, presenta una forma cuadrangular; mientras que distalmente es comprimido. Proximalmente cubre la porción caudal del *m. gluteus superficialis*.

Origen: por medio de una fascia sobre el aspecto dorsal de las apófisis laterales de las dos primeras vértebras caudales. En su porción más caudal de esta fascia se origina el tendón de origen del vientre craneal del *m. semitendinosus*.

Inserción: por medio de una aponeurosis muy fuerte que se extiende sobre la cara lateral de la diáfisis del fémur desde la altura del trocánter mayor hasta aproximadamente el tercio distal del fémur (Figura IV.36.b).

Acción: extiende débilmente y abduce la articulación coxo-femoral (Fisher *et al.*, 2008; NAV, 2012).

M. gluteus superficialis

Músculo formado por una fina capa muscular en forma de abanico.

Origen: de la fascia que recubre al *m. gluteus medius*, que se extiende cranealmente y se une al borde ventral y craneal del ala del ilion (Figura IV.36.a). Además, su origen se continúa sobre la fascia dorsal, a la altura de las vértebras lumbares.

Inserción: por medio de un fuerte tendón sobre la superficie lateral y distal del trocánter mayor del fémur (Figura IV.36.b y c), ocupando un área bastante extendida y bien definida que incluye al tercer trocánter.

Acción: las fibras craneales de este músculo flexionan y abducen de manera débil la articulación coxofemoral, mientras que las fibras caudales extienden de manera débil y abducen la articulación coxofemoral (Fisher *et al.*, 2008; NAV, 2012).

M. gluteus medius

Músculo muy voluminoso.

Origen: carnosos, sobre la superficie lateral del ala ilíaca (fosa glútea) y también por medio de algunas fibras tendinosas sobre el borde cráneo-dorsal de esta región (Figura IV.36.a). Asimismo, este músculo se une de manera superficial sobre la fascia glútea que se continúa con la fascia lumbar. Sobre una pequeña área caudal del ala ilíaca llega a formarse un tendón plano de origen.

Inserción: por medio de un fuerte tendón sobre el área lateral y proximal del trocánter mayor (Figura IV.36.b). A este tendón de inserción, se une el tendón de inserción del *m. piriformis*.

Acción: extiende la articulación coxo-femoral (NAV, 2012).

M. gluteus profundus

Presenta dos vientres, uno craneal bien desarrollado y uno caudal de menor volumen.

Origen: carnosos, sobre el aspecto lateral del ilion (Figura IV.36.a), abarcando una superficie posterior del ala y extendiéndose por el cuerpo del íleon hasta el área dorsal del acetábulo.

Inserción: sobre la superficie cráneo-proximal del trocánter mayor (Figura IV.36.b).

Acción: abduce la articulación coxofemoral (Fisher *et al.*, 2008; NAV, 2012).

M. piriformis

Origen: de tipo carnosos, sobre la porción ventral de la apófisis lateral de la 2^{da} y 3^{ra} vértebra sacra.

Inserción: por medio de un tendón, sobre el área proximal del trocánter mayor, proximalmente a la inserción del *m. gl. profundus* y *medius* (Figura IV.36.a).

Acción: asiste al *m. gluteus medius* en la extensión de la articulación coxofemoral (Fisher *et al.*, 2008; NAV, 2012).

M. tensor fasciae latae

Músculo de aspecto triangular en vista lateral, que se extiende desde la pelvis hasta el primer tercio del muslo. A la altura media, el vientre es voluminoso, mientras que distalmente su grosor disminuye hasta formar una fina capa muscular.

Origen: por medio de una corta fascia (fibras tendinosas) y algunas fibras musculares sobre el borde ventral del ala ilíaca (Figura IV.36.a).

Inserción: en la *fasciae lata*, sobre el aspecto craneal del estilopodio.

Acción: flexionar la cintura pélvica y extiende la articulación de la rodilla (Evans y de Lahunta, 2013). También abduce débilmente la articulación coxofemoral (Fisher *et al.*, 2008).

M. sartorius

Se ubica mayormente sobre el aspecto medial, y secundariamente sobre el aspecto craneal, del miembro posterior. Es un músculo amplio (ancho cráneo-caudalmente) pero

plano (comprimido latero-medialmente). El vientre es más voluminoso en su porción más craneal.

Origen: carnosos y tendinosos (cranealmente forma un pequeño tendón) sobre la cara medial y margen ventral del ala ilíaca (Figura IV.36.a).

Inserción: por medio de una fascia tendinosa que se une a la *fasciae lata* a la altura proximal del aspecto medial de la tibia (en la Figura IV.37.c se dibuja su posición relativa respecto a la inserción de la fascia marcada con rayas horizontales). Ventralmente también se encuentra fuertemente unido a fascias internas.

Acción: flexiona la articulación coxo-femoral y de la rodilla (Fisher *et al.*, 2008; NAV, 2012).

M. gracilis

Es un músculo amplio, en forma de banda. El vientre corre distalmente sobre el aspecto caudo-medial del fémur.

Origen: por medio de una fascia que se extiende sobre el aspecto lateral del borde ventral del isquion (Figura IV.36.a), a lo largo de la cresta sinfisaria.

Inserción: y se inserta en la *fascia cruris*. Además, mediante un fuerte tendón, se inserta sobre la cara medial y proximal de la diáfisis tibial (Figura IV.37), distalmente a la inserción del *m. sartorius* y proximalmente a la inserción del *m. semitendinosus*.

Acción: adduce la articulación coxofemoral y flexiona la rodilla (Fisher *et al.*, 2008).

M. semitendinosus

Este músculo está formado por dos vientres con forma de banda, uno más craneal (sacrocaudal) y otro más caudal (isquiático), totalmente independientes en sus orígenes, pero a la altura media del recorrido los vientres musculares se unen.

Origen: el vientre craneal presenta un origen por medio de un tendón fino y corto sobre los márgenes laterales de los procesos transversos de la segunda vertebra caudal y sobre la fascia dorsal a altura de las vértebras sacras, compartiendo esa fascia de origen con la porción caudal del *m. gluteofemoralis*. El vientre caudal o isquiático se origina sobre la tuberosidad isquiática, dorsal y caudalmente al origen del *m. biceps femoris*.

Inserción: por medio de una fascia sobre una superficie estrecha pero extendida próximo-distalmente en el aspecto medial de la cresta tibial (Figura IV.37.c), distalmente a la inserción del *m. gracilis*. También se une a la fascia crural de la pierna.

Acción: extiende las articulaciones coxofemorales; flexiona la articulación de la rodilla cuando la extremidad está en la fase de suspensión (Evans y de Lahunta, 2013).

M. semimembranosus

Músculo muy voluminoso. Distalmente comparte fibras musculares con el *m. adductor magnus*. Distalmente, el vientre muscular se divide en dos porciones con diferentes áreas de inserción.

Origen: carnosos, sobre el borde caudo-lateral del isquion (Figura IV.36.a).

Inserción: el área de inserción proximal se inserta inmediatamente medial al cóndilo medial del fémur por medio de una fascia y algunas fibras musculares, mientras que la porción distal se inserta por un fuerte tendón al también en cercanías al cóndilo medial de la tibia (Figura IV.37.c).

Acción: extiende y adduce la articulación coxo-femoral, y flexiona la articulación de la rodilla (Fisher *et al.*, 2008; Evans y de Lahunta, 2013).

***M. coccygeus* (= *coccygeus lateralis*)**

Músculo fusiforme.

Origen: carnosos y tendinosos sobre la espina isquiática de la pelvis (Figura IV.36).

Inserción: por medio de una aponeurosis sobre los procesos laterales de las vértebras caudales c2 - c4.

Acción: de tipo bilateral, presiona la cola contra el ano y las partes genitales y, en conjunción con los depresores, lleva la cola entre los miembros pélvicos; también flexiona lateralmente la cola (Evans y de Lahunta, 2013).

M. quadriceps femoris

Se compone de cuatro músculos: *m. rectus femoris*, *m. vastus lateralis*, *m. vastus medialis*, y *m. vastus intermedius*.

M. rectus femoris, corresponde al vientre más craneal del *m. quadriceps femoris*.

Origen: por medio de un tendón corto pero fuerte, sobre la porción ventral del cuerpo del ilion (Figura IV.36.a), cráneo-ventralmente al acetábulo.

Inserción: por un fuerte tendón, que se une a los otros tres tendones de los músculos del *quadriceps femoris*, sobre el sector medial y proximal de la *patella* (Figura IV.36.b).

Vastus lateralis*, *v. medialis* y *v. intermedius, los vientres de estos tres músculos no se diferencian entre sí de manera clara; sus fibras musculares se van entrecruzando sin fascias intermedias.

Origen: todos estos vastos se originan mayormente de manera carnosa ocupando gran parte de la superficie craneal de la diáfisis femoral (Figura IV.36.b), desde la superficie proximal de la cabeza y del trocánter mayor, hasta llegar a estar cerca del surco patelar, y mediante una fascia breve a la altura del trocánter mayor. Además, se extiende ligeramente sobre el aspecto medial de la diáfisis femoral, ocupando un área más amplia proximalmente.

Inserción: los tendones de los tres vastos se unen formando un tendón muy fuerte que, luego de formar un tendón común con el *m. rectus femoris* (ver más arriba), se inserta sobre la superficie próximo-lateral de la *patella* (Figura IV.36.b), llegando finalmente vía un fuerte tendón rotuliano a la tuberosidad tibial (Figura IV.37.a).

Acción del *m. quadriceps femoris*: flexiona la articulación coxofemoral, extiende la articulación de la rodilla (extiende el zeugopodio) (Fisher *et al.*, 2008; NAV, 2012).

M. pectineus

Músculo plano, comprimido cráneo-caudalmente.

Origen: por un tendón corto sobre la apófisis pectínea del pubis (Figura IV.36).

Inserción: por un tendón plano, sobre el aspecto caudal de la diáfisis femoral (Figura IV.36). Ocupa una superficie estrecha pero extendida próximo-distalmente en el aspecto medial de la diáfisis del fémur, proximalmente a la inserción del *m. adductor brevis*.

Acción: adduce la articulación coxofemoral (Fisher *et al.*, 2008; Evans y de Lahunta, 2013).

M. adductor longus

Vientre de forma aplanado.

Origen: se origina sobre el pubis (Figura IV.36.a) caudalmente al origen del *m. pectineus* y *m. adductor brevis*, caudal a la apófisis pectínea.

Inserción: por medio de un tendón fino sobre una amplia línea en el aspecto caudal del fémur a la altura media de la diáfisis (Figura IV.36). Se encuentra en una posición intermedia entre la inserción del *m. pectineus* y *m. adductor magnum*.

M. adductor brevis

Origen: se origina sobre el pubis (Figura IV.36.a) entre el origen del *m. adductor longus* y *m. pectineus*.

Inserción: sobre una superficie estrecha en la diáfisis caudal del fémur (Figura IV.36.c), distal a la inserción del *m. pectineus*.

M. adductor magnum

Se ubica profundo respecto al *m. gracilis* y caudal a todos los músculos aductores descritos arriba.

Origen: caudalmente carnoso y cranealmente tendinoso. El origen es sobre una superficie horizontal cercana a la sínfisis pélvica, dorsal al origen del *m. gracilis* (Figura IV.36.a).

Inserción: de manera carnosa sobre el borde caudolateral del fémur (Figura IV.36.c) y distalmente se extiende por la superficie medial del fémur.

Acción de los mm. aductores: adducen y extienden débilmente la articulación coxofemoral (Fisher *et al.*, 2008; Evans y de Lahunta, 2013).

M. quadratus femoris

Músculo de vientre voluminoso y rectangular, profundo al sector proximal de los *mm. biceps femoris, semitendinosus* y *semimembranosus*.

Origen: carnoso, sobre la porción caudal del isquion, ventral a la tuberosidad isquiática (Figura IV.36.a).

Inserción: por medio de una fuerte fascia sobre la superficie proximal del aspecto caudal del fémur (Figura IV.36.c), distalmente a la fosa trocantérica, en la zona que corresponde a la *facies aspera*.

Acción: extiende y rota lateralmente la articulación coxo-femoral, y actúa de manera antagónica a la rotación medial (Fisher *et al.*, 2009; Evans y de Lahunta, 2013).

M. obturator externus

Músculo con forma de abanico. Presenta dos vientres musculares que se diferencian en sus orígenes, uno más craneal y otro más caudal, y luego se unen para formar un tendón único que discurre lateralmente hacia su inserción.

Origen: carnoso, rodeando caudal y ventralmente al foramen obturador sobre la cara lateral de la pelvis (Figura IV.36.a).

Inserción: por medio de un fuerte tendón sobre una superficie distal de la fosa trocantérica (Figura IV.36.c).

Acción: rota lateralmente y adduce débilmente la articulación coxofemoral, previniendo la rotación medial de esta articulación (Fisher *et al.*, 2008; Evans y de Lahunta, 2013).

M. iliopsoas

Músculo compuesto por el *m. iliacus* y *m. psoas major*.

Origen: el *m. psoas major* se origina de la superficie de las vértebras lumbares, mientras que el *m. iliacus* es caudal al primero, originándose desde la base de las apófisis laterales de las últimas vértebras lumbares y 1^{era} sacra, y ocupa también una superficie ventral del cuerpo del ilion y una porción proximal del ala ilíaca (Figura IV.36).

Inserción: ambos músculos se insertan por medio de un fuerte tendón sobre el trocánter menor del fémur (Figura IV.36).

Acción: flexiona la articulación coxofemoral y rota externamente la pierna (Fisher *et al.*, 2008; Evans y de Lahunta, 2013).

M. psoas minor

Tiene un vientre en forma de banda que es mucho más largo y de origen más craneal que el *m. psoas major*.

Origen: el origen de este músculo no pudo ser estudiado en los ejemplares diseccionados por su mala preservación. De acuerdo con Evans y de Lahunta (2013), este músculo surge sobre el *m. quadratus lumborum* y vértebras torácicas y/o lumbares.

Inserción: se inserta por medio de un fuerte tendón en el pubis, sobre una superficie cercana al cuerpo del íleon.

Acción: flexiona la zona lumbar de la columna vertebral (Evans y de Lahunta, 2013).

Mm. gemelli

Presenta dos vientres musculares.

Origen: se originan de manera carnosa sobre el borde dorsal del isquion, hasta inmediaciones de la tuberosidad isquiática, y sobre una superficie relativamente extensa caudalmente al acetábulo. Luego se extiende caudalmente sobre el borde dorsal del isquion hasta la altura del comienzo de la tuberosidad isquiática (Figura IV.36.a).

Inserción: mediante un tendón en común con el tendón de inserción del *m. obturator internus* en la fosa trocantérica (Figura IV.36.c), proximalmente a la inserción del *m. obturator externus*.

Acción: rota lateralmente la articulación coxofemoral y previene la rotación medial cuando está soportando el peso del cuerpo (Evans y de Lahunta, 2013).

M. obturator internus

Músculo amplio con forma cónica. El tendón de inserción se forma sobre el aspecto medial del isquion y se extiende en dirección dorsal pasando sobre el margen superior del isquion, cuya superficie presenta una forma de polea que se encuentra caudal al origen del *m. coccygeus* y al vientre craneal del *m. gemelli* (caudal a la espina isquiática).

Origen: de manera carnosa, sobre la superficie interna (medial) que delimita el foramen obturador.

Inserción: por medio de un fuerte tendón que se une al tendón de inserción del *m. gemelli* y se insertan en la fosa trocantérica, proximal a la inserción del *m. obturator externus*.

Acción: rotación lateral de la articulación coxofemoral y prevención de la rotación medial (Evans y de Lahunta, 2009). Además, abduce débilmente esta articulación (Fisher *et al.*, 2008).

M. gastrocnemius

Es un músculo muy robusto que se ubica sobre el aspecto caudal del zeugopodio posterior. Presenta dos cabezas, una lateral y otra medial. En profundidad a estas cabezas se encuentra el vientre muscular del *m. flexor digitorum superficialis* y más profundo aún, el *m. soleus*.

Origen: la cabeza lateral se origina por un tendón corto sobre un sesamoideo del epicóndilo lateral del fémur (Figura IV.36), lateral y dorsal a la posición de origen del *m. flexor digitorum superficialis*. La cabeza medial se origina por un tendón corto sobre el epicóndilo medial del fémur.

Inserción: ambas cabezas terminan formando un fuerte y ancho tendón común del calcáneo (*tendo calcaneus communis*, tendón de Aquiles) que se inserta en la superficie proximal y próximo-ventral de la tuberosidad del calcáneo (Figura IV.38.a y b).

Acción: principalmente extiende la articulación del tobillo, participando también en parte, en la flexión de la rodilla (Evans y de Lahunta, 2013).

M. flexor digitorum superficialis

Se encuentra profundo a las dos cabezas del *m. gastrocnemius*. Proximalmente se une a la cabeza lateral del *m. gastrocnemius*, entrecruzando algunas de sus fibras musculares. Tiene aspecto de músculo unipennado. En el tercio distal del zeugopodio, su tendón de inserción confluye con los de las porciones medial y lateral del *m. gastrocnemius* y el *m. soleus*.

Origen: carnosos, sobre el sesamoideo del cóndilo lateral femoral (Figura IV.36.c), medialmente al origen de la cabeza lateral del *m. gastrocnemius*.

Inserción: mediante un tendón fino, que se une medialmente al tendón del calcáneo común (*tendo calcaneus communis*, Figura IV.38.a y b). Distal a esta inserción principal, se continúa y forma una fascia plantar con finos tendones extendidos distalmente que se unen a la almohadilla plantar.

Acción: contribuye a la flexión plantar de la articulación del tobillo y ayuda al *m. gastrocnemius* en la flexión de la articulación de la rodilla (Fisher *et al.*, 2008).

M. soleus

Su vientre es delgado pero amplio latero-medialmente. Se ubica profundo a los *mm. gastrocnemius* y *flexor digitorum superficialis*. Sus fibras musculares se relacionan fuertemente con la fascia interna que hay entre este músculo y el *m. fibularis longus* (músculo más profundo).

Origen: por medio de una fascia tendinosa sobre un área caudal del aspecto lateral de la epífisis proximal de la fibula (Figura IV.37.b y d).

Inserción: por un tendón fuerte que se une al tendón común del calcáneo (Figura IV.38, *tendo calcaneus communis*).

Acción: actúa en la extensión del autopodio (Fisher *et al.*, 2008; Evans y de Lahunta, 2013).

M. popliteus

Músculo de forma triangular y de buen desarrollo. Su tendón de origen se dirige distalmente cruzando lateral y superficial al ligamento colateral lateral de la rodilla.

Origen: por medio de un tendón largo sobre el área lateral de la epífisis distal del fémur (Figura IV.36.b), distalmente al origen del *m. extensor digitorum longus*.

Inserción: carnosa sobre el borde caudo-medial y proximal de la tibia. Sobre el aspecto caudal el vientre muscular se inserta distalmente a los cóndilos tibiales (Figura IV.37.b y c), y se extiende distalmente sobre una extensa superficie en el aspecto medial, aunque sin llegar a la mitad proximal de la diáfisis tibial.

Acción: flexiona la articulación de la rodilla. También actúa en la rotación medial de la tibia respecto al fémur, principalmente cuando está flexionada, en la fase de suspensión de la locomoción (Evans y de Lahunta, 2013).

M. extensor digitorum longus

Presenta un solo vientre muscular, que se encuentra parcialmente cubierto sobre su aspecto craneal por el *m. tibialis cranialis*, y por su aspecto caudal por el *m. fibularis longus*. El vientre muscular del *m. ext. dig. longus* se extiende distalmente hasta la articulación proximal del tobillo en donde desarrolla un tendón de inserción que seguidamente se diferencia en cuatro tendones.

Origen: por medio de un tendón fino y largo, sobre una pequeña superficie del epicóndilo lateral del fémur (Figura IV.36.b), lateralmente al surco patelar, y craneal y proximalmente al origen del *m. popliteus*.

Inserción: cuatro tendones pasan profundo a un fuerte retináculo craneal del tobillo y se dirigen distalmente para insertarse en los procesos extensores de las falanges ungueales de los dedos II-V (Figura IV.38.a).

Acción: extiende los dígitos II-V, y flexiona dorsalmente la articulación del tobillo (Fisher *et al.*, 2008; Evans y de Lahunta, 2013).

M. fibularis longus (= m. peroneus longus)

Músculo que se encuentra sobre el aspecto lateral de la fibula y queda cubierto medial, caudal y cranealmente por el *m. fibularis brevis*, quedando sólo visible su porción lateral. El tendón de inserción se dirige lateralmente a la fibula y corre por un surco craneal del maléolo fibular. A la altura media del calcáneo, este tendón pasa por debajo del proceso troclear lateral y distalmente, entre el calcáneo y el navicular, discurre profundo a un ligamento plantar largo a través de un túnel óseo-fibroso.

Origen: carnosos, sobre una superficie cráneo-lateral de la epífisis proximal de la fibula (Figura IV.37.a y d).

Inserción: el tendón se inserta sobre el tubérculo plantar, en el aspecto lateral de la base del metatarsiano I (Figura IV.38.b).

Acción: evierte el autopodio, flexiona el tarso (Fisher *et al.*, 2008; Evans y de Lahunta, 2013).

M. tibialis cranialis

Músculo voluminoso, que se encuentra craneal y lateralmente en el zeugopodio posterior. Entrecruza fibras con el *m. extensor digiti I longus* y se encuentran íntimamente en contacto con la membrana interósea. A la altura de la articulación del tobillo se desarrolla un grueso tendón de inserción que pasa en profundidad al retináculo flexor proximal y sigue por un surco ancho sobre el aspecto lateral del proceso estiloides de la tibia, conjuntamente con el *m. extensor digiti I longus* que corre lateralmente.

Origen: carnosos, sobre el tercio proximal de la tibia y la fibula (Figura IV.37.a y d), ocupando la fosa proximal que se forma entre el aspecto cráneo-lateral de la tibia y cráneo-medial de la fibula (la fibula y la tibia están fusionadas proximalmente en *N. nasua*). Además, a la altura del cóndilo lateral de la tibia, presenta un origen mediante una pequeña aponeurosis.

Inserción: Finalmente, se inserta sobre el aspecto próximo-medial del tubérculo plantar del metatarsiano I (Figura IV.38.b).

Acción: flexiona dorsalmente la articulación del tobillo e invierte el autopodio (Fisher *et al.*, 2008; Evans y de Lahunta, 2013).

M. extensor digiti I longus

Es un músculo aplanado, que se extiende por el aspecto craneal del zeugopodio posterior, profundamente al *m. tibialis cranialis*. A la altura del tarso, este músculo forma un fino tendón de inserción que cruza hacia el aspecto medial del autopodio y se extiende sobre el aspecto lateral del metatarsiano I y su falange proximal.

Origen: carnosos, sobre los dos tercios proximales cráneo-mediales de la diáfisis fibular (Figura IV.37.a). En un ejemplar de *N. nasua*, se observa que el área de origen se divide a la altura del tercio medio de la diáfisis fibular formándose dos regiones, una pequeña proximal y la otra más amplia distal.

Inserción: sobre una superficie lateral de la falange ungueal del dedo I (Figura IV.38.a).

Acción: flexiona dorsalmente la articulación del tobillo, extiende las articulaciones metatarso-falángica, articulaciones falángicas proximal y distal del dígito I, e invierte el autopodio (Fisher *et al.*, 2008; Evans y de Lahunta, 2013).

M. extensor digitorum lateralis (= peroneus tertius)

El tendón de inserción es largo y corre caudal al maléolo lateral y craneal al tendón del *m. fibularis brevis*. Luego, sigue su recorrido distalmente por el aspecto lateral del metatarsiano V y a la falange proximal del dedo V.

Origen: carnosos, sobre el ligamento colateral lateral del fémur y sobre el tercio proximal del aspecto lateral de la diáfisis fibular (Figura IV.37.a y d).

Inserción: sobre la superficie dorsal de la falange ungueal del dedo V (Figura IV.38.a).

Acción: flexión plantar y eversión del autopodio, y extiende y abduce el dedo V (Fisher *et al.*, 2008).

M. fibularis brevis

Músculo muy desarrollado. El tendón de inserción se forma a la altura del maléolo lateral y se dirige distalmente pasando por un surco caudo-medial de la fibula, luego corre sobre el aspecto lateral del calcáneo, cruzando ventralmente al proceso troclear lateral del mismo.

Origen: carnosos, sobre el aspecto lateral de los tres cuartos distales de la fibula (Figura IV.37.d).

Inserción: sobre una superficie en el aspecto latero-proximal del metatarsiano V (Figura IV.38.a), dorsalmente a la inserción del *m. abd. dig. V*.

Acción: flexión plantar del autopodio, rota externamente el autopodio (eversión) y participa también en la abducción del autopodio (Fisher *et al.*, 2008).

Mm. flexores digitorum profundi

Consisten en dos músculos desarrollados, *m. flexor digitorum medialis* y *m. flexor digitorum lateralis*. Se ubican sobre el aspecto caudal del zeugopodio entre la tibia y la fibula. Son músculos profundos a los *mm. gastrocnemius, soleus, flexor digitorum superficialis* y *popliteus*.

M. flexor digitorum medialis (= flexor digitorum longus)

A la altura de la articulación del tobillo forma un fuerte tendón de inserción que pasa por un surco caudal de la epífisis distal de la tibia (caudalmente al maléolo tibial) y de manera

superficial al tendón del *m. tibialis caudalis*. En esta área, ambos tendones presentan un retináculo que los envuelve. En la base del metatarsiano I, el tendón del *m. flexor dig. medialis* recorre profundamente a un segundo retináculo y se une al tendón de inserción del *m. flexor digitorum lateralis* para formar una placa tendinosa conjunta a nivel de las bases de los metatarsianos.

Origen: carnosos, sobre el aspecto caudo-proximal de la diáfisis tibial, ocupando una superficie media. Además, también presenta un origen tendinoso sobre una pequeña superficie de la porción caudal de epífisis proximal fibular (Figura IV.37.b).

Inserción: por medio de un fuerte tendón que se une al tendón común del *flex. dig. profundi*. Distalmente este tendón común se divide en cinco tendones flexores largos que se insertan en las falanges ungueales de los dígitos I-V (Figura IV.38.b).

Acción: flexión plantar de la articulación del tobillo y flexiona las articulaciones metatarso-falángicas y articulaciones proximal y distal falangeales de todos los dígitos (Fisher *et al.*, 2008).

***M. flexor digitorum lateralis* (= *m. flexor digiti I longus*, = *m. flexor fibularis*)**

Su vientre muscular ocupa el espacio libre caudal que queda delimitado por la fibula y la tibia. El tendón de inserción corre por un surco caudal de la tróclea astragalar y se dirige distalmente recorriendo el aspecto plantar del *sustentaculum tali*. Al nivel de las bases de los metatarsianos, el tendón se une al de *m. flexor digitorum medialis* para formar una placa tendinosa conjunta.

Origen: carnosos, ocupando una superficie desde el aspecto caudal de la epífisis proximal de la fibula (surco entre las dos protuberancias: craneal y caudal), hasta la superficie caudo-medial de la diáfisis fibular (Figura IV.37.b y d). Además, presenta un origen sobre la membrana interósea, ocupando un área lateral de la mitad proximal de la diáfisis tibial, delimitado por el *m. tibialis caudalis*, y sobre una superficie mayor del aspecto caudo-distal de la diáfisis tibial.

Inserción: Los cinco tendones que surgen de esa base común se insertan en las falanges distales de los dígitos I-V (Figura IV.38.b).

Acción: flexión plantar y flexión de las articulaciones metatarso-falángicas y articulaciones proximal y distal falangeales de todos los dígitos (Fisher *et al.*, 2008).

M. tibialis caudalis

El tendón de inserción corre por un surco tibial distal, por donde también cruza el tendón de inserción del *m. flex. dig. medialis*, y se continua sobre la superficie plantar del autopodio hacia su inserción.

Origen: carnosos, sobre la primera mitad proximal caudal de la diáfisis de la tibia (Figura IV.37.b). Su origen se encuentra entre el origen del *m. flex. dig. lateralis* y el del *medialis*.

Inserción: por medio de un tendón sobre el aspecto planto-medial del navicular y entocuneiforme (Figura IV.38.b).

Acción: flexión plantar de la articulación del tobillo e invierte el autopodio (Fisher *et al.*, 2008; Evans y de Lahunta, 2013).

M. extensor digitorum brevis

Su porción carnosa cubre el aspecto dorsal del tarso y porción proximal de los metatarsianos, siendo el más profundo de los músculos dorsales del autopodio. Se compone de cuatro vientres musculares planos y proximalmente superpuestos entre ellos.

Origen: carnosos y por medio de una aponeurosis, sobre el aspecto dorso-lateral y distal del calcáneo, y sobre la fascia que recubre los huesos tarsales (cuboides, parte lateral del navicular) (Figura IV.38.a).

Inserción: a la altura media de los metatarsianos, cada vientre muscular forma un tendón que corre lateralmente a cada dígito correspondiente. Estos tendones se insertan en las expansiones extensoras de los dedos I-IV (Figura IV.38.a).

Acción: extiende las articulaciones metatarso-falángicas e interfalangeales de los dígitos I-IV (Evans y de Lahunta, 2013).

M. flexor digitorum brevis

Es el músculo más superficial del aspecto plantar correspondiente a los músculos intrínsecos del autopodio. Presenta cuatro vientres musculares. Cada uno de estos vientres forma, a la altura media de los metacarpianos, un fino tendón de inserción.

Origen: los cuatro vientres musculares se originan de manera carnosa sobre el tendón común del calcáneo, a la altura del tubérculo del calcáneo (Figura IV.38).

Inserción: inserta sobre la superficie proximal y lateral de las falanges intermedias de los dígitos II-V, muy próximo a la inserción de los tendones de los *m. lumbricales*. Se pudo observar que, al menos en el caso del tendón de inserción del dedo IV, se bifurca a la altura de la falange proximal y cada parte se inserta a ambos lados sobre la superficie proximal de la falange intermedia (Figura IV.38).

Acción: flexiona las articulaciones metatarso-falangeales y articulaciones interfalángicas proximales de los dígitos II-V (Fisher *et al.*, 2008).

Mm. interflexorii

Formado por tres vientres musculares que se disponen sobre el tendón común del *m. flexor dig. profundus* y entre los paquetes musculares del *m. flex dig. brevis*.

Origen: por medio de una aponeurosis desde el aspecto plantar del tendón común del *m. flex dig. profundus*. El vientre muscular más lateral se origina más distal con respecto a los otros dos.

Inserción: cada vientre muscular forma un tendón de inserción fino que se bifurca a la altura de los metacarpianos III-V. Cada uno de estos tendones se inserta en la cápsula articular entre los metatarsianos y falanges proximales de los dedos III-V.

Acción: asiste al accionar del *m. flex. dig. brevis* en flexionar las articulaciones metatarso-falángicas e interfalángicas de los dígitos III-V (Fisher *et al.*, 2008).

Mm. lumbricales

Formado por 4 vientres musculares fusiformes. El vientre que se dispone sobre el metatarsiano IV es el más desarrollado.

Origen: los vientres se originan de manera carnosa desde el tendón común del *m. flex. dig. profundus*, distalmente al origen de los *mm. interflexores*.

Inserción: cuatro tendones muy finos desarrollados a partir de cada vientre que se inseran en una superficie medial y proximal de las falanges proximales de los dedos II-V (Figura IV.38.b).

Acción: flexiona las articulaciones metatarso-falángicas (Fisher *et al.*, 2008).

M. abductor digiti V

Músculo de vientre cilíndrico.

Origen: carnoso, sobre la superficie medial del tubérculo del calcáneo.

Inserción: en la tuberosidad proximal y lateral del metatarsiano V.

Acción: abduce articulación tarso-metatarsiana del dígito V (Fisher *et al.*, 2008).

M. quadratus plantae

El vientre corre oblicuamente próximo-lateralmente hacia la zona disto-medial de la cara plantar del autopodio.

Origen: se origina de manera carnosa, pero también participan algunas fibras tendinosas, sobre la superficie latero-proximal del tubérculo del calcáneo (Figura IV.38). Su origen se extiende distalmente por debajo de la cresta lateral del calcáneo.

Inserción: por medio de un tendón muy corto sobre el tendón común del *m. flex. dig. profundus*, distalmente a la inserción de los *mm. flex. dig. medialis* y *lateralis*.

Acción: asiste a los *mm. flex. dig. lateralis* y *medialis* en la flexión de la articulación metatarso-falángica, y a la articulación proximal y distal interfalángicas de los dígitos I-V (Fisher *et al.*, 2008).

IV.1.3. Reconstrucción de la musculatura de los ejemplares fósiles

Las reconstrucciones musculares fueron realizadas sobre los elementos esqueléticos poscraneos preservados en ejemplares fósiles referidos a †*Cyonasua* o taxones afines a él, utilizando como base de referencia las disecciones previamente descritas.

A continuación, se mencionan los músculos que fue posible reconstruir teniendo en cuenta el correlato de los rasgos óseos presentes en los taxones fósiles y actuales. Aquellos músculos no asociados a accidentes óseos definidos fueron inferidos de acuerdo con la ubicación del músculo en los individuos de las especies actuales de prociónidos diseccionados.

IV.1.3.1. Reconstrucción de la musculatura asociada a la cintura pectoral y miembro anterior de los prociónidos fósiles de América del Sur

***M. trapezius* (Figura IV.45)**

Sólo es posible hacer una reconstrucción de la inserción del *m. trapezius*, y no así de su origen, debido a que este es blando (rafe fibroso medio-dorsal). En la mayoría de los ejemplares de prociónidos actuales, la inserción de este músculo ocupa los dos tercios proximales de la espina escapular. En el ejemplar MLP 04-VI-10-1 se observa que la espina es relativamente gruesa y ondulada, de manera más manifiesta de lo que se observa en *P. cancrivorus*, quien presenta un *m. trapezius* débil. Sin embargo, no se observa que en el ejemplar fósil el espesor de este borde alcance al de *N. nasua*, quien muestra un músculo más voluminoso. En consecuencia, se propone aquí que el desarrollo del *m. trapezius* en el ejemplar fósil MLP 04-VI-10-1 habría sido intermedio entre lo observado en *P. cancrivorus* y *N. nasua*, y que habría tenido una buena extensión a lo largo de la espina, ya que antes de llegar al *processus suprahamatum*, se observa que un adelgazamiento de la espina, marcando posiblemente que el límite de su inserción llegaba a ser bastante distal.

***M. omotransversarius* (Figura IV.45)**

La inserción de este músculo puede reconstruirse sobre la escápula del ejemplar †*Cyonasua* sp. (MLP 04-VI-10-1). El *processus suprahamatus* de †*Cyonasua* sp. presenta fuertes rugosidades y estrías que estarían indicando la entesis que deja la inserción del *m. omotransversarius*. De acuerdo con esto, la inserción de este músculo habría ocupado un área amplia, como también se observa en *N. nasua*. En cambio, *P. cancrivorus* presenta una superficie de inserción más pequeña.

***M. deltoideus* (Figura IV.45 y 46)**

La escápula del ejemplar MLP 04-VI-10-1 preserva de manera casi completa la espina escapular, lo que permite interpretar que el *m. deltoideus* habría presentado un vientre muscular de buen desarrollo, posiblemente similar al de *N. nasua*, debido a que los procesos *suprahamatus* y *hamatus* presentan un tamaño relativamente grande y rugosidades bien conspicuas. La inserción del *m. deltoideus* se da sobre una cresta de desarrollo intermedio en los ejemplares MLP 04-VI-10-1 y FMNH P 14342. Sin embargo, el ejemplar MACN-PV

2914 presenta una cresta más poderosa indicando que probablemente se habría insertado allí un *m. deltoideus* más fuerte. Fue posible realizar una reconstrucción total del origen e inserción del *m. deltoideus* en el ejemplar MLP 04-VI-10-1; dicha reconstrucción permite inferir que habrían presentado un desarrollo intermedio entre lo observado en *N. nasua* (muy desarrollado) y en *P. cancrivorus* (levemente desarrollado).

***M. latissimus dorsi* y *m. teres major* (Figura IV.45 y 46)**

La reconstrucción del origen de estos músculos resulta extremadamente difícil y poco confiable, debido a que el *m. latissimus dorsi* se origina por medio de una fascia toracolumbar superficial; y por otro lado, el ángulo escapular caudal, sitio de origen del *m. teres major*, no se ha preservado en ningún ejemplar fósil. Ambos músculos se insertan sobre la tuberosidad para el *teres major* del húmero, ubicada sobre el tercio próximo-medial de la diáfisis humeral. En el ejemplar FMNH P 14342 y en parte en el ejemplar MLP 04-VI-10-1, se observan rugosidades sobre ese sector diafisario a la altura en la que dichos músculos se estarían insertando, en forma similar a lo descrito para *P. cancrivorus* y *N. nasua*. El desarrollo de la tuberosidad para el *teres major* no varía de manera considerable entre los prociénidos actuales. Para el caso de la inserción del *m. teres major*, una reconstrucción del desarrollo más certera podrá realizarse cuanto se disponga de ejemplares donde el ángulo caudal de la escápula se haya preservado.

***M. teres minor* (Figura IV.46)**

La entesis de origen de este músculo no puede ser reconocida debido a que las escápulas de los ejemplares de prociénidos fósiles no presentan el borde caudal completo. Respecto a la inserción, se observa que en el ejemplar fósil FMNH P 14342 se desarrolla un área plana a la altura de donde se insertaría este músculo (aspecto lateral del húmero, distalmente a la tuberosidad mayor), delimitada y con un desarrollo semejante a levemente menor al que presenta *N. nasua*. Se propone en este trabajo que dicha área representaría la entesis de inserción de este músculo.

***M. subscapularis* (Figura IV.45 y 46)**

Este músculo se origina sobre la fosa subescapular, que fue preservada en el ejemplar MLP 04-VI-10-1 de forma incompleta. Asimismo, habría presentado un origen amplio y

posiblemente muy fuerte debido a dos características observadas, una de ellas es el desarrollo de concavidades sobre la fosa subescapular, las cuales ayudarían a una unión reforzada (Lessertisseur y Saban, 1967). La otra característica que denota un gran desarrollo de este músculo es a nivel del borde craneal escapular, el cual está fuertemente curvado lateralmente. De acuerdo con los rasgos miológicos y osteológicos observados en las disecciones musculares en *N. nasua* y *P. cancrivorus*, se interpreta que el borde craneal curvado en este ejemplar de †*Cyonasua* indicaría paquetes musculares craneales del *m. subscapularis* notablemente desarrollados, que también habrían rebasado hacia el lado lateral, envolviendo el borde craneal de la escápula como los descrito para *N. nasua*. Respecto a la inserción, se observa sobre el aspecto medial de la tuberosidad menor en la epífisis humeral de los ejemplares MLP 04-VI-10-1 y FMNH P 14342, una superficie relativamente amplia y rugosa que indica claramente un área amplia para fijación del *m. subscapularis*.

***M. supraspinatus* (Figura IV.45 y 46)**

El área de origen para este músculo se preservó de manera casi completa en la escápula de MLP 04-VI-10-1. La misma cuenta con una superficie muy amplia y profunda, dado que la espina escapular se encuentra bien extendida lateralmente. El área de inserción sobre el tuberosidad mayor del húmero se puede inferir sobre los ejemplares MLP 04-VI-10-1 y FMNH P 14342. Es una superficie amplia, rugosa y de bordes definidos, indicando que el *m. supraspinatus* presentaba una amplia unión y buena consolidación de inserción.

***M. infraspinalis* (Figura IV.45 y 46)**

La fosa infraespinosa, área de origen de este músculo, no se preservó en ningún ejemplar fósil. Asimismo, se puede observar que el área de inserción para este músculo sobre el trocánter menor del húmero en MLP 04-VI-10-1 está representada por una superficie bien rugosa y delimitada por suaves crestas, lo cual estaría indicando una fuerte unión y buen desarrollo de este músculo.

***M. coracobrachialis brevis* (Figura IV.45 y 46)**

El ejemplar MLP 04-VI-10-1 es el único ejemplar que preserva, aunque de manera incompleta, el área de origen de este músculo (apófisis coracoidea). A pesar de que esta área,

tiene una pequeña porción distal fracturada, es posible observar que el músculo se habría originado de manera medial como en la mayoría de los prociénidos actuales. La entesis de inserción sobre el húmero en los ejemplares MLP 04-VI-10-1 y FMNH P 14342 es difícil de reconocer, ya que en torno a él se insertan otros músculos tales como *m. teres major* y *lattissimus dorsi*. De igual manera, se observan rugosidades en forma de pequeñas crestas longitudinales en dirección próximo-distal, lo que estaría indicando la zona de inserción de esos músculos.

M. coracobrachialis longus

Este músculo está ausente en los ejemplares diseccionados, pero presente en otros Carnivora (e.g., *Ailurus fulgens*, *Ailuropoda melanoleuca*; Davis, 1964; Fisher et al. 2009). Su origen es común al *m. coracobrachialis brevis* pero su inserción es en las inmediaciones del foramen entepicondilar. Los ejemplares de †*Cyonasua* que preservan esta región de inserción presentan una superficie con pequeñas estriaciones, pero que no permiten asegurar que este músculo habría estado presente.

***Mm. pectorales* (Figura IV.46)**

El origen de los vientres musculares del *m. pectoralis* no han podido ser resuelto debido a que es en parte un origen blando, y por el otro lado, su origen óseo corresponde a los elementos del esternón (esternobras), que no han sido preservadas en ningún ejemplar fósil estudiado. Asimismo, de acuerdo a lo observado sobre materiales óseos de especies actuales, las esternobras no suelen presentar accidentes superficiales pasibles de ser considerados entesis musculares. Con respecto a la inserción, en los especímenes diseccionados se diferencian al menos dos paquetes musculares bien definidos en *P. cancrivorus* y en menor medida en *N. nasua*. Estos paquetes musculares son los *m. pectorales profundus* y *superficialis*, ambos insertándose en el borde medial de la cresta de la tuberosidad mayor del húmero. Esta cresta presenta un buen desarrollo en los ejemplares FMNH P 14342 y MACN-PV 2914, pero como se describió en la sección anterior, se desarrolla de manera intermedia respecto a las condiciones de *N. nasua* y *P. cancrivorus*, indicando que †*Cyonasua* habría presentado un desarrollo de estos músculos mayor al que presenta *P. cancrivorus*, pero no tan voluminoso como en *N. nasua*. Por otro lado, los ejemplares MLP 04-VI-10-1 y MACN-PV 6689 reflejan un pobre reborde indicando

posiblemente que no habría sido tan fuerte como los de los ejemplares fósiles mencionados anteriormente, sino que habrían tenido más bien un desarrollo menor, semejante al que presenta *P. cancrivorus*.

***M. biceps brachii* (Figura IV.45 y 47)**

Este músculo se origina sobre el tubérculo supraglenoideo de la escápula, y es posible de reconstruir en dos ejemplares fósiles: MLP 04-VI-10-1 y MACN-PV 6689. Se representa en estos ejemplares por una superficie circular, lisa y bien delimitada. De acuerdo con la morfología del surco bicipital observada en los ejemplares MLP 04-VI-10-1 y FMNH 14342, el tendón de origen del *m. biceps brachii* habría tenido un grosor considerable y fuerte. En el caso del ejemplar FMNH 14342, cuyo surco es más amplio que el otro ejemplar, se puede inferir que el tendón era más amplio y robusto.

Con respecto a la inserción, su reconstrucción no ha podido ser realizada en el ejemplar MLP 04-VI-10-1 pero sí en el ejemplar MACN-PV 6689. En este se observa una prominente tuberosidad radial que indica una inserción fuerte del tendón del *m. biceps brachii*. Cabe aclarar, que en esta reconstrucción no se descarta la posible existencia de la *caput brevis* del *m. biceps brachii*, en especial respecto al ejemplar FMNH 14342 cuya morfología del tendón de origen (a partir del amplio surco bicipital) podría haberse asemejado a la de *Potos*, quien presenta este músculo bien desarrollado con las dos cabezas presentes.

***M. triceps brachii* (Figura IV.45, 46, 47 y 48)**

Este músculo presenta cuatro cabezas en *Nasua nasua* y tres en *Procyon cancrivorus* (ausencia de *caput accesorium*). La cabeza larga (*caput longum*) se origina sobre la escápula, mientras que las demás lo hacen sobre la superficie caudal del húmero. La superficie de origen correspondiente a la porción *caput longum* se preservó parcialmente en el ejemplar MLP 04-VI-10-1. El borde caudal y cuello escapular presentan una superficie amplia, definida por leves rugosidades y oquedades.

Con respecto a la cabeza medial (*caput mediale*) y lateral (*caput laterale*), su reconstrucción resulta ser muy difícil de realizar, especialmente debido a la dificultad para reconocer entesis musculares sobre el aspecto caudal de la diáfisis humeral. Por otro lado, como se mencionó anteriormente, *N. nasua* y *P. cancrivorus* no presentan la misma cantidad

de cabezas, y el área de origen de la cabeza medial varía entre estas dos especies. No obstante, con respecto al área de origen de la cabeza lateral, se observó en el ejemplar FMNH P 14342 un área cóncava y rugosa ocupando el mismo sector donde este músculo se origina en las especies diseccionadas (aspecto próximo-lateral del húmero), la que se infiere en este trabajo como entesis de origen de la cabeza lateral. A su vez, se puede observar que esa área se asemeja en tamaño y forma a la condición observada en *N. nasua*, que cuenta con un mayor desarrollo muscular que *P. cancrivorus*. En el caso de la cabeza medial accesoria (*caput mediale accesorium*) también resulta difícil inferir el área de origen en los ejemplares fósiles que preservan el puente supracondíleo del húmero (MACN-PV 2914, MLP 04-VI-10-1, MLP 29-X-8-10, MLP 35-X-4-4 y FMNH P 14342), debido a que no se observan marcas que indiquen con claridad la entesis de este músculo. Según lo descrito en los ejemplares diseccionados en este trabajo de Tesis Doctoral y la información disponible en la literatura para otros Carnívora, se puede inferir que el origen de esta última cabeza en estos ejemplares de prociénidos fósiles arriba citados, se habría extendido sobre el aspecto caudal del puente supracondíleo del húmero. En el caso del ejemplar MACN-PV 2914, este puente es robusto y levemente curvado hacia el aspecto medial, proporcionando un área mayor para el origen respecto a la de los demás ejemplares fósiles.

Todas las cabezas del *m. triceps brachii* se insertan sobre la zona más proximal del olécranon, de manera tendinosa, aponeurótica y/o carnosa. El olécranon preservado tanto en el ejemplar MLP 04-VI-10-1 como en el ejemplar MACN-PV 6689 presenta superficies engrosadas y con rugosidades sobre el sector proximal, próximo-lateral y próximo-medial que corresponderían a las entesis de inserción de las cabezas del *m. triceps brachii*. Un gran surco proximal indica una fuerte unión del tendón de inserción del *m. triceps brachii*, en especial de la porción *caput longum*.

***M. brachialis* (Figura IV.46)**

Este músculo es difícil de reconstruir ya que su superficie de origen es amplia y no deja entesis evidentes de sus límites sobre las diáfisis humerales. Asimismo, de acuerdo con las disecciones realizadas, la bibliografía, se puede inferir que FMNH P 14342 habría presentado un área lateral amplia de origen del *m. brachialis* sobre la diáfisis, algo similar a lo que ocurre en *N. nasua*, y diferente de *P. cancrivorus* que presenta un área de origen mucho menor. Con referencia a la inserción, se puede observar en la superficie próximo-

medial de las diáfisis ulnares preservadas en los ejemplares MLP 04-VI-10-1, MACN-PV 6689 y FMNH P 14342 un área cóncava, delimitada por crestas y con forma cuadrangular que se corresponde a una fuerte unión de este músculo.

***M. anconeus* (Figura IV.46, 47 y 48)**

El área de origen del *m. anconeus* se puede observar en los fragmentos humerales distales preservadas en los ejemplares fósiles MACN-PV 2914, MLP 04-VI-10-1, MLP 29-X-8-10, MLP 35-X-4-4 y FMNH P 14342. Esta superficie es amplia, con ligeras estriaciones y se extiende sobre toda la cara posterior del ectepiocóndilo y cresta epicondilar lateral del húmero. Este área es más amplia lateralmente en el ejemplar MACN-PV 6688 y muy reducida en el ejemplar FMNH P 14342, mientras que en los demás se encuentra poco extendida lateralmente pero sí proximalmente. Respecto a la inserción de este músculo, se observa en los ejemplares MLP 04-VI-10-1 y MACN-PV 6689, sobre el borde caudal del aspecto lateral del olécranon el desarrollo de una cresta longitudinal, extendida próximo-distalmente, y un área proximal amplia y estriada. De acuerdo con estas características mencionadas, junto con las descripciones analizadas de miología de las especies actuales, se infiere que esta zona correspondería a la entesis de inserción del *m. anconeus*.

Músculos extensores del autopodio anterior: *brachioradialis*, *extensor carpi radialis longus* y *brevis*, *extensor digitorum communis*, *extensor digitorum lateralis* y *extensor carpi ulnaris* (Figura IV.46 y 48)

Estos músculos se originan sobre la cresta epicondilar lateral y epicóndilo lateral del húmero. En los ejemplares fósiles que preservan esta cresta (MLP 35-X-4-4, MLP 04-VI-10-1, MACN-PV 2914 y FMNH P 14342), se observa que el borde correspondiente al primer tercio proximal es angosto, posiblemente correspondiendo al origen del *m. brachioradialis*, mientras que distalmente, el borde se ensancha, proporcionando un área mayor para el origen de los *mm. ext. carpi radialis longus* y *brevis*. Esta interpretación se corrobora en las disecciones realizadas en este trabajo sobre los ejemplares actuales. A su vez, el desarrollo de estrías en los ejemplares fósiles, sobre el aspecto craneal de esta cresta, estarían indicando un amplio origen de estos tres músculos más proximales. Sobre el aspecto látero-craneal del epicóndilo medial de los ejemplares MLP 35-X-4-4 y MACN-PV 2914 se observan tres áreas lisas, amplias y con bordes bien definidos, que corresponderían a la entesis de inserción

de los *mm. ext. dig. digitorum communis*, *ext. dig. lateralis* y *ext. carpi ulnaris*. Cercano al origen de estos músculos, se observa en los ejemplares MLP 35-X-4-4, MLP 35-X-4-4 y MACN-PV 2914 una superficie cóncava en forma de fosa, en donde se estaría ubicando el ligamento colateral ulnar del radio como se observó en los especímenes diseccionados. A su vez, se reconoce en la proximidad de esta fosa en la mayoría de estos ejemplares fósiles, una superficie lisa, también colindante a la superficie articular del capítulo, que correspondería al área de origen del *m. supinator*.

Por su parte, no es posible reconstruir por completo la inserción de todos estos músculos extensores debido a la falta de material óseo correspondiente a las áreas donde se insertan los mismos. La superficie de inserción para el *m. brachioradialis* se observa en el ejemplar fósil MLP 04-VI-10-1 ocupando un área medial sobre el proceso estiloides del radio. Esta superficie presenta una forma oval, alongada próximo-distalmente y con suaves estrías, fácilmente de reconocer y que comparte similitudes con las entesis de inserción en los ejemplares diseccionados. Para el caso de los *mm. ext. carpi radialis longus et brevis*, *ext. dig. communis* y *ext. dig. lateralis* no se cuenta con las falanges y metacarpianos, donde se ubican las inserciones respectivas.

***M. abductor digiti I longus* (Figura IV.47)**

La superficie de origen de este músculo se encuentra casi completa en los ejemplares fósiles MLP 04-VI-10-1 y MACN-PV 9968, mientras que en el ejemplar MACN-PV 6689 sólo se conserva su porción proximal. En todos ellos se puede observar una superficie sobre la cara lateral de la ulna con una marcada concavidad, que se extiende desde la base de la escotadura semilunar distalmente sobre la diáfisis ulnar. Esto se infiere a partir de claras entesis que también presentan los ejemplares diseccionados en este trabajo de Tesis Doctoral. En MACN-PV 9968 se observa que el origen se extiende distalmente hasta la altura media-distal de la diáfisis ulnar, mientras que en el ejemplar MLP 04-VI-10-1 no es posible definir su extensión total debido a que a la altura media la diáfisis presenta prominencias óseas probablemente causadas por alguna patología. Respecto al desarrollo de las áreas de origen, se observó que en *P. cancrivorus* es mucho mayor que las de *N. nasua*, aunque en este último se desarrolla una cresta en su origen ulnar mucho más conspicua que la de *P. cancrivorus*. †*Cyonasua*, por su parte presenta claras entesis de origen sobre la ulna pero el desarrollo del vientre habría sido semejante al de *N. nasua*. El *m. abductor digiti I*

longus también presenta un origen sobre el aspecto cráneo-lateral de la epífisis distal del radio, este ocupa una superficie amplia que es posible reconocer sobre el material preservado del ejemplar MLP 04-VI-10-1.

Es posible observar el área de inserción de este músculo en el ejemplar MLP 04-VI-10-1 que preservó el metacarpiano I. Sobre el aspecto medial de este hueso se observa una superficie plana y lisa, con rebordes definidos que establece la entesis de inserción del *m. abductor digiti I longus*.

***M. extensor digiti I et II* (Figura IV.47)**

El origen de este músculo se encuentra sobre el aspecto lateral y área caudal de la ulna. En los ejemplares fósiles MLP 04-VI-10-1 y en parte en MACN-PV 6689, el origen parece presentar una superficie bastante amplia, no tanto como el área que ocupa en *N. nasua*, pero probablemente mayor a la que se observa en *P. cancrivorus*. Esta superficie está definida cranealmente por la entesis de origen del *m. abductor digiti I longus*. No fue posible reconstruir la inserción del *m. extensor digiti I et II* debido a que no se cuenta con los elementos óseos (falanges) correspondientes.

***M. flexor carpi ulnaris* (Figura IV.46)**

Este músculo presenta dos orígenes, uno ulnar y otro humeral, tanto en los taxones diseccionados como en otros Carnivora (*Galictis cuja*, *Ailurus fulgens*, *Canis familiaris*; Fisher *et al.*, 2009; Evans y de Lahunta, 2013; Ercoli *et al.*, 2015). Ninguno de estos orígenes pudo ser determinado con claridad en los ejemplares fósiles debido a que no se registraron evidencias precisas de su entesis. Sin embargo, se reconstruye el origen de este músculo de acuerdo con lo observado en los ejemplares de *N. nasua* y *P. cancrivorus* diseccionados. Respecto a su inserción, se observa que habría ocupado un área amplia, lisa y delimitada por crestas sobre el extremo libre del pisiforme del ejemplar MLP 04-VI-10-1.

***M. flexor digitorum profundus, caput ulnae et radiale* (Figura IV.47)**

En el ejemplar fósil MLP 04-VI-10-1, el origen de la cabeza ulnar (*caput ulnae*) deja una entesis amplia y extendida próximo-distalmente sobre el aspecto medial de la diáfisis ulnar. Esta superficie es levemente cóncava y delimitada por ligeras crestas. La entesis del origen de la cabeza radial (*caput radiale*) se observa sobre el aspecto ventral de la diáfisis radial en el ejemplar FMNH P 14342, la que podría estar comprendiendo una extensión

similar a la de *P. cancrivorus*, menor a la que llega a ocupar en *N. nasua*. Como se observa en *P. cancrivorus*, en el ejemplar FMNH P 14342 estaría ocupando una porción media de la diáfisis en lugar de extenderse sobre toda la superficie ventral como lo hace en *N. nasua*. Esto se evidenció por la presencia de una cresta ventral extendida próximo-distalmente sobre el radio que se observa tanto en los ejemplares fósiles FMNH P 14342 y MLP 04-VI-10-1, como en *P. cancrivorus*. La reconstrucción de la inserción del tendón común del *m. flexor digitorum profundus* no pudo ser realizada en los ejemplares fósiles debido a que no se cuenta con sus falanges terminales.

***M. pronator quadratus* (Figura IV.47)**

Las entesis de origen e inserción de este músculo se puede reconstruir en el ejemplar fósil MLP 04-VI-10-1, mientras que sólo la segunda pudo ser reconstruida en el ejemplar FMNH P 14342. Estas áreas fueron claramente reconocibles debido a la presencia de superficies rugosas, estriadas y crestas que las delimitan. En el ejemplar MLP 04-VI-10-1 el *m. pronator quadratus* se estaría originando sobre una superficie amplia y plana sobre el tercio disto-medial de la diáfisis ulnar. El área de origen es mayor a la que presenta *P. cancrivorus*, pero no tan desarrollada, ni formando una gran fosa, como se observa en los ejemplares pertenecientes a *N. nasua*. La entesis de inserción en los ejemplares fósiles MLP 04-VI-10-1 y FMNH P 14342 puede observarse sobre la superficie caudal de la diáfisis distal del radio. Esta entesis se reconoce por la presencia de una superficie plana, delimitada por crestas marginales. El desarrollo de este músculo parece haber sido considerable, quizás levemente mayor al que se observa en *P. cancrivorus*.

***Mm. pronator teres, flexor carpi radialis, flexor digitorum profundus caput humerale mediale, c. h. laterale, c. h. profundus y palmaris longus* (Figura IV.46 y 48)**

Estos músculos se originan desde el epicóndilo medial del húmero. En los ejemplares fósiles MLP 35-X-4-4, MLP 04-VI-10-1 y MACN-PV 6689 se observan una serie de superficies ovaladas, redondeadas, estriadas, y delimitadas por crestas conspicuas, que reflejan fuertes orígenes de estos músculos. La inserción no se pudo ser reconstruida debido a que no se cuenta con los elementos poscraneos correspondientes.

IV.1.3.2. Reconstrucción de la musculatura asociada a la cintura pélvica y miembro posterior de los ejemplares fósiles

***M. iliopsoas* (Figura IV.49)**

Como se mencionó anteriormente, el *m. iliopsoas* está formado por el *m. iliacus* y el *m. psoas major*. El origen del *m. iliacus* puede reconstruirse debido a que se ubica sobre la pelvis, elemento que se ha preservado en los ejemplares MMP 5178, MACN-PV 8209 y FMNH P 14342. De acuerdo con las disecciones musculares realizadas los individuos de especies actuales, se infiere que el origen los ejemplares MMP 5178 y MACN-PV 8209 habría ocupado una superficie angosta, lisa, de forma rectangular y delimitada medialmente por la *linea arcuata*, mientras que en el ejemplar FMNH P 14342 la superficie de origen del *m. iliacus* es un poco más amplia. El *m. iliopsoas* se inserta en el trocánter menor del fémur, sobre el que se observa en una gran cantidad de ejemplares fósiles (*e.g.*, MACN-PV 6237, MACN-PV 8209, MACN-PV 4339 †*T. argentinus*, MPH P 0122, MMP 5178, FMNH P 14342) una entesis que puede ser asignada inequívocamente a este grupo muscular.

***Mm. gluteus superficialis, medius et profundus* (Figura IV.49)**

Los músculos pertenecientes al grupo glúteo: *mm. gluteus superficialis, gluteus medius* y *gluteus profundus*, presentan orígenes sobre diferentes áreas del ilion. Si bien en la mayoría de los ejemplares fósiles con iliones preservados, estos están incompletos, es posible reconocer las entesis de origen de algunos de estos músculos. El *m. gl. superficialis* presenta un origen difícil de reconstruir en los ejemplares fósiles debido a que se estaría originando sobre una fascia superficial al *m. gl. medius* y a partir de la cresta iliaca, incompleta en los fósiles conocidos. Respecto a la inserción de este músculo, como también los demás músculos del grupo glúteo, resulta fácilmente reconocible debido a que presenta características muy similares a las observadas en los prociénidos actuales diseccionados en este trabajo de Tesis Doctoral. El *m. gl. superficialis* se inserta sobre un área distal de la cara lateral del trocánter mayor del fémur en todos los ejemplares fósiles que lo han preservado: MMP 5178, MACN-PV 6237, MACN-PV 8209 y FMNH P 14342. Se puede observar una superficie ovalada (próximo-distalmente), rugosa y bien delimitada, que corresponde sin duda a la entesis de inserción del *m. gluteus superficialis*.

La superficie de origen del *m. gl. medius* en los ejemplares fósiles que preservan una fosa glútea, *e.g.*, MMP 5178, MACN-PV 8209 y FMNH P 14342, se ubica sobre una superficie muy cóncava y delimitada por una cresta dorsocraneal. De acuerdo con esto, se propone que el vientre muscular del *m. g. medius* habría tenido buen desarrollo, similar al observado en *P. cancrivorus* y *N. nasua*. La inserción de este músculo en aquellos ejemplares que conservaron el trocánter mayor (MACN-PV 6237 y FMNH P 14342) forma una entesis visible y clara, marcada por rugosidades, sobre la superficie proximal del trocánter mayor del fémur.

Sobre el cuerpo del ilion de los ejemplares fósiles que lo preservan, se puede observar un área lateral rugosa, sin límites definidos, que correspondería al origen del *m. gluteus profundus*. La inserción de este músculo deja una amplia entesis de aspecto rugosa y delimitada por crestas sobre el área craneal del trocánter mayor del fémur.

***M. gluteofemoralis* (Figura IV.49)**

Sobre el aspecto latero-caudal de las diáfisis femorales de los ejemplares de prociónidos fósiles preservadas (*e.g.*, MACN-PV 6237, MACN-PV 8209, MACN-PV 4339 †*T. argentinus*, MPH P 0122, MMP 5178) se observa una cresta conspicua, la cual también está presente en *N. nasua*. De acuerdo con las disecciones realizadas en este trabajo de Tesis Doctoral y en otros Carnivora (*e.g.*, Fisher *et al.*, 2008), el *m. gluteofemoralis* se habría insertado sobre dicha cresta lateral.

***M. piriformis* (Figura IV.49)**

El *m. piriformis* se inserta sobre una superficie proximal en el trocánter mayor del fémur. Se observa en el ejemplar MACN-PV 6237, en el cual se preserva esta porción del trocánter mayor, una superficie ovalada delimitada por crestas, que corresponde a la entesis de inserción de este músculo.

***Mm. gemelli* (Figura IV.49)**

La reconstrucción del origen de este músculo, sobre el aspecto medial de la pelvis, resulta confusa debido a que no es posible reconocer entesis claras. Por otro lado, es posible reconocer la otra porción del origen de este vientre muscular sobre el borde superior de la porción media-caudal de la pelvis en algunos ejemplares fósiles. Esta superficie es lisa, con

bordes redondeados, delimitada por suaves crestas y desarrollándose de forma semejante a lo observado sobre el área de origen de este músculo en las especies actuales diseccionadas. Este músculo, junto con el *m. obturator internus*, se insertan en el fémur sobre una profunda fosa trocánterica presente en los ejemplares fósiles.

***M. quadratus femoris* (Figura IV.49)**

Sobre un área caudal del isquion del ejemplar MACN-PV 8209, por debajo de la tuberosidad isquiática, se observa una superficie delimitada por crestas correspondiente a la entesis de origen del *m. quadratus femoris*. La inserción de este músculo es sobre la cara posterior del fémur en los ejemplares fósiles MMP 5178, MACN-PV 6237 y MACN-PV 4339. Se verifica una superficie rugosa distal a la fosa trocánterica y delimitada medialmente por una cresta y lateralmente por el labio lateral. En MACN-PV 4339 (holotipo de †*T. argentinus*) se observa que esta cresta es corta y se une proximalmente con el labio lateral, mientras que en el ejemplar FMNH P 14342 no fue posible evaluar de manera confiable el desarrollo de esta área de inserción.

***M. biceps femoris* (Figura IV.49)**

El *m. biceps femoris* presenta una entesis de origen muy definida sobre la tuberosidad isquiática. En los especímenes que conservan esta tuberosidad (MMP 5178, MACN-PV 8209) se observa un área amplia, con una superficie plana pero bien delimitada por crestas. Con respecto a la inserción de este músculo, no es posible determinarla de manera precisa, ya que se une lateralmente a estructuras blandas como lo son la fascia lata y crural, y el tendón calcáneo común.

***M. gracilis* (Figura IV.50)**

La superficie de origen sólo puede observarse sobre la pelvis del ejemplar FMNH P 14342. En ella se desarrolla un área rugosa y robusta sobre el borde ventral, en cercanías a la sínfisis púbica, lo que se propone que correspondería a la entesis de origen. Sin embargo, debe tenerse precaución debido a que el ejemplar se encuentra muy reconstruido. La inserción sobre la tibia estaría compartida con la del *m. semitendinosus* y *m. sartorius*, ocupando una superficie alargada próximo-distalmente sobre el borde cráneo-lateral de la cresta tibial, la cual se encuentra demarcada por crestas longitudinales. Si bien el *m. gracilis*

se estaría insertando proximalmente al *m. semitendinosus*, no existe evidencia de dicha diferenciación en la entesis de inserción.

***M. semitendinosus* (Figura IV.49 y 50)**

La superficie de origen del *m. semitendinosus* sobre la tuberosidad isquiática se pudo observar en el ejemplar MACN-PV 8209, ocupando un área caudal y medial respecto al origen del *m. biceps femoris*. El origen de este músculo es fácilmente reconocible debido a que la entesis que forma está bien delimitada por rebordes, semejante a lo observado en las especies actuales diseccionadas. Este músculo se inserta de manera aponeurótica sobre el aspecto medial de la cresta tibial, a la altura de la mitad de la misma. En los ejemplares que preservan esta cresta (*e.g.*, MMP 5178, MPH P 0122, MACN-PV 6689, MLP 34-VI-20-6 y FMNH P 14342), se observa un área rugosa extendida próximo-distalmente, que no permite la diferenciación clara de límites precisos entre la inserción del *m. semitendinosus* y las de otros músculos, como el *m. gracilis*.

***M. semimembranosus* (Figura IV.49 y 50)**

No fue posible evaluar por completo la entesis de origen del *m. semimembranosus* en los ejemplares fósiles, ya que el margen posterior del isquion está incompleto o muy fragmentado (*e.g.*, FMNH P 14342, MACN-PV 8209). De todas maneras, se observa en estos ejemplares un grueso reborde caudal donde se estaría originando este músculo. Respecto a la inserción, se observa un área cóncava sobre el aspecto medial de la epífisis distal del fémur en el ejemplar MACN-PV 6237 que es considerado como la porción femoral de la inserción. Por otro lado, sobre el aspecto medial del cóndilo medial de la tibia del ejemplar FMNH P 14342 se observa un área circular cóncava, la cual es considerada en este trabajo como entesis de inserción del *m. semimembranosus*.

***M. sartorius* (Figura IV.50)**

La entesis de origen e inserción del *m. sartorius* no pudo reconstruirse debido a la ausencia de material óseo (borde ventral del ala ilíaca) y a que se inserta sobre la fascia lata. Respecto al origen, en el ejemplar MMP 5178 se observan crestas y rugosidades que corresponderían a la inserción conjunta de este músculo con el *m. gracilis* y el *m. semitendinosus*.

***M. quadriceps femoris* (Figura IV.49)**

El *m. quadriceps femoris* se compone de cuatro vientres musculares en los prociónidos actuales diseccionados. De ellos, sólo el *m. rectus femoris* presenta su origen sobre la pelvis, mientras que los demás, *i.e. mm. vastus lateralis, vastus medialis y vastus intermedius*, lo hacen sobre el aspecto craneal del fémur. Con respecto al origen del *m. rectus femoris*, se observa que sobre la pelvis de los ejemplares MMP 5178, FMNH P 14342, MACN-PV 8209 se desarrolla una protuberancia pre-acetabular con concavidades y crestas correspondientes a la entesis de origen para este músculo. Respecto al los *vastus lateral, v. intermedius y v. medialis*, se observa sobre el aspecto craneal del fémur de los ejemplares MACN-PV 6237 y MMP 5178, por debajo del trocánter mayor y sobre el cuello femoral, la presencia de rugosidades ligeras que estarían indicando la entesis de origen de estos vientres. Además, en el fémur del ejemplar MMP 5178 se observa que el área correspondiente al origen sobre el fémur está oscurecida, comprendiendo la misma superficie de origen que se observa en *P. cancrivorus*. En los ejemplares MACN-PV 8209 y FMNH P 14342 la entesis no está claramente marcada como en los individuos anteriormente mencionados. No es posible delimitar el origen de los diferentes *vastus* sobre el fémur en los ejemplares fósiles. Respecto a la inserción de este músculo, el fuerte tendón común se inserta sobre la *patella*, sobre la cual continua distalmente en un fuerte tendón que se fija a la tuberosidad tibial. La *patella*, preservada en el ejemplar MPH P 0122, presenta superficies muy rugosas y con concavidades que indicarían una fuerte inserción de los vientres del *m. quadriceps femoris*. La tuberosidad tibial, bien desarrollada en los ejemplares fósiles que la preservan, presenta una superficie muy rugosa y marcada por un surco transversal (observado en MMP 5178 y MPH P 0122) que indica de manera clara la entesis producida por la unión del fuerte y ancho tendón de inserción del *m. quadriceps femoris*.

***Mm. pectineus, adductor magnum, add. brevis y add. longus* (Figura IV.49)**

El *m. pectineus* y el grupo adductor (*mm. add. magnum, brevis et longus*) se originan sobre el borde ventral del cuerpo del pubis y la porción craneal de la sínfisis púbica. El ejemplar fósil FMNH P 14342 es el único que preserva esta área ventral de la pelvis de forma completa, observándose una superficie marcada por fuertes rugosidades en donde se originaría esta serie de músculos. Respecto a la inserción, se observaron diferencias individuales en las disecciones de estos músculos entre *N. nasua* y *P. cancrivorus*, lo que

otorga cierta incertidumbre a la reconstrucción de cada uno de ellos en los ejemplares de prociónidos fósiles. En general, se observa en estos últimos una serie de crestas y rugosidades extendidas próximo-distalmente sobre el aspecto caudal de la diáfisis femoral, las que corresponderían a las entesis de inserción generadas por los *mm. adductores*. Sobre la superficie caudo-distal del fémur de los ejemplares MACN-PV 6237, MMP 5178 y MPH P 0122 se observa un área estriada y expandida tanto lateral como medialmente, que indicaría la entesis de inserción distal del *m. add. magnum* semejante a lo observado en *P. cancrivorus* y *N. nasua*.

***Mm. gastrocnemius, flexor digitorum superficialis* y *soleus* (Figura IV.49)**

Sobre la epífisis distal del fémur de los ejemplares fósiles MPH P 0122, MACN-PV 6237 y MACN-PV 4339 se observan dos áreas proximales a los cóndilos femorales con superficies rugosas y levemente cóncavas, que pueden ser interpretadas como entesis de origen de las cabezas del *m. gastrocnemius*. Sobre el cóndilo lateral, proximalmente al área de origen de la cabeza lateral de este músculo, se observa en todos los ejemplares de prociónidos fósiles una superficie rugosa amplia proximalmente y levemente expandida lateralmente a modo de cresta, la cual correspondería al origen de la cabeza lateral del *m. gastrocnemius* juntamente con el *m. flexor digitorum superficialis* (*m. plantaris*). Respecto a la inserción, las dos cabezas del *m. gastrocnemius* forman un fuerte tendón en donde también se unen los tendones de inserción del *m. soleus* y *flexor digitorum superficialis*. Este tendón común se inserta sobre la superficie plantar y proximal de la tuberosidad calcánea, pudiéndose observar en los calcáneos de los ejemplares fósiles que lo preservaron (MMP 5178, MACN-PV 2352 y MACN-PV 8073 holotipo de †*P. argentinus*) una amplia protuberancia, que estaría indicando su entesis de inserción.

La superficie de origen del *m. soleus* no puede ser reconstruida en los ejemplares fósiles de prociónidos debido a que no se han preservado epífisis proximales fibulares completas. Respecto a su inserción, como se mencionó anteriormente, se inserta en la tuberosidad del calcáneo junto con los *mm. gastrocnemius* y *flexor digitorum superficialis*.

***M. popliteus* (Figura IV.49 y 50)**

Sobre el epicóndilo lateral del fémur de los ejemplares fósiles que lo preservan (e.g., MACN-PV 6237, MPH P 0122, MACN-PV 4339 holotipo de †*P. argentinus*) se observa

una pequeña área redondeada y profunda, la cual correspondería a la entesis de origen de este músculo. Respecto a la inserción, en los ejemplares fósiles que preservaron el segmento caudo-proximal de la diáfisis tibial (MMP 5178, MPH 0122, MLP 34-VI-20-6, MACN-PV 6689 y FMNH P 14342) se observa una superficie levemente rugosa, delimitada lateralmente por una cresta conspicua (línea poplítea) y que se extiende medialmente sobre la diáfisis tibial. El desarrollo del músculo parece haber ocupado un área levemente mayor a la observable en *P. cancrivorus*, pero menor a la de *N. nasua*.

***M. flexor digitorum lateralis* (Figura IV.50)**

Este músculo presenta su origen tanto en la cara caudo-lateral de la diáfisis tibial como en la superficie caudal de la diáfisis fibular. En todos los ejemplares fósiles que han preservado la diáfisis tibial, ya sea de manera completa o fragmentaria (MLP 34-VI-20-6, MPH P0122, MACN-PV 6689, FMNH P 14342), se puede observar que sobre la superficie caudo-proximal se desarrollan dos crestas conspicuas que establecen el límite medial y lateral de una superficie cóncava que queda intermedia, y que presenta suaves estrías marcando la entesis de origen proximal del *m. flex. dig. lateralis* sobre la tibia. Estas crestas se extienden distalmente por la diáfisis tibial de manera casi rectilínea (cresta lateral) u oblicua (cresta medial). Respecto al origen fibular, se observan crestas longitudinales sobre la diáfisis fibular del ejemplar MMP 5178 correspondientes a los límites laterales del área de origen de este músculo. Cabe resaltar que distalmente la diáfisis fibular presenta una superficie muy amplia y con rugosidades que corresponde a la entesis de origen fibular de este músculo.

La inserción del *m. flex. dig. lateralis* ocurre de manera conjunta con el *m. flexor digitorum medialis* (véase la descripción muscular siguiente). Ambos forman un tendón que corre caudo-ventralmente a la tróclea astragalar, pasando por un surco ventral al *sustentaculum tali* del calcáneo, y luego de formar una placa tendinosa se divide en cinco tendones que se dirigen distalmente hasta la base de cada falange ungueal en donde se insertan sobre las superficies flexoras (dedos I-V). Estas superficies de inserción han sido preservadas en algunas falanges ungueales del ejemplar MACN-PV 8073 (holotipo †*P. argentinus*), observándose una protuberancia plantar con una superficie cóncava y delimitada por crestas laterales, que reflejan las entesis de inserción de potentes tendones flexores.

El espacio interóseo entre la fibula y la tibia es ocupado caudalmente por el vientre muscular del *m. flex. dig. lateralis*. En el ejemplar MMP 5178 se observa que ese espacio es estrecho, semejante al que se desarrolla en *P. cancrivorus*, mientras que en *N. nasua* es más amplio permitiendo alojar un vientre de mayor desarrollo.

***M. flexor digitorum medialis* (Figura IV.50)**

Sobre el aspecto caudo-proximal de la diáfisis tibial de los ejemplares que preservan esta región, se observa un surco longitudinal entre la cresta poplítea (medial) y una cresta lateral que limita con el origen del *m. tibialis caudalis*. Asimismo, la reconstrucción de límites precisos de este músculo no pudo ser realizada de manera confiable debido a que no deja impresiones (entesis). De acuerdo con esto, se observa semejanzas con *N. nasua*, lo que podría interpretarse que este músculo habría tenido en †*Cyonasua* un desarrollo similar, o al menos mayor que el observado en *P. cancrivorus*. La inserción de este músculo fue descrita juntamente con la del *m. flexor digitorum lateralis* en el párrafo anterior.

***M. tibialis caudalis* (Figura IV.50)**

La superficie de origen de este músculo puede inferirse a partir de las tibias preservadas en los ejemplares fósiles MMP 5178, MLP 34-VI-20-6, MACN-PV 6689, MPH P 0122, FMNH P 14342. El área de origen es estrecha (un poco más que en *P. cancrivorus* y *N. nasua*), cóncava, estriada y delimitada por crestas que se extienden próximo-caudalmente hasta los dos tercios proximales del aspecto caudal de la diáfisis tibial, en donde ambas confluyen. Más allá de esto, no es posible asegurar si el origen de este músculo habría abarcado toda la extensión de esa superficie, como en *N. nasua*, o sólo la porción proximal, como en *P. cancrivorus*. Con respecto a la inserción de este músculo, se observa que MACN-PV 8073 (holotipo de †*P. argentinus*) preservó el navicular y entocuneiforme, en donde se inserta el tendón del *m. tibialis caudalis*. La superficie plantar de dichos elementos óseos presenta prominencias y rugosidades que corresponderían a la entesis de inserción del músculo.

***M. fibularis brevis* y *m. extensor digitorum lateralis* (Figura IV.50)**

Estos músculos presentan su origen sobre el aspecto lateral de la diáfisis fibular. La entesis de origen para el *m. extensor digitorum lateralis* pudo ser reconstruida sobre la

diáfisis fibular del ejemplar MMP 5178. Se observa un área amplia, lisa, levemente cóncava y delimitada medialmente por el borde interóseo y lateralmente por el borde lateral. El origen habría ocupado la mitad proximal de la diáfisis sobre su aspecto lateral. Por su parte, el *m. fibularis brevis*, se habría originado caudalmente al *m. extensor digitorum lateralis* y posiblemente extendiéndose distalmente hasta la porción distal de la diáfisis fibular, sobre su aspecto lateral, delimitada por los mismos bordes, interóseo y lateral. Con respecto a la inserción, puede reconstruirse sólo para el *m. fibularis brevis* ya que se preservó el metatarsiano V del ejemplar MACN-PV 6689. Se reconoce a dicha inserción sobre el aspecto látero-dorsal del metatarsiano, lateralmente a la faceta de articulación proximal, como una superficie amplia, lisa y bien delimitada.

***M. tibialis cranialis* (Figura IV.50)**

Sobre el aspecto latero-proximal de la cresta tibial en MMP 5178, MPH P 0122 y FMNH P 14342 se observa una superficie fuertemente cóncava, con presencia de suaves estrias. Esta área estaría representando la entesis de origen del *m. tibialis cranialis* sobre la tibia. Por otro lado, la entesis de este músculo sobre la fíbula se puede observar en el ejemplar MMP 5178 ocupando un área proximal y medial estrecha, levemente surcada y delimitada por suaves crestas, que se ubica en una posición homóloga a la observada en la disección realizada en el ejemplar *P. cancrivorus*.

Respecto a la inserción, los accidentes reconocidos sobre el aspecto plantar de la epífisis proximal del metatarsiano I no permiten establecer si se trata de la entesis de este músculo o de ligamentos.

***M. abductor digiti V* (Figura IV.50)**

Si bien sobre los calcáneos preservados en los ejemplares fósiles se observa un área próximo-lateral con fuertes estriaciones que posiblemente indiquen la entesis muscular del *m. abductor digiti V*, no es posible realizar una reconstrucción confiable de sus límites debido a que en áreas contiguas se inserta el fuerte tendón común del calcáneo y se desarrolla una fuerte fascia plantar. Con respecto al área de inserción, se observa en el metatarsiano V preservado en el ejemplar MACN-PV 6689, una superficie ovalada sobre una protuberancia próximo-lateral de la epífisis proximal.

***M. quadratus plantae* (Figura IV.50)**

En los ejemplares que preservaron el calcáneo (MMP 5178, MACN-PV 2352 y MACN-PV 8073 holotipo de †*P. argentinus*), se observa sobre la cara lateral del tubérculo una superficie lisa, delimitada proximalmente por una cresta curva. Esta superficie lisa se extiende distalmente por todo el aspecto lateral del calcáneo indicando un desarrollo del músculo similar a lo observado en las especies vivientes. No fue posible reconstruir la inserción debido a que su inserción es sobre un tejido blando, el tendón común del *m. flexor digitorum profundus*.

M. extensor digiti I longus

La reconstrucción de este músculo resulta muy difícil de realizar debido a que no se observan límites claros de su entesis sobre la diáfisis fibular. De acuerdo con lo observado en las disecciones, el *m. extensor digiti I longus* se ubicaría sobre el aspecto medial de la diáfisis fibular, por debajo del *m. tibialis cranialis*. La inserción de este músculo tampoco puede ser reconstruida debido a que no se cuenta con la falange ungueal del dígito I.

***M. extensor digitorum longus* (Figura IV.50)**

Los epicóndilos laterales de los fémures preservados en algunos prociónidos fósiles (e.g., MMP 5178; MPH P 0122) no permiten diferenciar con claridad el origen de este músculo. El tendón de inserción del mismo se divide en cuatro tendones que se dirigen hasta los procesos extensores de las falanges ungueales de los dedos II-V. En el ejemplar MACN-PV 8073 (holotipo de †*P. argentinus*), se observa que estos procesos extensores de las falanges ungueales están desarrollados, indicando una fuerte unión de estos tendones extensores.

IV.2. ANÁLISIS MORFOLÓGICO CUANTITATIVO – ECOMORFOLOGÍA

IV.2.1. Morfometría tradicional

IV.2.1.1. Miembro anterior

Análisis de Componentes Principales de la cintura pectoral y miembro anterior

Análisis del morfoespacio: los dos primeros Componentes Principales (CPs) explican el 37,9% de la variación total de la muestra. El primer Componente Principal (CP1) resume el 21,03% de la variación, mientras que el segundo Componente Principal (CP2) explicó el 16,87% de la variación (Tabla IV.3).

Las variables que más contribuyen al CP1 (cargan con valores $> 0,60$) son: Profundidad del Valle Troclear Humeral (PVTH), Longitud cráneo-caudal de la Escotadura semilunar Ulnar (LEU), Ancho antero-posterior máximo de la diáfisis ulnar (Amax) y Ancho cráneo-caudal de la Diáfisis Ulnar a la altura de la Escotadura Semilunar (ADUES). Además, las variables Profundidad de la Tróclea Humeral (PTH), Protrusión Medial del Entepicóndilo Humeral (PMEH) y Largo de la Fosa Glenoidea (LFG), cargan con valores intermedios (entre 0,5 y 0,53), contribuyendo en menor medida, a la distribución de las especies a lo largo del CP1 (véase Tabla IV.4). Respecto a la contribuye de la variable PMEH, contribuye de manera semejante al CP2. En el extremo positivo del CP1 se hallan formas con el valle troclear humeral amplio, con la escotadura semilunar amplia próximo-distalmente, la diáfisis ulnar antero-posteriormente estrecha, con el entepicóndilo pobremente desarrollado medialmente y la tróclea poco extendida distalmente. Por el contrario, en el extremo negativo del CP1 se encuentran morfologías con características opuestas a las enumeradas anteriormente.

Con respecto al CP2, las variables que más contribuyen son las siguientes: Profundidad de la Tróclea Humeral (PTH), Ancho de la Faceta Articular Humeral (AFADH), Amplitud Máxima entre Túberes Humerales (AMTH), Amplitud máxima de la Fosa Carpal Radial (AFCR) y Protrusión Medial del Entepicóndilo del Húmero (PMEH). De esta manera, en el extremo positivo del CP2 se disponen formas que presentan el húmero con la faceta articular distal extendida latero-medialmente, con pobre desarrollo de la tróclea, entepicóndilo protruido, y tuberosidad mayor y menor expandidas latero-medialmente. En

estas formas la faceta distal del radio se encuentra expandida en el eje mayor cráneo-caudal. Los individuos que se ubican sobre el extremo negativo del CP2 presentaron características contrapuestas a las recién mencionadas.

En términos generales, en el morfoespacio (véase Figura IV.51) es posible distinguir tres agrupamientos. En primer lugar, los especímenes correspondientes a la familia Canidae se disponen de manera aislada del resto, ocupando valores negativos extremos del CP2 y valores positivos del CP1. En valores positivos del CP1 y CP2 se encuentra un segundo grupo formado por algunos taxones de Mustelidae: *Lyncodon patagonicus*, *Galictis* y *Lontra*. Por último, el resto de los especímenes analizados forman un gran grupo que se dispone en valores intermedios para ambos CPs, o valores extremos negativos del PC1. El ejemplar fósil analizado MLP 14-VI-10-1 (†*Cyonasua* sp.), se ubica dentro de este último grupo, en valores centrales para ambos ejes.

En particular, con respecto a la familia Procyonidae, los especímenes forman dos grandes grupos a lo largo del CP1 (véase polígonos sobre la Figura IV.51), uno de ellos formado por los taxones *Bassariscus astutus*, *Procyon lotor*, *P. cancrivorus* y *Bassaricyon* sobre valores intermedios y positivos: mientras que el otro grupo formado por *Nasua nasua*, *N. narica*, *Nasuella olivacea* y *Potos flavus*, con valores negativos. A lo largo del CP2, la mayoría de los prociónidos se ubican en valores cercanos al cero, mientras que los taxones arborícolas: *P. flavus* y *Bassaricyon*, y el escansorial *B. astutus*, toman valores positivos bajos en este segundo CP.

El ejemplar fósil MLP 14-VI-10-1 obtiene valores bajos en ambos componentes (valores positivos bajos del CP1, y bajos negativos del CP2), ocupando el mismo morfoespacio que *P. cancrivorus* y *P. lotor*. Además, se encuentra en el morfoespacio muy cercano al del Mustelidae terrestre-trepador *Gulo gulo* ya que el individuo MLP 14-VI-10-1 presenta el húmero con valle troclear relativamente amplio, el entepicóndilo medianamente desarrollado y la tróclea humeral moderadamente expandida. A su vez, la ulna presenta la escotadura semilunar moderadamente amplia y la diáfisis de robustez intermedia.

Cabe destacar que la distribución de los taxones en el morfoespacio sugiere una escasa influencia del tamaño corporal sobre la combinación de las variables analizadas cuando se tiene en cuenta el CP1, en particular para los Procyonidae. Como puede observarse

en la Figura IV.51, algunos ejemplares pertenecientes a taxones de tamaño muy grande como los Ursidae (masa corporal: 70 – 103 kg.) se ubican en valores negativos del CP1 al igual que especímenes pertenecientes a Procyonidae de mediano o pequeño tamaño como *Nasua* y *Potos* (masa corporal: 3 – 4,3 kg). En concordancia con lo anterior, los resultados de las regresiones multivariadas de los CP1 y CP2, así como de las medidas lineales, vs la media geométrica (estimador del tamaño) mostraron valores del índice de correlación (r) bajos (Tabla IV.5). Es interesante notar que en el caso del CP2, que mostró un r algo más elevado respecto al CP1 ($r = -0.55$), la correlación negativa fue determinada principalmente por la variable AMTH, con fuerte carga sobre este CP. La mayoría de las variables relevantes para este ACP mostraron bajos valores de correlación con el estimador de tamaño (ver Tabla IV.5).

Preferencia de sustrato y modo locomotor: al analizar la distribución de los especímenes considerando sus hábitos locomotores (Figura IV.52) se evidencia la existencia de cierto solapamiento entre las categorías, aunque los individuos incluidos en cada una de ellas forman agrupaciones bien definidas. En la Figura IV.52 se observa que los taxones terrestres-cursoriales se separan claramente de todos los demás, ocupando valores positivos del CP1 y negativos del CP2, mientras que los arborícolas ocupan valores contrapuestos, es decir, negativos del CP1 y positivos del CP2. Por otro lado, los semi-acuáticos ocupan valores positivos del CP1 y del CP2 junto con algunos terrestres-generalistas. Los escansoriales, terrestres-generalistas y terrestres-trepadores no se encuentran tan restringidos en el morfoespacio como los anteriores.

Es interesante observar en la Figura IV.52 que entre los taxones asociados al sustrato arbóreo, los escansoriales se ubican más cerca de los arborícolas, y en menor medida de los terrestres-trepadores. El ejemplar fósil MLP 14-VI-10-1 (\dagger *Cyonasua* sp.) se ubica en el morfoespacio entre los terrestres-trepadores.

Análisis multivariado de la varianza y comparaciones múltiples

El Análisis Multivariado de la Varianza (MANOVA de una vía) evidenció diferencias significativas entre los distintos modos locomotores. Las pruebas de significancia de *Wilk's lambda*, el de *Hotelling* y la prueba *Pillai trace* resultaron significativos (*Wilk's lambda*: 0,00, F: 16,2, $p = 0,001$; *Hotelling*: 20,0, F: 23,3, $p = 0,001$;

Pillai trace: 3,3, F: 11,4, $p = 0,001$) (véase Tabla IV.6). Puesto que el MANOVA mostró diferencias significativas, se procedió a la realización de un análisis de comparaciones múltiples por parejas (*pairwise*) para todas las categorías. Los resultados de estos últimos análisis mostraron diferencias significativas entre todas las categorías, excepto entre terrestre-generalista y semi-acuáticos, y entre terrestre-cursorial y semi-acuáticos teniendo en cuenta la corrección de Bonferroni (véase Tabla IV.7).

Análisis discriminante para la preferencia de sustrato y modo locomotor

El Análisis Discriminante (AD) para la Preferencia de Sustrato y Modo Locomotor (PS y ML) indicó diferencias significativas entre las categorías analizadas (*Wilk's lambda* = 0,00149; $p < 0,00001$). La matriz de clasificación reveló que la Función Discriminante (FD) construida reclasifica correctamente el 96,67% del total de la muestra incluida en el análisis (Tabla IV.8).

Las variables que más contribuyen a la discriminación sobre la Función Discriminante 1 (FD1: 57% de la variación total) son: Profundidad de la Tróclea Humeral (PTH) y Ancho de la Faceta Articular Distal del Húmero (AFADH), mientras que sobre la Función Discriminante 2 (FD2: 27% de la variación total) la variable: Largo Funcional de la Ulna (LFU) fue la de mayor contribución (Tabla IV.9).

En la Figura IV.53 se observa que los individuos terrestres-cursoriales son los que mejor se separan del resto en el morfoespacio, tomando valores negativos extremos sobre la FD1; están fuertemente discriminados por presentar la tróclea humeral profunda y la faceta articular distal del húmero comprimida latero-medialmente. Por otro lado, los arborícolas ocupan valores positivos de la FD1 presentando características opuestas (tróclea humeral poco profunda y extendida latero-medialmente). Los escansoriales ocupan valores intermedios tanto de la FD1 como de la FD2, mientras que los terrestres-trepadores valores positivos en la FD2, principalmente por presentar ulna relativamente larga. Por el contrario, los individuos semi-acuáticos y terrestres-generalistas se ubican entre los valores negativos del FD2, con ulnas más cortas. El ejemplar fósil MLP 14-VI-10-1 (†*Cyonasua* sp.) se ubica en valores negativos bajos tanto en la FD1 como en la FD2 ya que presenta el húmero con una faceta articular distal algo comprimida y con la tróclea poco profunda, y la ulna de largo

intermedio. Las probabilidades posteriores permiten clasificar al individuo MLP 04-VI-10-1 (†*Cyonasua* sp.) como terrestre-generalista (PP> 0,99).

Análisis discriminante de la habilidad de agarre (“*grasping ability*”)

El Análisis Discriminante (AD) realizado, para evaluar la Habilidad de Agarre (HA), indica diferencias significativas entre las categorías analizadas (*Wilk`s lambda*= 0,0173947, $p < 0,0001$). La matriz de clasificación da como resultado que la función discriminante construida reclasifica correctamente al 92,31 % de los individuos de la muestra (Tabla IV.10).

Las variables que más contribuyen a la discriminación sobre la Función Discriminante 1 (FD1: 80,79% de la variación total) son: Profundidad de la Tróclea Humeral (PTH) y Ancho de la Faceta Articular Distal del Húmero (AFADH). Por otro lado, la variable que aporta a la discriminación sobre la Función Discriminante 2 (FD2: 11,68% de la variación total) es: Diámetro latero-medial de la Fosa Carpal del Radio (DFCR) (véase Tabla IV.11).

Los individuos que mejor se separan en el morfoespacio son aquellos con HA no desarrollada, los cuales se ubican en valores negativos de la FD1 por la presencia de una faceta de articulación distal humeral comprimida latero-medialmente y una tróclea profunda. Los individuos que presentan HA desarrollada se ubican sobre valores negativos de la FD2, con el diámetro latero-medial de la fosa carpal del radio bien extendido. Los individuos con HA pobremente desarrollada presentan características opuestas a las observadas en los individuos con HA no desarrollada, aunque no tan extremas como los que presentan HA bien desarrollada. Los individuos que presentan HA intermedia obtienen valores intermedios en el morfoespacio, solapándose parcialmente con la categoría HA pobremente desarrollada. El ejemplar fósil MLP 04-VI-10-1 (†*Cyonasua* sp.) se ubica en el morfoespacio prácticamente en el centro de la nube de los individuos con HA pobremente desarrollada, debido a la posesión de una faceta de articulación humeral levemente angosta y una tróclea poco extendida, pero con fosa carpal radial con características intermedias (diámetro intermedio) (Figura IV.54). De acuerdo con las probabilidades posteriores, el individuo MLP 04-VI-10-1 (†*Cyonasua* sp.) es asignado a la categoría: HA pobremente desarrollada (PP> 0,99).

Análisis discriminante de la habilidad de excavar

Se halló diferencia significativa entre las categorías propuestas para la discriminación de la Habilidad de Excavar (HE) (*Wilk's lambda*= 0,25236, $p < 0,00001$). La matriz de clasificación reveló que la función discriminante construida reclasifica correctamente el 98,5% del total de los ejemplares incluidos en el análisis (Tabla IV.12).

Las variables que contribuyen en mayor medida a la discriminación (FD1: 100% de la variación total) son: Protrusión Medial del Entepicóndilo Humeral (PMEH), Longitud del Olécranon (LO) y Ancho cráneo-caudal de la Diáfisis Ulnar a la altura de la Escotadura Semilunar (ADUES) (Tabla IV.13). Los taxones con habilidades excavadoras especializadas (HE especializada), tales como *N. nasua*, *N. narica*, *N. olivacea*, *Meles meles* y *Conepatus*, ocupan valores positivos extremos (entre 1,6 a 5,8) de la función discriminante, asociados a un entepicóndilo con fuerte protrusión medial, olécranon largo y diáfisis ulnar cráneo-caudalmente amplia a la altura de la articulación humeral. Por otro lado, aquellos sin habilidades excavadoras (sin HE) o no especializada (HE no especializada) ocupan valores positivos bajos y negativos, sin llegar a un solapamiento con la otra categoría (entre 1,4 a -3,6).

El ejemplar MLP 04-VI-10-1 (†*Cyonasua* sp.) se ubica entre los valores negativos (-0,554), y las probabilidades posteriores lo asignan a la categoría sin HE o no especializada ($PP > 0,99$).

Índice morfo-funcional obtenido sobre el miembro anterior

Índice de habilidad fosorial (IFA)

Los resultados del MANOVA entre las especies/géneros y entre las categorías de PS y ML muestran diferencias significativas con respecto al índice IFA (Tablas IV.14 y IV.15).

Por especies/géneros: se observa que el ejemplar fósil MLP 04-VI-10-1 (†*Cyonasua* sp.) tiene valores intermedios similares al de *N. nasua* entre los prociénidos. Igualmente, el ejemplar MLP 04-VI-10-1 se encuentra cerca de los valores obtenidos por los Viverridae como *Paradoxurus hermaphroditus* y *Arctictis binturong*, el Nandinidae *Nanadinia binotata* y se aproxima también a los del Ursidae *Melursus ursinus*. (Figura IV.55). Todos estos

taxones actuales con valores cercanos al ejemplar MLP 04-VI-10-1, se encuentran vinculados a un modo de vida relacionado en alguna medida a un sustrato arbóreo.

Por categorías de PS y ML: este índice muestra un gradiente de valores continuos a lo largo de las categorías analizadas (Figura IV.56). Valores muy bajos corresponden a la categoría terrestres-cursoriales, seguidos en dirección creciente por los terrestres-trepadores, arborícolas, escansoriales, terrestres-generalistas, y por último, con valores muy altos, los semi-acuáticos. El ejemplar MLP 04-VI-10-1 (†*Cyonasua* sp.) presenta valores similares a los de los escansoriales.

A pesar de que sólo pudo incorporarse a este análisis un único espécimen fósil, la morfología relativamente conservadora de la ulna de los taxones extintos de †*Cyonasua*, muy similar entre sí, permite transpolar estos resultados con bastante grado de certeza al resto de los especímenes asignados a este taxón.

IV.2.1.2. Miembro posterior

Análisis de componentes principales de la cintura pélvica y miembro posterior

Análisis del morfoespacio: los dos primeros Componentes Principales (CPs) resumieron el 35,65% de la variación total de la muestra. El CP1 explicó el 24,7% de la varianza mientras que el CP2, el 10,99% (Tabla IV.16).

Las variables que cargan con coeficientes positivos sobre el CP1 son: Diámetro Transverso latero-medial Mínimo de la Tibia (DTMinT), Diámetro Transverso latero-medial a la altura media de la diáfisis de la Tibia (DTT), Largo de la Cresta Cnemial de la Tibia (LCCT), Largo del Surco Patelar del Fémur (LSPF), Longitud del Tubérculo del Calcáneo (LTC). Por otro lado, las variables que contribuyen con coeficientes negativos sobre el CP1 son: Ancho del Surco Patelar del Fémur (ASPF) y Extensión medial del *Sustentaculum Tali* del Calcáneo (ESTC). Sobre el CP2 muy pocas variables contribuyen a la variación: Ancho de la Epífisis Distal de la Tibia (AEDT) y Longitud del Cóndilo Medial del Fémur (LCMF), ambas cargan principalmente sobre valores positivos del CP2 (Tabla IV.17).

Se observa en la Figura IV.57 la presencia de dos agrupamientos bien definidos. De manera similar que en el ACP de cintura pectoral y miembro anterior, los representantes de

la categoría terrestre-cursorial, compuesta por individuos de la Familia Canidae, se separa del resto de la muestra, ocupando un espacio exclusivo en valores positivos extremos sobre el CP1. Estos valores se asocian con la presencia de la diáfisis tibial relativamente ancha, con el tubérculo y cresta cnemial bien extendidos cranealmente, surco patelar angosto y largo (extendido próximo-distalmente), con el tubérculo del calcáneo extenso y el *sustentaculum tali* reducido. Contrariamente, individuos pertenecientes a los taxones *Potos flavus* y *Conepatus* se ubican sobre los extremos negativos del CP2, presentando características contrapuestas a los Canidae. Dentro del otro gran grupo, se observa que los individuos pertenecientes a la familia Ursidae y el Mustelidae *Meles meles* se separan del resto, con valores positivos sobre el CP2 que se asocian a morfologías del miembro posterior con el cóndilo medial del fémur bien extendido y la epífisis distal tibial amplia. Por otra parte, los demás taxones ocupan posiciones intermedias en el morfoespacio (valores en torno a 0) o valores negativos del CP1 y CP2 mostrando características intermedias de las variables contribuyentes.

Respecto a los individuos correspondientes a la Familia Procyonidae, estos se ubican en el morfoespacio formando un gradiente desde valores intermedios del CP1 y CP2 a negativos del CP1 y CP2 (véase polígonos en la Figura IV.57). En ese gradiente se diferencian tres agrupaciones, una conformada por las especies *N. nasua*, *N. narica* y *P. cancrivorus*, que ocupa valores intermedios en el morfoespacio; la segunda agrupación ubicada en posición intermedia se encuentra formada por las especies *P. lotor* y *B. astutus*, y ocupando valores negativos bajos del CP1 y CP2. Por último, la tercera agrupación, formada por los taxones arborícolas *P. flavus* y *Bassaricyon*, se ubica en valores negativos extremos del CP1 y CP2.

El ejemplar fósil MMP 5178 presenta valores cercanos a cero tanto para el CP1 como para el CP2, ubicándose dentro de los polígonos formados por las especies de prociónidos sudamericanos *P. cancrivorus* y *N. nasua*, ya que presenta una morfología intermedia en términos de desarrollo para todas las variables analizadas.

Con respecto a la posible influencia del tamaño sobre la distribución de las variables, los resultados de las regresiones multivariadas de los CP1 y CP2, y de las medidas lineales, vs la media geométrica, mostraron valores del índice de correlación (r) bajos, tal como ocurriera en el caso del miembro anterior (Tabla IV.18). Si bien algunas variables mostraron

una correlación algo mayor, ninguna de ellas contribuyó significativamente a los CP1 y CP2 que resumieron la mayor proporción de la variación de la muestra.

Preferencia de sustrato y modo locomotor: en la Figura IV.58 se observa que los terrestres-cursoriales se separan de manera total de los representantes de las restantes categorías. La mayoría de los individuos pertenecientes a la categoría arborícola se agrupan en el sector del morfoespacio del cuadrante conformado por los valores negativos del CP1 y CP2, y los terrestres-generalistas ocupan principalmente valores positivos del CP1 y positivos del CP2. Las demás categorías analizadas (terrestres-trepadores, escansoriales y semi-acuáticos) se encuentran muy solapadas entre sí, ocupando valores intermedios en el morfoespacio. El ejemplar fósil MMP 5178 ocupa valores cercanos a cero en el morfoespacio, ubicándose dentro de las áreas formadas por los polígonos de las categorías escansoriales y terrestres-trepadores, pero a su vez muy próximo también a los polígonos correspondientes a los arborícolas y terrestres-generalistas.

Análisis multivariado de la varianza y comparaciones múltiples

El Análisis Multivariado de la Varianza (MANOVA de una vía) dio como resultado diferencias significativas entre las categorías seleccionadas *a priori* de PS y ML. Las pruebas de significancia: *Wilk's lambda*, *Hotelling* y *Pillai trace*, resultaron significativas (*Wilk's lambda*: 0,00, F: 12,24, $p < 0,001$; *Hotelling*: 22,36, F: 14,97, $p < 0,001$; *Pillai trace*: 3,69, F: 10, $p < 0,001$) (Tabla IV.19).

Los resultados de esta prueba *pairwise* sin correcciones del valor de p , mostraron que la mayoría de las categorías fueron significativamente diferentes, mientras que con la corrección de Bonferroni, las categorías escansoriales y semi-acuáticos no resultaron significativamente diferentes. No se pudo obtener valores de p para las comparaciones entre las categorías semi-acuáticos con las demás categorías, debido a que esta última categoría no cuenta con un n muestral suficiente (pocos individuos para las dos especies incluidas; véase Tabla IV.20).

Análisis discriminante para la preferencia de sustrato y modo locomotor

Los resultados de este análisis muestran diferencias significativas entre las distintas categorías de PS y ML (*Wilks' Lambda*: 0,0005255; F= 12,24; $p < 0,0001$). La matriz de

clasificación revela que la función discriminante construida reclasifica correctamente al 97,8% del total de la muestra incluida en el análisis (Tabla IV.21).

Las variables que más contribuyen a la discriminación sobre la FD1 (FD1: 48,78% de la variación total) son: Largo de la Cresta Cnemial de la Tibia (LCCT), Ancho del Surco Patelar del fémur (ASPF), Largo del Cóndilo Medial del Fémur (LCMF), Diámetro Transverso latero-medial Mínimo de la diáfisis Tibial (DTMinT), mientras que para la discriminación sobre la FD2 (FD2: 22,15% de la variación total), la variable con más contribución es Largo del Fémur (LF) (Tabla IV.22). En la Figura IV.59 se observa que sobre el morfoespacio, los taxones correspondientes a la categoría terrestres-cursoriales son los que más se alejan del resto, ocupando valores negativos extremos de la FD1 e intermedios de la FD2. Esta separación se relaciona con la posesión del cóndilo medial femoral extenso, el surco patelar del fémur angosto, y la tibia de forma grácil y con la cresta cnemial (cresta tibial) bien extendida cranealmente. Las categorías restantes se ubican sobre valores positivos y cercanos a cero de la FD1, asociadas con características del miembro posterior contrarias a las anteriormente descritas para los terrestres-cursoriales. Asimismo, a lo largo de la FD2 los semi-acuáticos se separan, ocupando valores positivos extremos, mientras que los terrestres-generalistas se encuentran en valores también positivos, pero menos extremos de la FD2. Estas dos últimas categorías, se diferencian de las demás por presentar el fémur corto, a diferencia de los taxones de las categorías terrestres-trepadores, escansoriales y arborícolas, que toman valores cercanos a cero y negativos de la FD2 por presentar el fémur relativamente más largo. El ejemplar fósil MMP 5178 (*†Cyonasua* sp.) se ubica sobre valores intermedios cercanos a los terrestres-generalistas y terrestres-trepadores, presentando el fémur ligeramente corto, con un surco patelar ancho y cóndilo medial femoral no extendido caudalmente como sucede en los terrestres-cursoriales. Respecto a la tibia, el ejemplar MMP 5178 presenta la cresta cnemial de extensión craneal relativamente pobre y diáfisis fuerte.

En análisis discriminante asigna al ejemplar MMP 5178 (*†Cyonasua* sp.) con mayores probabilidades posteriores a la categoría terrestre-generalista (PP= 0,86) y con una muy baja probabilidad (PP= 0,13) a la categoría terrestre-trepador.

Índices morfo-funcionales obtenidos sobre el miembro posterior

Índice de robustez femoral (IRF)

Los MANOVA, tanto por especies como por Preferencia de Sustrato (PS) y Modo Locomotor (ML), dieron resultados significativos (Tablas IV.23 y 24).

Por especies/géneros: en el *bloxplot* por especie/género y por PS y ML (Figuras IV.60 y 61) se observa que *Lontra*, un género con especies semi-acuáticas: *L. longicaudis* y *L. provocax*, presenta los valores más altos y se aparta considerablemente del resto de los taxones de la muestra.

Respecto a los ejemplares de prociónidos fósiles analizados en este estudio, es necesario aclarar en primer lugar que el ejemplar MPH P 0122 es juvenil y por lo tanto, debe tratarse con cuidado a la hora de hacer inferencias sobre las proporciones de sus huesos largos. En cuanto a los otros tres ejemplares analizados, se observa que el índice presentó valores relativamente altos, asociados con la posesión de un fémur relativamente robusto. A su vez, se observa que poseen valores comparables a los obtenidos por *Procyon*, *Potos*, *Nasua*, *Nasuella*, *Bassariscus* y *Bassaricyon neblina*. Si sólo consideramos a los tres ejemplares adultos, los valores obtenidos son comparables sólo con *Procyon lotor*, *Potos*, *Nasuella olivacea* y *Bassaricyon neblina*. El rango de valores de estos tres individuos es coincidente también con *Meles meles* y *Conepatus* (Figura IV.60).

Por categorías de PS y ML: en la Figura IV.61 se observa que los individuos semi-acuáticos se separan del resto tomando valores altos; por otro lado, los terrestres-cursoriales presentan los valores más bajos. Los terrestres-trepadoras, arborícolas y escansoriales presentan valores intermedios sin una clara separación entre ellas. Los ejemplares fósiles adultos (MMP 5178, FMNH P 14342 y MACN-PV 6237) presentan valores intermedios-altos semejantes a los obtenidos por la categoría terrestre-generalista. Por otro lado, el ejemplar juvenil MPH P 0122 toma valores más bajos, similares a los escansoriales, terrestres-trapadores y arborícolas.

Índice femoral epicondilar (IFE)

Los resultados del MANOVA, tanto por especies como por PS y ML, indican diferencias estadísticamente significativas entre las categorías (Tabla IV.25 y IV.26).

Por especies/géneros: en la Figura IV.62 por especie/género como así también en la Figura IV.63 por PS y ML se observa que el género *Lontra* (semi-acuático) tiene los valores más altos para este índice. Por otro lado, las especies de cánidos (terrestres-cursoriales) y los prociónidos *B. gabbi*, *B. alleni* (arborícolas) y *Bassariscus medius* (escansorial), presentan los valores más bajos. Los ejemplares de prociónidos fósiles analizados para este índice presentan valores relativamente altos, un poco mayores para MACN-PV 6237 que para FMNH P 14342, ubicándose ambos en el rango de valores que presentaron los taxones terrestres-generalistas: *M. meles*, *Lyncodon patagonicus* y *Conepatus*, y el terrestre-trepador *Melursus ursinus*. Con respecto a los prociónidos actuales, estos obtienen valores intermedios a bajos, siendo *P. flavus* el taxón que presenta el valor más alto, con un desvío de la muestra cercano a los valores del ejemplar fósil FMNH P 14342.

Por categorías de PS y ML: en la Figura IV.63 se observa a los semi-acuáticos con valores muy altos para este índice. Los terrestres-generalistas muestran valores intermedios pero más altos que los de especies arborícolas, escansoriales y terrestres-trepadoras. Por otro lado, los terrestres-cursoriales presentan valores más bajos. Ambos ejemplares fósiles analizados muestran valores intermedios semejantes a los de los terrestres-generalistas, relacionados con epicóndilos femorales moderadamente expandidos lateralmente.

Índice de extensión del trocánter menor del fémur (IETmF)

Los resultados del MANOVA, tanto por especies/géneros como por PS y ML, arrojaron diferencias significativas entre los grupos analizados (Tabla IV.27 y IV.28).

Por especies/géneros: se puede observar en la Figura IV.64 que la mayoría de las especies de Canidae y los Procyonidae *B. astutus* y *Bassaricyon* muestran los valores más bajos para este índice; mientras que los Ursidae *T. ornatus* y *M. ursinus*, los Mustelidae *M. meles* y *Lontra*, y el Mephitidae *Conepatus*, presentan valores muy altos. Los ejemplares fósiles analizados presentan valores intermedios, (excepto por el ejemplar FMNH P 14342 que presenta valor relativamente bajo) comparables a los valores obtenidos por las especies *N. nasua*, *N. narica* y *P. flavus*, rango compartido también por otras especies, como los Mustelidae *Galictis* y *G. gulo*, y también el Viverridae *A. binturong*.

Por categorías de PS y ML: en la Figura IV.65 se observó que los terrestres-cursoriales presentan los valores más bajos para el IETmF, mientras que los semi-acuáticos y terrestres-

generalistas obtienen valores altos. En valores intermedios se encuentran los arborícolas, escansoriales y terrestres-trepadores, estos últimos con valores de rango amplio, y que se solapan con los valores de los terrestres-cursoriales y terrestres-generalistas. En este contexto, los ejemplares fósiles se encuentran en la media del rango de los terrestres-trepadores, arborícolas y esconsoriales.

Índice de la profundidad del cóndilo medial femoral (IPCMF)

Los resultados del MANOVA indican diferencias significativas tanto por especies como por PS y ML (Tabla IV.29 y IV.30).

Por especies/géneros: en la Figura IV.66 se puede observar que los Canidae (terrestres-cursoriales) presentan la epífisis femoral muy profunda y angosta, correspondiente a una morfología rectangular (con mayor extensión cráneo-caudal), mientras que las especies correspondientes a los Procyonidae *P. flavus* y *B. alleni* presentan la epífisis femoral menos profunda y más amplias latero-medialmente, correspondientes a una morfología cuadrangular. *Nasua nasua* y *N. narica* presentan la epífisis distal femoral más profunda entre los taxones de Procyonidae, seguidos por *B. astutus*, en tanto los arborícolas *P. flavus* y *Bassaricyon* presentan las epífisis menos profundas. Con valores intermedios a bajos, con respecto a los prociónidos se ubica *Procyon*. Los ejemplares de Procyonidae fósiles analizados, MACN-PV 6237 y MACN-PV 8209 presentan valores semejantes entre sí e intermedios en relación a todos los individuos de la muestra. Respecto a la muestra de Procyonidae presentan valores intermedios entre los extremos respresentados por *Nasua* y *Potos*. Estos dos ejemplares fósiles cuentan con epífisis femorales de profundidad intermedia. Es importante tener en cuenta que el ejemplar FMNH P 14342 presenta el valor más bajo de la muestra, pero como ya ha sido mencionado, la epífisis distal del fémur presenta signos de haber sufrido algún tipo de deformación *post mortem*, por lo que el resultado de este índice debe tomarse con cautela al momento de realizar inferencias. Por otro lado, el ejemplar MACN-PV 4339 (holotipo de †*T. argentinus*) obtuvo un valor muy elevado, respecto a la mayoría de los taxones de la muestra y cercanos a los de los cánidos terrestres-cursoriales.

Por categorías de PS y ML: en la Figura IV.67 se observa que las especies terrestres-cursoriales presentan los valores más altos, y por el contrario, las especies arborícolas los

valores más bajos. Los ejemplares MACN-PV 6237 y MACN-PV 8209 ocupan una posición intermedia, con valores similares a los de las especies terrestres-trepadoras por la presencia de epífisis distales poco profundas, apenas más que la que presentan los individuos de *Procyon*. El ejemplar FMNH P 14342 presenta valores muy bajos, mucho más que el de las especies arborícolas, pero como fue mencionado arriba, este ejemplar sufrió deformación *post-mortem*. Por otro lado, el ejemplar MACN-PV 4339 (holotipo de †*Tetraprothomo argentinus*) muestra valores muy altos, aproximándose a los de las especies terrestres-cursoriales.

Índice crural (IC)

Los resultados del MANOVA, tanto por especies/géneros como por PS y ML, fueron significativos (Tablas IV.31 y IV.32).

Por especies/géneros: en la Figura IV.68 se puede observar que dentro de la familia Procyonidae los valores más bajos (< 1) corresponden a los taxones *Nasua* y *Nasuella*, cuyos individuos son escansoriales pero con habilidades para la excavación. También, podemos observar que el Mustelidae semi-fosorial *Meles meles* y el Ursidae *M. ursinus*, obtuvieron valores bajos. Los ejemplares fósiles MMP 5178 y FMNH P 14342 presentan valores menores a 1 e intermedios en la muestra general. Se puede observar que, en comparación con otros miembros de la familia, estos ejemplares obtienen valores muy bajos junto con los individuos de los géneros *Nasua* y *Nasuella*.

Por categorías de PS y ML: estos índices (Figura IV.69) arrojaron valores altos para las especies semi-acuáticas y terrestres-cursoriales, debido principalmente a que su fémur es relativamente corto. Todas las demás categorías se solapan ampliamente. Los ejemplares de prociónidos fósiles analizados, MMP 5178 y FMNH P 14342, presentan valores bajos, comparables a las especies adaptadas a la vida arborícola o con algún grado de relación con el sustrato arbóreo (escansoriales y terrestres-trepadores).

Índice de robustez de la tibia (IRT)

Los resultados del MANOVA tanto por especies/géneros como por PS y ML fueron estadísticamente significativos (Tablas IV.33 y IV.34).

Por especies/géneros: en la Figura IV.70 puede observarse que en general los prociónidos actuales presentaron valores semejantes a los del resto de la muestra; *Nasua narica* obtiene valores altos dentro de la familia (tibia moderadamente grácil), mientras que las especies de *Bassaricyon* obtienen valores más bajos (tibias muy gráciles) no solo entre los Procyonidae, sino también, en comparación con toda la muestra. Por otro lado, se observa que los Ursidae, en especial *M. ursinus*, y los Mustelidae *M. meles* y *Lontra*, son quienes presentaron valores muy altos (tibias muy robustas). Entre los ejemplares fósiles analizados, MMP 5178 obtiene valores cercanos a los de *Galictis* y *L. geoffroyi*, estando ligeramente por encima de los valores de los prociónidos actuales; por otro lado, el ejemplar FMNH P 14342 obtiene valores muy altos, cercanos a los de *M. ursinus*, aunque es necesario considerar los valores de este último ejemplar fósil con precaución dado que los mismos fueron obtenidos a partir de fotografías y a que el ejemplar se encuentra muy reconstruido.

Por categorías de PS y ML: se observa en la Figura IV.71 que las especies semi-acuáticas presentan valores altos (tibias robustas), separándose muy bien del resto de los grupos, en especial de los arborícolas, escansoriales y terrestres-cursoriales, quienes presentaron valores bajos (tibias relativamente gráciles). El ejemplar fósil MMP 5178 presenta valores relativamente altos, quedando ubicado dentro de los rangos observados para los terrestres-trepadores y generalistas y los semi-acuáticos por otro. Por otro lado, el ejemplar FMNH P 14342 presenta valores muy altos y considerablemente alejados de todas las categorías de PS y ML, pero como ha sido mencionado anteriormente, debe tenerse en cuenta que las medidas fueron tomadas a partir de fotografías y que el ejemplar se encuentra muy reconstruido.

IV.2.2. Morfometría geométrica

IV.2.2.1. Miembro anterior

IV.2.2.1.1. Morfometría geométrica de la vista craneal del cóndilo humeral

Análisis del morfoespacio: los dos primeros componentes resumieron el 75% de la variación total de la muestra. El CP1 resumió el 63,63% de la variación mientras que el CP2 sólo el 11,4% (Tabla IV.35).

En la Figura IV.72 se observa sobre el CP1 un gradiente morfológico. Sobre los valores positivos de este eje se ubican los individuos que presentan cóndilos con forma más bien cuadrangulares, comprimidos latero-medialmente y profundos, con una tróclea muy bien diferenciada extendida distalmente. En estos valores se encuentran las especies de cánidos terrestres-cursoriales (*L. gymnocercus*, *L. griseus*, *L. culpaeus*, *C. brachyurus* y *C. thous*) y la especie terrestre-generalistas con habilidades fosoriales *M. meles*. Por lo contrario, hacia los valores negativos se encuentran taxones con el cóndilo de forma rectangular expandida latero-medialmente y poca profundidad próximo-distal, tróclea poco extendida distalmente y escasamente diferenciada del capítulo. Se ubican en esta zona del morfespacio los individuos pertenecientes a taxones terrestres-generalistas *Conepatus* y arborícolas *P. flavus* y *A. binturong*.

A lo largo del CP2 los individuos pertenecientes a diversas categorías de PS y ML, así como los grupos de especies, se solapan ampliamente. En valores positivos del CP2, los individuos presentan cóndilos con capítulos más desarrollados que las trócleas y con un labio medial diferenciado; además presentan trócleas angostas y con un borde distal bien oblicuo, el cual está extendido medialmente y genera un valle medio bien amplio y superficial. Sobre estos valores se hallan los individuos terrestres-trepadores *M. ursinus* y *G. gulo*, y el escansorial *E. barbara*. En valores negativos de CP2 se ubican individuos cuyos cóndilos presentan trócleas abultadas con el borde distal dirigido hacia el plano sagital y de tamaño similar al capítulo, éste último presentándose de forma globosa. Se ubican sobre estos valores los individuos correspondientes a la especie arborícola *A. binturong* y al género terrestre-generalista *Conepatus*.

En la Figura IV.73 se puede observar que las categorías de PS y ML se encuentran separadas en el morfoespacio, en su mayoría formando un gradiente a lo largo del CP1, desde aquellos más adaptados a la carrera (terrestre-cursoriales) ubicados en valores extremos positivos del CP1 hasta aquellos de hábitos arborícolas ocupando valores negativos del CP1. Con respecto a las demás categorías, se observa que los escansoriales, terrestres-trepadores y semi-acuáticos se solapan entre sí, ocupando todos ellos valores sobre el CP1 positivos y cercanos a cero, y negativos intermedios a bajos. Por último, la categoría terrestre-generalista forma dos grupos muy distantes entre sí, uno sobre valores extremos positivos del CP1

(formado por los individuos correspondientes a *M. meles* y *Galictis*), y el otro sobre valores extremos negativos del mismo componente (formado por los ejemplares de *Conepatus*).

Ejemplares fósiles: los tres ejemplares fósiles (FMNH P 14342, MLP 35-X-4-4 y MACN-PV 2914) analizados aquí se encuentran ubicados en zonas relativamente distintas del morfoespacio (Figura IV.72).

El ejemplar FMNH P 14342 se ubica en valores negativos cercanos a cero sobre el CP1, y valores positivos intermedios del CP2. Con respecto a los prociénidos actuales, esta posición es próxima al escansorial *Bassaricyon astutus*. Con respecto al resto de la muestra, FMNH P 14342 se aproxima al Mustelidae escansorial *Eira barbara* y al terrestre-trepador *Gulo gulo*. Presenta una tróclea de extensión intermedia a lo que respecta en el CP1, esto es, un cóndilo humeral amplio latero-medialmente y con una profundidad media. Además, presenta el cóndilo humeral con un leve reborde lateral (labio lateral) que se separa del capítulo.

El ejemplar MLP 35-X-4-4, ubicado en valores positivos intermedios a elevados en el CP1 y cercanos a cero en el CP2, presenta una localización alejada respecto a los prociénidos actuales. Se halla muy próximo al terrestre-generalista *Galictis* y también al terrestre-generalista y semifosorial *M. meles*, compartiendo con estos una morfología del cóndilo humeral comprimido latero-medialmente y profundo, y con la tróclea extendida distalmente.

Por último, el ejemplar MACN-PV 2914 se encuentra sobre valores positivos intermedios del CP1, un poco más bajos que el caso del ejemplar MLP 35-X-4-4, y sobre el cero en el CP2. De esta manera, se ubica en un sector del morfoespacio cercano a los individuos asignados a *Galictis* (terrestre-generalista), y a los de *P. cancrivorus* entre los prociénidos. Se caracteriza por presentar el cóndilo moderadamente comprimido latero-medialmente y algo profundo y la tróclea bien diferenciada y expandida distalmente.

Análisis multivariado de la varianza y comparaciones múltiples

Este análisis dio como resultado diferencias significativas entre las diferentes categorías de PS y ML definidas *a priori* (*Wilks' lambda* < 0,0001; *p* < 0,0001). Algunas de las comparaciones por parejas (*Pairwise comparisons, post-hoc*) no pudieron ser realizadas para todas las categorías debido al bajo *n* muestral. En la Tabla IV.36 puede observarse que

todas las categorías se diferencian significativamente entre sí, excepto los escansoriales y terrestres-trepadores que no mostraron diferencias significativas.

Análisis discriminante para preferencia de sustrato y modo locomotor

En forma similar a lo observado en el ACP, las categorías terrestre-trepador y escansorial se solaparon en esta prueba sin poder diferenciarse claramente una de otra. Los resultados obtenidos muestran buena diferenciación a lo largo de la FD1, que resumió un 65,2 % de la variación total, mientras que la FD2 explicó el 17,36% de la variación total (Tabla IV.37).

Hacia valores positivos de la FD1 se separan claramente los terrestres-cursoriales, por la presencia de cóndilos comprimidos latero-medialmente y profundos (extendidos próximo-distalmente), y de tróclea bien extendida distalmente. Por el contrario, los arborícolas ocupan valores negativos, caracterizados por la presencia de trócleas expandidas latero-medialmente y cóndilos de poca profundidad; además, el capítulo se encuentra más desarrollado respecto a la tróclea, encontrándose esta última muy reducida (véase Figura IV.74).

Hacia valores positivos y cercanos a cero de la FD2 se encuentran los escansoriales y terrestres-trepadores por presentar cóndilos con trócleas bien diferenciadas respecto al capítulo. Por el contrario, los terrestres-generalistas toman valores negativos de la FD2, alejados del resto de los grupos, asociados a trócleas voluminosas y poco diferenciadas del capítulo, siendo este último bastante esférico. Los semi-acuáticos se distribuyen sobre valores negativos bajos de la FD2 y tomando valores intermedios de la FD1.

La matriz de clasificación (Tabla IV.38) mostró que la función discriminante reclasifica correctamente el 84,51% de la muestra de individuos actuales. Las asignaciones y probabilidades posteriores de los ejemplares fósiles a las distintas categorías de PS y ML se muestran en la Tabla IV.39. Los ejemplares fósiles analizados, MLP 35-X-4-4 y MACN-PV 2914, son asignados a la categoría de terrestre-trepador, mientras que el otro, FMNH P 14342, a la categoría escansorial.

Análisis de la influencia del tamaño (cs) sobre los cambios de la forma

Considerando la variación total (tanto intraespecífica como interespecífica) para las Coordenadas de Procrustes, los resultados muestran una influencia significativa pero débil del tamaño sobre la distribución de los individuos en el morfoespacio. Al realizar el mismo análisis, pero para los ejes de mayor variación (CP1 y CP2) de manera individual, el resultado indicó ausencia de correlación significativa entre cambios de forma y tamaño para el CP1, pero se observa cierta influencia en el CP2 (véase Tabla IV.40).

Al considerar sólo la variación interespecífica en el análisis de la influencia del tamaño, se observa que el tamaño posee cierto efecto, aunque muy débil, en la distribución de los individuos en el morfoespacio. Por el contrario, cuando se analizaron independientemente los CP1 y CP2 no se observó influencia significativa del tamaño en la distribución de los taxones en el morfoespacio (véase Tabla IV.40).

Análisis de la señal filogenética sobre la forma y tamaño del cóndilo humeral

Los resultados del mapeo de la filogenia sobre el ACP muestran la existencia de señal filogenética ($p= 0,001$).

En el morfoespacio se observa que los taxones de Canidae se ubican cercanos entre sí y alejados del resto de las familias de la muestra, excepto un Mustelidae (*Meles meles*). Los Mustelidae muestran una dispersión amplia en el morfoespacio, ubicándose cerca de otras familias como Canidae, Procyonidae y Ailuridae (Figura IV.75).

Los Procyonidae actuales se agrupan siguiendo un patrón general semejante al de la hipótesis filogenética seguida en este trabajo de Tesis Doctoral (véase Cap. III MyM). Su dispersión en el filomorfoespacio es similar a la de Mustelidae, y mayor que la de Canidae: *Potos flavus* es el que se encuentra más alejado de la raíz y del resto de los Procyonidae, los taxones *Bassaricyon*, *Nasua* y *Nasuella* forman un grupo más cercano a la raíz; las especies de *Procyon* se ubican juntas y en posición opuesta a estos taxones, y *Bassariscus astutus* se encuentra en una posición intermedia entre *Procyon* y el grupo conformado por *Bassaricyon*, *Nasua* y *Nasuella*. Por último, se observa que †*Cyonasua* se aleja de manera considerable de la mayoría de los taxones de Procyonidae y en particular, de su clado hermano (*Nasua* + *Nasuella*), y se acerca a *Procyon* y *Bassariscus* (Figura IV.75).

Los resultados de la regresión de la filogenia vs $\log_{10}CS$ para la totalidad de la muestra indicaron que no existe señal filogenética para el tamaño del cóndilo humeral ($p=0,1272$).

Reconstrucción de nodos ancestrales

En la Figura IV.76 se muestra la reconstrucción del cóndilo consenso para cada especie de Procyonidae analizada y para el nodo hipotético ancestral de la familia. Se observa que el cóndilo que menos se diferencia del nodo ancestral reconstruido es el de *B. neblina*, el cual presenta un cóndilo amplio latero-medialmente y poco profundo, el cóndilo es levemente globoso y se diferencia por medio de un valle amplio de una tróclea poco expandida distalmente. Las demás especies de *Bassaricyon* se diferencian por presentar un capítulo más globoso. *N. nasua* y *N. olivacea* presentan el capítulo un poco más globoso que el ancestral y además la tróclea humeral un poco más expandida próximo-distalmente, mientras que *P. cancrivorus* se diferencia por presentar el cóndilo algo más comprimido, levemente más profundo y con la tróclea bien definida y bien expandida. Por el contrario, *P. flavus* presenta un cóndilo bien cilíndrico y sin diferenciación clara entre capítulo y tróclea, esta última estructura está pobremente desarrollada a diferencia del nodo ancestral de los Procyonidae.

Con respecto a la comparación del cóndilo ancestral de los Procyonidae con el cóndilo consenso de los ejemplares fósiles pertenecientes a *†Cyonasua*, se observa que en éstos últimos el cóndilo es más comprimido latero-medialmente, más profundo y de forma más cuadrangular en vista craneal. También se observa en *†Cyonasua* una marcada diferencia entre capítulo y tróclea, con una notable constricción proximal y distal. La tróclea en *†Cyonasua* se encuentra distalmente más proyectada. El borde proximal del capítulo está más elevado en comparación con el del nodo ancestral (véase Figura IV.76).

IV.2.2.2. Miembro posterior

IV.2.2.2.1. Morfometría geométrica de la vista caudal de la epífisis proximal del fémur

Análisis del morfoespacio: Los dos primeros componentes resumieron el 73,6% de la variación total de la muestra. El CP1 resumió el 59,83% de la variación, mientras que el CP2, el 13,73% (Tabla IV.41).

En el morfoespacio comprendido entre los dos primeros CPs (Figura IV.77) pueden reconocerse tres agrupamientos, uno conformado por los especímenes de las especies semi-acuáticas (*L. longicaudis* y *L. provocax*) con valores negativos extremos tanto del CP1 como CP2, otro que incluye a especímenes de *M. ursinus*, *Conepatus* y *M. meles* con valores negativos del CP1 y positivos del CP2; y por último, un gran conjunto con los especímenes pertenecientes a las especies restantes de la muestra, con valores intermedios de ambos CPs y valores positivos extremos del CP1.

La mayor variación de forma observada a lo largo del CP1 se observa principalmente en el tamaño de la cabeza femoral. Hacia los valores positivos se observa una morfología femoral general de la epífisis proximal reducida, la cabeza femoral es de tamaño pequeño, el cuello es angosto y corto, y la diáfisis es extensa. Respecto a los trocánteres, se observa que el menor está muy próximo a la cabeza, mientras que el mayor se ubica cerca de la línea media y se extiende por encima del límite dorsal de la cabeza femoral. Se ubican sobre valores positivos extremos del CP1, presentando esta morfología bien acentuada, algunas de las especies de Canidae como *L. culpaeus* y *C. brachyurus* (terrestres-cursoriales) y los Felidae *L. geoffroyi* (terrestre-trapador), mientras que sobre valores positivos-intermedios se hallan los otros Canidae *L. gymnocercus*, *L. griseus* y *C. thous*, los arborícolas *Bassaricyon*, *N. binotata* y los escansoriales *E. barbara* y *A. fulgens*.

Por otro lado, las especies que cargan sobre valores negativos del CP1 presentan diáfisis femoral relativamente corta, epífisis proximal femoral robusta, con gran desarrollo de la cabeza y trocánter menor distanciado de ésta. Además, el trocánter mayor se extiende poco proximalmente, por lo que queda muy por debajo del límite superior de la cabeza, alejándose también lateralmente respecto a la línea media, y el límite distal de la fosa trocántérica se extiende distalmente. Las especies dispuestas sobre los valores negativos altos son las semi-acuáticas *L. longicaudis* y *L. provocax*, mientras que el terrestre-trepador *M. ursinus* y los terrestres-generalistas *M. meles* y en parte *Conepatus* presentan valores intermedios.

Con respecto a la variación de forma sobre el CP2, se observa que sobre los valores positivos el cuello femoral, respecto de la diáfisis, forma un ángulo amplio (obtusos), y por tanto la cabeza se encuentra ocupando una posición bastante dorsal. Además, el límite ventral de la cabeza y la posición de la *fovea capitis* se encuentran posicionadas dorsalmente,

el trocánter mayor es bajo y la fosa trocánterica presenta un borde distal extendido disto-medialmente. También el trocánter menor se encuentra muy proyectado medialmente y de manera más leve, hacia el lado proximal. Si bien a lo largo de este CP2 las agrupaciones por especies no se separan de manera clara, se observa que sobre valores positivos se encuentran aquellas terrestre-trepadoras *M. ursinus*, *P. lotor* y *P. cancrivorus*, las terrestres-generalistas *M. meles* y *Conepatus*, y muchos de los Canidae terrestres-cursoriales, los cuales ocupan valores positivos intermedios-bajos del CP2. Por el contrario, sobre valores negativos del CP2 se observan morfologías femorales contrapuestas a las recién mencionadas, por ejemplo, el ángulo que forma el cuello femoral respecto al eje de la diáfisis es casi recto ($\sim 90^\circ$), la posición de la *fovea capitis* es más ventral, el trocánter menor está en una posición cercana al eje diafisario, el trocánter mayor es elevado, sobrepasando el límite superior de la cabeza, y la extensión de la fosa intertrocánterica es corta y dirigida lateralmente. Se ubican sobre valores más altos negativos del CP2 las especies semi-acuáticas *L. longicaudis* y *L. provocax*, la arborícola *A. binturong* y la terrestre-generalista *L. patagonicus*; mientras que, ocupando valores intermedios a bajos, se encuentran las especies terrestres-generalistas *Galictis*, terrestre-trepador *L. geoffroyi*, las arborícolas *N. binotata* y *P. flavus*, y las escansoriales *P. hermaphroditus* y *E. barbara* (Figura IV.77).

Respecto a los Procyonidae, es notable el solapamiento de las especies arborícolas del género *Bassaricyon* con algunas especies de Canidae terrestres-cursoriales. Los demás taxones de la familia conforman varios grupos: uno bien definido, ocupado por las especies escansoriales *N. nasua*, *N. narica* y *N. olivacea*, junto con las especies terrestre-trepadoras *P. cancrivorus* y *P. lotor*, mientras que, por otro lado, se ubicaron cercanas entre sí las especies *P. flavus* y *B. astutus*.

En la Figura IV.78 puede observarse que sólo los individuos semi-acuáticos se separan bien del resto de la muestra sin solaparse con ninguna de las demás categorías. Respecto al resto, la posición de los escansoriales se solapa con las otras cuatro categorías, mientras que las demás se solapan con dos o tres categorías como máximo. Los terrestre-trepadores están representados por dos grupos, uno muy amplio con la mayoría de las especies pertenecientes a esa categoría, ocupando valores negativos del CP1 y positivos del CP2; mientras que otro grupo reducido, ocupa valores contrarios (positivos del CP1 y negativos del CP2) y se encuentra compuesto por una única especie *L. geoffroyi*.

Ejemplares fósiles: se encuentran reunidos en el morfoespacio (Figura IV.77) ocupando valores negativos-bajos del CP1 y negativos bajos a cercanos al cero en el CP2. Además, casi no se solapan con otros miembros de su familia, sólo en parte con *N. nasua*. Dicha posición en el morfoespacio se corresponde con una morfología del fémur con una epífisis proximal bastante robusta, cabeza relativamente grande, al menos mayor que la de los Procyonidae actuales, con una *fovea capitis* ocupando una posición ligeramente ventral respecto a la forma consenso del morfoespacio y un ángulo del cuello femoral intermedio (ángulo moderadamente obtuso) respecto al eje diafisial. El trocánter menor se encuentra en una posición más caudal, encontrándose más cercano al eje diafisario, mientras que el trocánter mayor presenta un desarrollo moderado respecto a su extensión proximal. En la Figura IV.78 se observa que †*Cyonasua* se ubica dentro de los polígonos conformados por los terrestres-generalistas, terrestres-trepadores y en el límite del polígono de los escansoriales.

En la Figura IV.79 se observa que las especies que presentan habilidades para cavar (cavadoras) se distribuyen en el morfoespacio ocupando el cuadrante comprendido entre los valores negativos del CP1 y positivos del CP2. De acuerdo a esto, los individuos terrestres-trepadores y terrestres-generalistas con habilidades para la excavación comparten una morfología del fémur con las siguientes características: cabeza femoral grande con la *fovea capitis* dirigida dorsalmente, el cuello forma un amplio ángulo obtuso respecto al eje diafisario, trocánter menor próximo a la cabeza, mientras que el trocánter mayor es bajo respecto al límite superior de la cabeza, distanciado de ella y dirigido lateralmente, la fosa trocantérica está extendida distalmente y es levemente oblicua (el borde distal está ubicado más medialmente respecto al proximal). Por otro lado, los taxones escansoriales con habilidades cavadoras también presentan estas características recién mencionadas, pero con menor grado de desarrollo. Es interesante notar que los ejemplares fósiles pertenecientes a †*Cyonasua* se encuentran bastante próximos a las especies de Procyonidae *N. nasua* y *N. narica* con hábitos escansoriales/excavadoras, pero se diferencian de estos últimos por presentar un mayor desarrollo de la cabeza femoral y una diáfisis relativamente corta.

Análisis multivariado de la varianza y comparaciones múltiples

Los resultados del análisis mostraron diferencias significativas entre las diferentes categorías de PS y ML definidas *a priori* (*Wilks' lambda* < 0,0001; *p* < 0,001). Las

comparaciones por parejas no mostraron diferencias significativas entre escansoriales y arborícolas, pero sí entre todos los demás grupos (Tabla IV.42).

Análisis discriminante para preferencia de sustrato y modo locomotor

Las dos primeras funciones discriminantes resumieron el 81,86% de la variación total (Tabla IV.43).

En la Figura IV.80 se observa que las especies terrestres-cursoriales y semi-acuáticas son las únicas que se separan sin presentar solapamiento con ninguna de las otras categorías.

La FD1 (64,6% de la variación observada) se caracteriza por presentar variación en la robustez del fémur, en el tamaño de la epífisis proximal y de la cabeza femoral, en el largo del cuello y la orientación de los trocánteres. Hacia valores positivos los taxones terrestres-cursoriales se separan muy bien del resto, por la presencia del fémur más alargado, epífisis de tamaño reducido, cabeza femoral pequeña, cuello corto, fosa trocantérica dirigidas marcadamente en sentido medial y trocánter menor muy próximo a la cabeza. En los valores negativos de la FD1, las especies semi-acuáticas se caracterizan por poseer un fémur más corto, con la epífisis proximal robusta, cabeza y cuello amplio, trocánter menor distanciado distalmente de la cabeza y con la fosa trocantérica bien lateralizada.

La FD2 (17,26% de la variación observada) resumió la variación en el desarrollo de la cabeza, en la extensión de la fosa trocantérica y en menor medida, en la distancia del trocánter menor a la cabeza femoral. Los valores positivos corresponden a fémures con cabezas y fosas trocantéricas reducidas, mientras que el trocánter menor tiende a aproximarse a la cabeza femoral. Se ubican sobre estos valores los taxones arborícolas, semi-acuáticos y en gran parte los terrestres-cursoriales. Los valores negativos de la FD2 corresponden a morfologías con cabeza femoral de mayor tamaño, fosa trocantérica extendida distalmente y trocánter menor algo más distante de la cabeza femoral. Se encuentran sobre estos valores los taxones terrestres-trepadores y terrestres-generalistas. Por otro lado, los escansoriales se solapan con las demás categorías (excepto los semi-acuáticos y terrestres-cursoriales) y toman un rango bastante amplio de valores intermedios en el morfoespacio.

De acuerdo con la matriz de clasificación (Tabla IV.44), la función discriminante reclasificó correctamente el 80,52% de los 154 especímenes vivientes incluidos en el análisis. Las asignaciones y probabilidades posteriores de los ejemplares fósiles se muestran

en la Tabla IV.45, observándose que los mismos son asignados a tres categorías: escansorial para el ejemplar MPH P 0122, terrestre-trepador para el ejemplar FMNH P 14342 y terrestre-generalista para el ejemplar MACN-PV 6237.

Análisis de influencia del tamaño (cs) sobre los cambios de la forma

Considerando la variación total (intra e interespecífica) para las coordenadas de procrustes los resultados muestran una débil influencia del tamaño sobre la distribución de los individuos en el morfoespacio. Cuando se analiza la influencia sobre los dos primeros CPs de manera individual, los resultados indican ausencia de correlación significativa entre cambios de forma y tamaño para el CP1, pero se observa una cierta influencia en el CP2 (véase Tabla IV.40).

Al considerar sólo la variación interespecífica en el análisis de la influencia del tamaño, se observa que para ninguno de los casos analizados (Coordenadas de Procrustes, CP1 y CP2) existió influencia del tamaño en la distribución de los individuos sobre el morfoespacio.

Análisis de la señal filogenética sobre la forma y tamaño de la epífisis proximal del fémur

Los resultados del mapeo de la filogenia sobre el ACP de la forma caudo-proximal del fémur mostraron la existencia de señal filogenética ($p=0,0001$).

En el morfoespacio (Figura IV.81) se observa que los Canidae se encuentran cercanos entre ellos, los Mustelidae se distribuyen ampliamente en el morfoespacio y se encuentran cercanos a representantes de todas las familias, excepto Canidae.

Los Procyonidae se encuentran dispersos en el morfoespacio, y se observa que su patrón de distribución no se corresponde con las relaciones filogenéticas de la hipótesis planteada para la familia; por ejemplo, *Nasua* y *Nasuella* están muy cercanos a *Procyon* en el morfoespacio, mientras que filogenéticamente este último género forma un clado con las especies de *Bassariscus* (*Bassariscus* + *Procyon*); por otro lado, *Bassaricyon* y *Bassariscus* están muy cercanos entre sí en el morfoespacio, y no próximos a sus parientes más cercanos (*Nasua* y *Nasuella*, y *Procyon* spp., respectivamente). †*Cyonasua* se encuentra en el

morfoespacio más cerca del grupo que conforman *Nasua* y *Nasuella* como se cumple en la hipótesis filogenética utilizada.

Los resultados de la regresión de la filogenia vs $\log_{10}CS$ para todos los individuos indican la existencia de señal filogenética para el tamaño del fémur ($p=0,0466$).

Reconstrucción de nodos ancestrales

En la Figura IV.82 se muestra la reconstrucción de los consensos de la forma caudal del fémur de cada especie de prociónido analizado y el nodo hipotético ancestral de la familia Procyonidae. La forma de la epífisis proximal del fémur que más se asemeja al nodo ancestral Procyonidae es la de *P. flavus*. *Bassaricyon* presenta una cabeza femoral de menor tamaño y un trocánter mayor más bajo y más próximo a la cabeza. Por otro lado, *N. nasua* y *N. olivacea* presentan una cabeza de tamaño similar a la del consenso, aunque la *fovea capitis* tiende a estar más dorsal, el trocánter mayor es más bajo y se encuentra más alejado de la cabeza. Además, el trocánter menor en *N. nasua* se extiende considerablemente en sentido medial respecto al del nodo Procyonidae, mientras que el de *N. olivacea* está más cercano al eje diafisario.

La comparación del nodo ancestral de los Procyonidae con la de los ejemplares fósiles asignados a †*Cyonasua*, permite observar que †*Cyonasua* presenta la cabeza femoral más grande, principalmente por desarrollo de su margen distal, por debajo de la *fovea capitis*, y el margen dorsal se extiende sobre el cuello. El trocánter mayor en †*Cyonasua* es un poco más bajo que el del nodo ancestral Procyonidae y se encuentra más distanciado de la cabeza, mientras que el trocánter menor está en una posición más cercana al eje diafisario.

IV.2.2.2.2. Morfometría geométrica de la epífisis distal del fémur

Análisis del morfoespacio: los dos primeros componentes resumieron el 59% de la variación total de la muestra. El CP1 resumió el 46,47% mientras que el CP2 el 12,53% de la variación total (Tabla IV.46).

En el morfoespacio de los dos primeros CPs (Figura IV.83.a) los taxones se distribuyen de manera continua a lo largo del CP1. En este continuo, los Canidae (terrestres-cursoriales) se ubican sobre valores negativos elevados del CP1 y la especie *M. ursinus* se

encuentra distanciada del resto de la muestra ocupando valores positivos del CP1 y negativos elevados del CP2.

A lo largo del CP1, se observa un cambio de forma de la epífisis distal del fémur que va desde cuadrangular (poca profundidad) en valores positivos, hacia una forma de tipo rectangular (muy profunda) en valores negativos. Sobre valores positivos del CP1 se ubican individuos con el surco patelar ancho y márgenes laterales muy bajos, por lo que el valle entre ellos es superficial. Hacia los valores positivos más extremos la faceta del surco patelar presenta una suave convexidad, con ambos márgenes a la misma altura o levemente por debajo del punto medio del surco. Los dos cóndilos femorales son amplios dejando una fosa intercondílea ancha y profunda, y los epicóndilos están expandidos hacia sus lados medial o lateral, correspondientemente. En esta región del morfoespacio se ubican los arborícolas *P. flavus* y *A. binturong* y las especies terrestres-trepadores *M. ursinus* y *T. ornatus*. Ocupando valores positivos pero intermedios se encuentran los taxones arborícolas *Bassaricyon* y terrestres-trepadores *P. cancrivorus* y *P. lotor*, y *Conepatus* (terrestre-generalista).

Hacia valores negativos del CP1, la morfología de la epífisis distal presenta características opuestas a las mencionadas anteriormente, con los márgenes laterales y mediales del surco patelar altos (extendidos cranealmente) y estrechos, con un valle central patelar muy profundo, cóndilo lateral de menor desarrollo respecto al medial, epicóndilos no extendidos hacia los laterales y fosa intercondílea menos profunda. Se encuentran sobre valores negativos altos del CP1 las especies de Canidae, todas terrestres-cursoriales, y ocupando valores intermedios (cerca de cero), los terrestres-trepadores *L. geoffroyi* y terrestres-generalistas *Galictis*.

La morfología de la epífisis distal asociada a valores positivos del CP2 corresponde a la presencia de un surco patelar con un valle superficial y orientado levemente hacia el lado medial. El ancho máximo epicondilar está ubicado cranealmente (anterior) y los cóndilos articulares se reducen. La mayor parte de la muestra toma valores bajos y cercanos a cero sobre este eje.

Valores negativos del CP2 se asocian a epífisis distales con la faceta articular patelar orientada lateralmente, con sus márgenes relativamente altos, con el valle central profundo y el ancho máximo epicondilar se dispone en un nivel más caudal respecto al consenso. Además, los cóndilos femorales articulares presentan características particulares, el cóndilo

medial está muy desarrollado y el lateral también es amplio, pero su superficie articular está extendida hacia el plano medial, de manera que la fosa intercondiloidea se profundiza medialmente (Figura IV.83.b). Se observa en el morfoespacio que ocupan valores negativos extremos del CP2 la especie terrestre-trepadora *M. ursinus* y en valores intermedios se ubica la especie terrestre-generalista *M. meles*. Además, sobre valores negativos intermedios del CP2 se posicionan las especies terrestres-trepadoras *T. ornatus* y *G. gulo*, y algunos terrestres-cursoriales (e.g., *L. culpaeus* y *C. brachyurus*) (Figura IV.83.a).

Con respecto a los Procyonidae vivientes, se observa en la Figura IV.83 que se ubican sobre valores positivos y negativos cercanos a cero en el CP2. Sin embargo, a lo largo del CP1 se observa que se separan en dos grupos, uno conformado por los taxones *P. flavus*, *P. cancrivorus*, *P. lotor* y *Bassaricyon*, y ocupa valores positivos intermedios y altos por la presencia de la epífisis distal de tipo cuadrangular-poco profunda. Por otro lado, el otro grupo lo conforman las especies *B. astutus*, *N. nasua*, *N. narica* y *N. olivacea*, que ocupan valores cercanos a cero y negativos del CP1 por la morfología de la epífisis distal de tipo rectangular-profunda.

En la Figura IV.84 se observa que las especies arborícolas, escansoriales, semi-acuáticos y terrestre-cursoriales están cercanas a otras de la misma categoría, pero sólo las terrestres-cursoriales se disponen en un sector exclusivo del morfoespacio, sin solaparse con ninguna de las otras categorías. Las categorías terrestre-trepador y terrestres-generalistas son grupos con morfologías más diversas que los anteriores.

Ejemplares fósiles: los tres ejemplares analizados se disponen esparcidos en el morfoespacio (Figura IV.83). El ejemplar FMNH P 14342 se encuentra dentro del morfoespacio comprendido por el polígono conformado por los individuos de la especie *Potos flavus*. La morfología de la epífisis distal de este ejemplar fósil se corresponde con una epífisis cuadrangular, es decir con la presencia del surco patelar ancho y márgenes bajos, valle medio superficial y la fosa intercondilea desarrollada. Más allá de esto, como se mencionó previamente, este espécimen podría haber sufrido deformaciones *post mortem* de la epífisis distal, por lo que este resultado debe ser tomado con precaución. El ejemplar MACN-PV 6237 ocupa una posición en el morfoespacio intermedia entre los dos grupos formados por las especies de Procyonidae. Respecto al CP1, el ejemplar MACN-PV 6237 se encuentra sobre valores positivos bajos, por presentar la epífisis distal femoral de profundidad

intermedia y sobre valores negativos bajos en el CP2, reflejando cóndilos más desarrollados y surco patelar levemente dirigido lateralmente. Por último, el ejemplar MACN-PV 4339 (holotipo †*Tetraprothomo argentinus*) se solapa en el morfoespacio con el polígono conformado por los individuos de *N. nasua*, por la presencia de la epífisis distal del fémur relativamente rectangular, es decir con el surco patelar angosto y el valle marcado.

Análisis multivariado de la varianza y comparaciones múltiples

Los resultados del análisis mostraron diferencias significativas entre las categorías de PS y ML definidas *a priori* (*Wilks' lambda* < 0,0001, $p < 0,0001$). Las comparaciones por parejas no muestran diferencias significativas entre cuatro grupos de categorías: entre los arborícolas y terrestre-trepador, arborícolas y escansoriales, arborícolas y terrestre-cursoriales, y escansoriales y terrestre-trepadores. Mientras que sí se observaron diferencias significativas entre taxones terrestre-cursoriales y terrestre-trepadores, y terrestres-cursoriales y escansoriales. No fue posible comparar las categorías semi-acuáticos y terrestres-generalistas por limitaciones metodológicas (bajo *n* muestral) (Tabla IV.47).

Análisis discriminante para preferencia de sustrato y modo locomotor

Las dos primeras funciones discriminantes (FD1: 67,61% y FD2: 12,53) resumieron el 80,14% de la variación total (Tabla IV.48).

En la Figura IV.85 se observa que los taxones terrestres-cursoriales se apartan considerablemente de los demás grupos. Estos taxones se ubican sobre valores positivos de la FD1, por la presencia de epífisis profundas, con el surco patelar angosto y márgenes extendidos cranealmente, valle medio muy cóncavo, cóndilo medial pequeño y epicóndilos reducidos. Por otro lado, sobre valores negativos y cercanos a cero de la FD1 se ubican los especímenes pertenecientes a todas las demás categorías, caracterizados por presentar epífisis poco profundas, surco patelar ancho y epicóndilos extendidos lateralmente. Con respecto a la FD2, se observa que hacia valores negativos altos se hallan taxones arborícolas, con epífisis con el surco patelar levemente más ancho, valle medio superficial, epicóndilos extendidos lateralmente, cóndilos articulares levemente reducidos y surco intercondileo amplio. Mientras que sobre valores positivos de la FD2 las epífisis presentan el surco patelar un poco más comprimido y con el valle ligeramente manifiesto, los epicóndilos no están muy desarrollados, se encuentran dispuestos posteriormente, y el cóndilo medial está

levemente más desarrollado. Sobre estos valores positivos más altos de la FD2 se hallan taxones terrestres-trepadores. En tanto que, los terrestres-generalistas, escansoriales, como así también los semi-acuáticos, se solapan entre sí ocupando valores próximos a cero y bajos tanto positivos como negativos de la FD2.

La matriz de clasificación (Tabla IV.49) muestra una correcta reclasificación del 85,44% de los 158 individuos incluidos en el análisis. Las asignaciones y probabilidades posteriores para los ejemplares fósiles incluidos en este análisis se muestran en la Tabla IV.50. El ejemplar FMNH P 14342 se le asigna la categoría arborícola con precaución debido a la deformación que presenta (*vide supra*), al ejemplar MACN-PV 6237 la categoría terrestre-generalista y al ejemplar MACN-PV 4339 se le asigna la categoría de escansorial.

Análisis de la influencia del tamaño (cs) sobre los cambios de la forma

Considerando la variación total (tanto intraespecífica como interespecífica) los resultados muestran que el tamaño influye de manera considerable a lo largo del CP2 y levemente al tener en cuenta las coordenadas de Procrustes, mientras que a lo largo del CP1 no se observa influencia del tamaño (véase Tabla IV.40).

Por otro lado, al considerar sólo la variación interespecífica en el análisis de la influencia del tamaño, se observa que la forma de la epífisis distal del fémur presenta influencia del tamaño sobre las Coordenadas de Procrustes y CP2, pero el porcentaje que se explica por el tamaño es bajo (menor al observado con la variación total), en especial sobre el CP2 (véase Tabla IV.40).

Análisis de la señal filogenética sobre la forma y tamaño de la epífisis distal del fémur

Se realizaron dos mapeos de la filogenia sobre el ACP (Figura IV.86), en el primero se excluyó el ejemplar MACN-PV 4339 (holotipo de †*Tetraprothomo argentinus*) afín a †*Cyonasua*, mientras que en el segundo mapeo se vuelve a excluir al ejemplar MACN-PV 4339 y además se excluye al ejemplar FMNH P 14342 (†*Cyonasua* sp.) ya que su forma podría estar alterada por deformaciones *post mortem*.

El resultado del primer mapeo muestra la existencia de señal filogenética sobre la forma de la epífisis distal del fémur ($p < 0,0001$).

Con respecto a las familias que presentan más de dos especies analizadas, los Canidae y Ursidae son las que se encuentran agrupadas y apartadas del resto de la muestra sobre el filomorfoespacio, mientras que las demás (Viverridae, Procyonidae y Mustelidae) están dispersas y compartiendo espacios muy cercanos entre ellas. En los Procyonidae actuales, es posible diferenciar dos grupos en el filomorfoespacio, uno de ellos está conformado por *Nasua* + *Nasuella* + *Bassariscus* y el otro por *Potos* + *Bassaricyon* + *Procyon*. Estas agrupaciones presentan poca correspondencia con respecto a la hipótesis filogenética seguida en este trabajo de Tesis Doctoral. †*Cyonasua* se encuentra distanciado del primer grupo (*Nasua* + *Nasuella* + *Bassariscus*), con el cual se relaciona filogenéticamente, y se acerca más al segundo (*Potos* + *Bassaricyon* + *Procyon*) (véase Fig IV.86a).

Los resultados del segundo mapeo muestran nuevamente la existencia de señal filogenética ($p < 0,0001$). El filomorfoespacio se interpreta de la misma manera que el anteriormente analizado, pero en este caso †*Cyonasua* se encuentra en una posición intermedia en el morfoespacio respecto a los dos grupos de Procyonidae; sin embargo, se observa una mayor cercanía al grupo conformado por *Nasua* + *Nasuella* + *Bassariscus*, en concordancia con la hipótesis filogenética seguida en este trabajo (véase Figura IV.86b).

Los resultados de la regresión de la filogenia vs $\log_{10}CS$ para toda la muestra manifiestan la existencia de señal filogenética para el tamaño de la epífisis distal del fémur ($p = 0,0085$)

Reconstrucción de los nodos ancestrales

La reconstrucción de los nodos se realizó teniendo en cuenta la exclusión de los ejemplares MACN-PV 4339 y FMNH P 14342.

En la Figura IV.87 se observa que la forma de la epífisis distal femoral del nodo Procyonidae se asemeja mucho a la forma de los taxones *Procyon*, *Bassaricyon*, en especial *B. medius* y *B. neblina*. La epífisis de *P. flavus* también se asemeja a la forma del nodo ancestral, aunque es menos profunda, ya que el surco patelar está poco extendido cranealmente. Con respecto a la epífisis distal femoral en *N. nasua* y *N. olivacea* se observa que difieren de la del nodo Procyonidae, ya que presentan una epífisis más profunda, extendida cráneo-caudalmente, con márgenes del surco patelar pronunciados, y valle medio bien marcado. La forma de la epífisis de †*Cyonasua* se diferencia de la del nodo Procyonidae

por tener el surco patelar un poco más extendido cranealmente y orientado levemente hacia el lado lateral, además los cóndilos son de mayor tamaño y el surco intercondileo es menos profundo.

IV.2.2.2.3. Morfometría geométrica de la vista distal del astrágalo

Análisis del morfoespacio: los dos primeros componentes explican el 66,4% de la variación total de la muestra. El CP1 resume el 47,66%, mientras que el CP2 lo hace con el 18,7% (Tabla IV.51).

Con respecto a los cambios de forma, en la Figura IV.88 se observa que sobre el CP1 las diferencias más marcadas se dan a nivel de la tróclea astragalar. Hacia los valores positivos del CP1 ambas crestas trocleares son elevadas y el valle es muy profundo. También se observa que el eje principal de la cabeza astragalar está rotado respecto al plano horizontal, formando un ángulo de torsión o rotación de valor cercano a 45°. Este ángulo se mide entre el plano horizontal y el eje de la faceta escafolunar (véase Lessertisseur y Saban, 1967, pág. 925). Esta morfología tan acentuada, la presentan todas las especies de Canidae (terrestres-cursoriales). Por el contrario, sobre valores negativos del CP1 se ubican individuos con una tróclea con márgenes deprimidos, siendo el lateral levemente más alto que el medial, el valle troclear es superficial, la superficie de articulación troclear es reducida, es decir con márgenes estrechos (comprimida latero-medialmente) y baja (margen cráneo-medial escasamente extendido). Además, la cabeza es de tamaño pequeño y el ángulo de torsión es <35°, es decir, que el eje mayor de la cabeza astragalar tiende a ser casi paralelo al plano horizontal. Sobre los valores negativos del CP1 se ubican las especies arborícolas *Nandinia binotata*, *Arctictis binturong* y algunos individuos de *Potos flavus*, los terrestres-trepadores *Procyon cancrivorus* y *P. lotor*, y la especie escansorial *Ailurus fulgens*.

Sobre el CP2 el cambio de forma se da principalmente por la declinación medial del cuello astragalar. Este ángulo está conformado por la intersección del eje de la tróclea (pasa por el valle troclear) y el eje del cuello (véase Lessertisseur y Saban, 1967, pág. 925). Hacia valores positivos la cabeza presenta pequeña a casi nula declinación, el tamaño de la cabeza es considerablemente grande, la tróclea es alta, con ambos márgenes elevados y con un valle troclear profundo. Las especies de la muestra se diferencian levemente a lo largo de este CP2, se puede observar que si bien los individuos pertenecientes a la especie terrestres-

trepadora *P. cancrivorus* ocupan un área amplia en el morfoespacio, son los que llegan a presentar valores positivos más altos.

Por el contrario, hacia valores negativos del CP2, los individuos presentan el cuello astragalar con un ángulo de declinación mayor y una cabeza pequeña, y con un ángulo de rotación cercano a 30°, menor al observado sobre valores positivos del CP1. Además, la tróclea presenta márgenes bajos y valle amplio. El taxón terrestre-generalista *Galictis* y semi-acuático *Lontra longicaudis*, son los que se ubican sobre valores negativos extremos del CP2.

Los Procyonidae se diferencian en dos grupos a lo largo del CP2, por un lado *P. cancrivorus*, *P. lotor* y *Bassariscus astutus* y por otro *Nasua nasua*, *Nasuella olivacea*, *P. flavus* y *Bassaricyon*. *Nasua narica* ocupa una posición intermedia solapándose con los dos grupos antes mencionados. El primer grupo presenta el cuello con poca a nula declinación medial (ángulo de declinación chico), cabeza de tamaño intermedio a grande, y la tróclea relativamente alta, aunque con márgenes de elevación intermedia. El segundo grupo, por el contrario, presenta el cuello con un ángulo de declinación grande y la tróclea con poca superficie de articulación, bordes bajos, valle amplio y la cabeza relativamente pequeña (Figura IV.88).

Preferencia de sustrato y modo locomotor: se observa en la Figura IV.89 que únicamente los individuos terrestres-cursoriales se distancian de manera clara y sin solaparse con las otras categorías, ubicándose sobre valores extremos positivos del CP1, con el tipo morfológico ya mencionados anteriormente que se asocian a estos valores. Las demás categorías se encuentran en el morfoespacio solapadas entre sí. La mayoría de estas categorías toman valores negativos y cercanos a cero del CP1 e intermedios del CP2. Los individuos que conforman las categorías terrestres-trepadores y arborícolas toman valores bastante amplios desde negativos a positivos bajos del CP1.

Ejemplares fósiles: los ejemplares fósiles analizados pertenecientes a †*Cyonasua* y †*Parahyaenodon argentinus* (MACN-PV 8073) se ubican de manera dispersa en el morfoespacio. El ejemplar MACN-PV 6229 se ubicó en el morfoespacio en un área ocupada por el polígono formado por el Procyonidae *P. cancrivorus*, debido a que ambos presentan cabeza grande con leve a nula rotación y sin formar un gran ángulo de declinación medial

del cuello, y los márgenes trocleares están levemente elevados formando un valle astragalar moderadamente amplio. Por otra parte, el ejemplar MMP 5178, se ubica separado de las especies de prociónidos en el morfoespacio y muy cercano a los ejemplares terrestres-cursoriales, tomando valores intermedios a altos positivos del CP1 y entre los valores positivos intermedios del CP2. Su ubicación en el morfoespacio se asocia a una morfología astragalar en donde la cabeza forma un ángulo de rotación considerable alto (mayor al observado en los prociónidos vivos), aunque comparte con el grupo formado por las especies *P. cancrivorus*, *P. lotor* y *B. astutus* que la tróclea es alta, con márgenes y valle relativamente marcados. Por último, los ejemplares MACN-PV 2352 y MACN-PV 8073 (holotipo de †*Parahyaenodon argentinus*) se encuentran muy próximos entre sí en el morfoespacio, ocupando valores positivos bajos del CP1 y positivos altos del CP2. Comparten algunas similitudes morfológicas del astrágalo con las observadas en *P. cancrivorus*, *P. lotor* y *Bassariscus astutus*, aunque a diferencia de esos taxones, ambos ejemplares fósiles presentan la cabeza astragalar con un ángulo de rotación mayor.

Análisis multivariado de la varianza y comparaciones múltiples

Los resultados del MANOVA mostraron diferencias significativas entre las categorías de PS y ML definidas *a priori* (*Wilks' lambda* < 0,0001; *p* < 0,001). Las comparaciones por parejas manifiestan diferencias significativas entre la mayoría de las categorías. Asimismo, se observa que no existen diferencias significativas entre terrestres-generalistas y arborícolas, y entre los terrestres-generalistas y escansoriales. Como ya fuera explicado anteriormente, no fue posible incluir a la categoría semi-acuática en este análisis (Tabla IV.52).

Análisis discriminante para preferencia de sustrato y modo locomotor

Los dos primeros componentes resumen el 90,62% de la variación total, la FD1 el 82,66%, mientras que la FD2 el 7,96% (Tabla IV.53). En la Figura IV.90 se observa que los grupos terrestres-cursoriales, terrestres-generalistas y semi-acuáticos se ubican sobre el morfoespacio sin solaparse con ninguna otra categoría, mientras que los arborícolas, escansoriales y terrestres-trepadores, se solapan entre sí.

A lo largo de la FD1 se separan ampliamente los terrestres-cursoriales de todas las demás categorías, tomando valores positivos y con una morfología caracterizada por

presentar la cabeza astragalar grande con alto grado de torsión ($\geq 45^\circ$), la tróclea presenta el área de articulación desarrollada, márgenes altos y forma un valle muy profundo. Por el contrario, todas las demás categorías se encuentran sobre valores negativos de la FD1, por la presencia de un ángulo de torsión de la cabeza menor ($<45^\circ$), margen medial de la cabeza reducido, la tróclea presenta el área de articulación relativamente más pequeña, con márgenes bajos, principalmente el medial respecto al lateral, y con el valle más amplio.

Sobre valores positivos altos de la FD2 se ubican taxones pertenecientes a las categorías terrestres-generalistas y semi-acuáticas. Todos ellos presentan una cabeza astragalar de circunferencia esferoidal y reducida, la tróclea con su superficie articular reducida (borde distal del margen lateral poco extendido) y márgenes bajos y con altura similar entre ellos. Valores negativos extremos de la FD2 son ocupados por los escansoriales, por presentar la cabeza astragalar relativamente desarrollada y de forma arriñonada (constricción medial), el área de articulación de la tróclea es amplia y de márgenes elevados, siendo el lateral más alto que el medial, y formando un valle medio marcado. Sobre valores negativos intermedios a bajos y positivos bajos de la FD2 se posicionan las demás categorías: escansorial, arborícola y terrestre-trepador. Todas ellas presentan características morfológicas del astrágalo similar a la del consenso del morfoespacio: cabeza astragalar y tróclea de desarrollo intermedio y con el margen lateral levemente más alto que el medial.

De acuerdo con la matriz de clasificación (Tabla IV.54) se reclasificó correctamente el 97,07% de los 135 especímenes incluidos en el análisis. Las asignaciones y sus probabilidades posteriores de los ejemplares fósiles se muestran en la Tabla IV.55. Estos fueron clasificados como: escansorial (MACN-PV 6229), terrestre-trepador (MACN-PV 2352 y MACN-PV 8073 (holotipo de †*Parahyaenodon argentinus*), y semi-acuático (MMP 5178). Cabe destacar que este AD es el único en clasificar al ejemplar MMP 5178 en la categoría semi-acuática. Este ejemplar, tal como se observa en la Figura, presenta valores sobre la FD2 similares también a los de los terrestres-generalistas, y con respecto a la FD1, se posicionó sobre valores positivos intermedios entre los terrestres-cursoriales y demás categorías.

Análisis de la influencia del tamaño (*cs*) sobre los cambios de la forma

Los resultados indican que el tamaño (*cs*) influye significativamente, aunque de manera débil, en la distribución de los individuos teniendo en cuenta sólo a la variación interespecífica. Cuando se considera a la variación total, los resultados indican una débil influencia del tamaño en la distribución de los individuos sobre las coordenadas de Procrustes, pero no así sobre el CP1 y el CP2 (Tabla IV.40).

Análisis de la señal filogenética sobre la forma y tamaño del astrágalo

El mapeo de la filogenia se realizó excluyendo al ejemplar MACN-PV 8073 (holotipo de la especie †*Parahyaenodon argentinus*) afín a †*Cyonasua*.

Los resultados mostraron la existencia de señal filogenética sobre el análisis de la forma de la epífisis distal del fémur ($p < 0,0001$).

En la Figura IV.91 se observa que los Canidae forman un agrupamiento definido y alejado del resto de las familias, mientras que todas las demás se hallan dispersas y solapadas en el filomorfoespacio.

La separación de los miembros de la familia Procyonidae en dos grupos en el filomorfoespacio se asemeja parcialmente a la hipótesis filogenética considerada para este trabajo de Tesis Doctoral. En el filomorfoespacio se observa un grupo conformado por *Procyon* + *Bassariscus*, taxones que también son cercanos filogenéticamente; por otro lado, se observa que las especies de *Bassaricyon* se encuentran muy cercanas a *N. nasua* y *Nasuella*, como se observa en la hipótesis filogenética propuesta para este trabajo de Tesis. Notablemente, *N. narica* se aleja considerablemente de este último grupo (*N. nasua* + *N. olivacea*) y se encuentra más cercano al grupo compuesto por *Procyon* + *Bassaricyon*. †*Cyonasua* se encuentra bastante alejado de los taxones de Procyonidae actuales, sin relacionarse con ningún agrupamiento en particular.

Los resultados de la regresión de la filogenia vs $\log_{10}cs$ manifiestan la existencia de señal filogenética para el tamaño del astrágalo ($p= 0,029$).

Reconstrucción de nodos ancestrales

En la Figura IV.92 se observa que *P. flavus* y *Bassaricyon medius* son muy similares al nodo hipotético ancestral de Procyonidae. *Nasua nasua* presenta la tróclea astragalar con márgenes marcados y el valle medio más profundo. Además, la cabeza astragalar presenta una constricción medial y una forma más globosa sobre el lado lateral respecto a la del nodo hipotético Procyonidae. El astrágalo de la especie *Nasuella olivacea* presenta características semejantes a las de *N. nasua*, aunque la cabeza presenta un ángulo de torsión mayor. *Procyon cancrivorus* se diferencia del nodo hipotético Procyonidae por presentar la tróclea más alta, angosta y con los márgenes y valle muy marcados, además la cabeza presenta un ángulo menor de torsión. †*Cyonasua* se diferencia por presentar una cabeza astragalar más extensa en vista distal y un ángulo de declinación menor al del nodo. El margen medial de la tróclea astragalar de †*Cyonasua* es más elevado que el lateral, aunque este último margen es más bajo que el del nodo hipotético de la familia.

IV.2.3. Estimación del tamaño corporal

Se obtuvieron un total de 63 ecuaciones empleando diversas combinaciones de medidas del esqueleto poscraneal. De estas, se seleccionaron 14 ecuaciones teniendo en cuenta los siguientes criterios: %EP más bajo, valores altos de r y r^2 y ER cercano a 1. Además, se seleccionaron otras ecuaciones que permitieron estimar el tamaño corporal de algunos ejemplares fósiles que no incluían aquellos elementos poscraneales necesarios para emplear las ecuaciones seleccionadas por criterios estadísticos. Las ecuaciones se presentan en la Tabla IV.56, incluyendo aquellas obtenidas y seleccionadas en este trabajo de Tesis Doctoral y otras seis tomadas de la bibliografía (Van Valkenburgh, 1990; Anyonge, 1993; Figueirido *et al.*, 2011).

Como es de esperar, las ecuaciones con mejor ajuste y con un %EP más bajo, son aquellas que se obtuvieron a partir de regresiones múltiples, es decir, las que incluían más de una variable lineal. En términos generales, casi todos los elementos de las extremidades muestran valores de %EP bajos, siendo el más bajo para una ecuación del fémur (11,35), seguido por la tibia (11,85) y la ulna (12,38). El húmero y el astrágalo resultaron en valores de %EP intermedios (~12,5 - 13). Por el contrario, el calcáneo y la escápula son los

estimadores menos fiables; a pesar de eso, no presentan valores de %EP muy altos (~ 15,5-16).

En la Tabla IV.57 se encuentran los resultados de las estimaciones de tamaño corporal para los ejemplares pertenecientes a †*Cyonasua*, †*Tetraprothomo* y †*Parahyaenodon*. Puede observarse que, en algunos casos, más de una ecuación es utilizada para estimar el tamaño corporal de un mismo ejemplar, lo cual permite comparar los resultados obtenidos a partir de diferentes ecuaciones que utilizan medidas relevadas sobre diferentes elementos óseos y con %EP semejante. Esto es posible debido a que algunos ejemplares presentan más de un elemento óseo utilizado para estimar el tamaño corporal.

El rango de masa corporal calculado para †*Cyonasua* es amplio, con valores que van desde 12,6 a 28,5 kg., con un promedio de 19,79 kg. (Véase Tabla IV.57). Los valores más bajos corresponden al ejemplar MACN-PV 2352 (fueron estimados sobre las ecuaciones obtenidas para el astrágalo y el calcáneo) y el valor más alto corresponde al ejemplar MLP 29-X-08-18 (estimado a partir de la ecuación obtenida para la epífisis distal del húmero). Las estimaciones de masa corporal del ejemplar MACN-PV 8073 (holotipo de †*P. argentinus*), arrojan valores similares a los obtenidos para los ejemplares de †*Cyonasua* más pequeños, mientras que la masa corporal estimado para el ejemplar MACN-PV 4339 (holotipo de †*Tetraprothomo argentinus*) se encuentra dentro de los valores más altos del rango de valores obtenidos para †*Cyonasua*.

Los resultados obtenidos a base de las ecuaciones desarrolladas en este trabajo de Tesis Doctoral son semejantes a los obtenidos a partir de las ecuaciones poscraneanas desarrolladas por Anyonge (1993) y Figueirido *et al.* (2011), excepto para el ejemplar MACN-PV 6237 para el que la masa inferida por la ecuación f4 de Anyongue (1993) arrojó valores muy bajos (véase Tabla IV.57, ejemplar †*Cyonasua* sp. n° 7).

La masa corporal estimada a partir de medidas cráneo-dentarias utilizando las ecuaciones de Van Valkenburgh (1990) sólo pudo ser calculada para dos ejemplares fósiles que además de elementos poscraneanos, presentan el cráneo casi completo (véase Tabla IV.57 ejemplar †*Cyonasua* n° 2 y 6). Así, para el ejemplar MACN-PV 8209 se pudo calcular la masa corporal a partir de dos ecuaciones que emplean medidas craneanas: largo total del cráneo (SKL, véase Tabla IV.56 cr2) y largo desde los cóndilos occipitales a la órbita (OOL,

véase Tabla IV.56 cr3); ambos valores obtenidos de estas difirieron levemente de aquellos estimados a base de las medidas poscraneanas. Por su parte, para el ejemplar MLP 04-VI-10-1 fue posible calcular la masa corporal utilizando la ecuación basada en el largo del m1 (véase Tabla IV.56 cr1); la masa obtenida es muy inferior a la calculada a base de medidas poscraneanas (véase Tablas IV.56 y 57) y por tanto se desaconseja el uso de esta ecuación para los Procyonidae.

Análisis de sesgo filogenético sobre la variable tamaño corporal

Ambas pruebas filogenéticas realizadas (análisis de descomposición ortonormal, Ollier *et al.* 2006; prueba de la media C de Abouheif, 1999), resultaron no significativas ($p > 0,05$), por lo que se acepta la hipótesis de ausencia de correlación entre la topología del árbol analizada y las variables estudiadas (véase Apéndice 2). Estos resultados indican que la muestra de taxones actuales empleada para este análisis es lo suficientemente amplia y diversa para obtener los estimadores de tamaño corporal y evitar un posible sesgo dado por la filogenia. Debido a esto, no fue necesaria la aplicación de métodos de corrección filogenética.

Capítulo V

DISCUSIÓN



V. DISCUSIÓN

La morfología del esqueleto apendicular es muy relevante en los Carnivora, como en otros mamíferos, debido a su relación con diversas funciones y comportamientos (*e.g.*, locomoción, búsqueda y captura del alimento, aseo, apareamiento). A su vez, la forma del esqueleto apendicular también está influenciada por otros factores, tales como el tamaño corporal (Iwaniuk *et al.*, 1999; Andersson, 2004b; Polly, 2007; Fabre *et al.*, 2013a) y la historia evolutiva compartida (Felsenstein, 1985; Losos y Miles, 1994).

Si bien algunos autores han sostenido que los Procyonidae poseen un aparato locomotor de morfología generalizada (Ewer, 1986; Larivière, S. 2004a; Nowak, 2005), los resultados de la mayoría de los análisis cuali-cuantitativos realizados en este trabajo de Tesis Doctoral reflejaron la existencia de rasgos morfológicos relacionados con las categorías seleccionadas *a priori* tanto para la preferencia de sustrato y modo locomotor, como para la habilidad de agarre y de excavación.

Tal como muestran los análisis realizados en un amplio contexto comparativo, la morfología del esqueleto apendicular de †*Cyonasua* y taxones afines presenta rasgos que asemejan notablemente a determinados taxones actuales de la familia, así como otras características que resultan ser singulares y semejantes a otros carnívoros no Procyonidae, tales como con los Mustelidae *Gulo gulo*, *Eira barbara* y *Galictis cuja*, y el Mephitidae *Conepatus*. Esta combinación única de caracteres indica una mayor diversidad morfológica pasada para los Procyonidae de América del Sur.

En esta sección se discuten las implicancias morfo-funcionales y ecomorfológicas para los prociónidos fósiles de América del Sur, haciendo foco en tres factores primordiales del estudio paleobiológico (*i.e.*, forma, función y facultad), y el aporte de las mismas en relación con el rol que cumplieron estos prociónidos extintos dentro de las comunidades de mamíferos que habitaron el continente sudamericano.

V.1. Forma, función y facultad

V.1.1. Cintura y miembro anterior de los Procyonidae fósiles sudamericanos

Cintura pectoral y articulación gleno-humeral

La cintura pectoral juega un rol muy importante en la locomoción en relación con los requerimientos funcionales de estabilización de la articulación gleno-humeral y la movilidad escapular (Fischer *et al.*, 2002). Asimismo, presenta características que le permiten una amplia variedad de movimientos, ya que se encuentra relacionada con el esqueleto axial a nivel de la región interescapular mediante un tipo de articulación particular llamada sinsarcosis (lograda exclusivamente por musculatura) y consta de pocos elementos óseos (Lessertisseur y Saban, 1967; Liem *et al.*, 2001; Carrier, *et al.*, 2008; Evans y de Lahunta, 2013).

Diferentes autores han señalado que la forma de la escápula parece estar altamente influenciada por factores adaptativos y locomotores en mamíferos terios (Maynard Smith y Savage, 1956; Lessertisseur y Saban, 1967; Polly, 2007), mientras que otros estudios (Young, 2004; Morgan, 2009) sugieren que la similitud puede estar fuertemente ligada a una historia evolutiva en común.

Debido a que aún no se conocen ejemplares fósiles de †*Cyonasua* y/o taxones afines con escápulas completas, no es posible describir su contorno exacto; no obstante, la extensión del cuello y la forma del margen craneal distal e incisura escapular, nos permiten asemejarla a una forma entre rectangular (como la de *N. nasua*) a levemente redondeada (como la de *P. cancrivorus*), con un cuello relativamente extenso. La presencia de una espina desarrollada y alta en †*Cyonasua* podría estar indicando que el *m. trapezius* habría ocupado un área extensa permitiendo una amplia rotación de la escápula durante la locomoción. Todas estas características fueron asociadas por algunos autores (Maynard Smith y Savage, 1956; Janis y Figueirido, 2014) a una locomoción de tipo cursorial, adaptada a la velocidad.

Como fue expuesto en el Capítulo IV al realizar la reconstrucción muscular, los rasgos de la escápula de †*Cyonasua* permiten inferir que la musculatura asociada habría sido muy desarrollada. Los *mm. supraspinatus* e *infraspinatus*, alojados en fosas de gran tamaño, habrían intervenido en una buena estabilización de la articulación gleno-humeral y de la

sinsarcosis. La inserción del *m. supraspinatus* sobre el aspecto cráneo-proximal del trocánter mayor del húmero ayuda a estabilizar la articulación gleno-humeral, previniendo la posible dislocación de la articulación, especialmente cuando la extremidad está sujeta a fuerzas de compresión durante la locomoción sobre el sustrato, y especialmente al final de la fase de propulsión, durante la retracción máxima del húmero (Argot, 2001). Así, la presencia en †*Cyonasua* de la tuberosidad mayor humeral dirigida cranealmente, más cercana al plano parasagital, y extendida proximalmente (aunque sin sobrepasar el límite dorsal de la superficie de la cabeza humeral), características también presentes en otros carnívoros terrestres no Procyonidae (Taylor, 1974; Evans y de Lahunta, 2013), le habría conferido una articulación gleno-humeral posiblemente más estabilizada que la de los prociónidos actuales, impidiendo el colapso de esta articulación y favoreciendo el aumento del brazo de palanca para la acción del *m. supraspinatus*, todo lo cual favorece el movimiento del miembro en el plano parasagital.

La presencia en †*Cyonasua* (MLP 04-VI-10-1) de un acromion robusto, con su *processus hamatus* orientado levemente en dirección craneal y una cresta deltoidea ligeramente desarrollada, refleja que el *m. deltoideus* habría tenido una gran potencia para la protrusión y la abducción del húmero, tal como ocurre en otros grupos de mamíferos (*e.g.*, Taylor, 1974; McEvoy, 1982; Argot, 2001; Sargis, 2002a). A su vez, este accionar se habría visto beneficiado por el gran desarrollo del *m. supraspinatus*. El desarrollo de las crestas deltoideas preservadas en algunos ejemplares (*e.g.*, MACN-PV 2914 †*Cyonasua* sp.), permite inferir que este músculo habría sido relativamente fuerte. Estas características morfológicas del acromion también fueron observadas en los ejemplares de los taxones *Nasua nasua*, *Potos flavus* y *Bassaricyon*, coincidiendo con la función que tienen estos músculos durante la acción de trepar verticalmente, en la cual los miembros deben ubicarse rodeando el sustrato al final de la fase de descanso y durante la propulsión, y en donde la musculatura flexora del hombro resiste y adelanta el peso del cuerpo (Cartmill, 1985; Argot, 2001).

A partir de la reconstrucción muscular realizada, puede inferirse que el *m. subscapularis* habría tenido un importante desarrollo, lo que habría favorecido aún más a la estabilidad gleno-humeral y a la adducción del húmero. Este músculo habría tenido un desarrollo posiblemente mayor al que presenta *Nasua nasua*, y de acuerdo con lo observado

en otros mamíferos por Maynard Smith y Savage (1956), en †*Cyonasua* habría cumplido un rol importante en la estabilización de la articulación del hombro, reteniendo la cabeza humeral en la cavidad glenoidea para resistir no sólo el estrés ocasionado al trepar, sino también al momento de excavar. El área de inserción del *m. subscapularis* sobre la tuberosidad menor en †*Cyonasua* es amplia, pero tal tuberosidad no se encuentra medialmente dirigida como se observó en todos los prociénidos actuales. Esto estaría indicando un brazo de palanca corto para la acción de este músculo, disminuyendo la ventaja mecánica en lo que refiere a la aducción humeral, tal como ocurre en algunas tupayas (Sargis, 2002a). La tuberosidad menor expandida medialmente se observó en todos los taxones actuales, y altamente pronunciada en los taxones arborícolas (*Potos flavus*, *Bassaricyon*) en donde incrementa el brazo de palanca para la aducción (rotación medial del húmero) y desplaza el miembro cranealmente durante la flexión de la articulación gleno-humeral. De acuerdo con Argot (2001) y Sargis (2002a), todas estas funciones, relacionadas a la expansión medial de la tuberosidad menor, son compatibles con la locomoción sobre sustratos arbóreos.

La forma de la cabeza humeral y de la fosa glenoidea de †*Cyonasua* presenta rasgos únicos comparada con los taxones de prociénidos actuales sudamericanos. Las características observadas en †*Cyonasua* fueron analizadas en otros mamíferos con hábitos cursoriales (véase, Taylor, 1974; Wang, 1993; Gebo y Sargis, 1994; Argot, 2001; Sargis, 2002a; Argot y Babot, 2011), y podrían estar indicando una restricción del movimiento durante la flexión-extensión del miembro anterior en el plano parasagital. El vértice craneal de la cavidad glenoidea distalmente extendido, compone un obstáculo óseo que ayuda a prevenir la dislocación de la articulación gleno-humeral en posturas muy flexionadas, rasgo observado en mamíferos que tienen una cantidad limitada de rotación escapular (Roberts, 1974), resultando en una articulación gleno-humeral más estable. Por otro lado, los prociénidos actuales presentan una cabeza humeral con la superficie casi esférica (taxones arborícolas *Potos* y *Bassaricyon*) a algo menos convexa (especies escansoriales *Nasua nasua* y *Nasuella olivacea*, y terrestres-trepadoras *Procyon cancrivorus*), lo cual permitiría un amplio rango de movimientos de rotación en todas las direcciones, según lo observado por Argot (2001) para marsupiales didélfidos.

La dirección medial del *processus coracoideus* habría permitido que el *m. coracobrachialis* cumpla una función vinculada con la estabilización de la articulación, manteniendo el húmero en su posición, y colaborando con la sujeción al sustrato, como se ha analizado para otros mamíferos (Davis, 1964; Taylor, 1974; Sargis, 2002a; Ercoli *et al.*, 2014). En †*Cyonasua*, como también en *N. nasua*, el *processus coracoideus* se encuentra dirigido medialmente de forma más pronunciada que en el resto de los prociónidos. Posiblemente este músculo colabore en la estabilización de la articulación gleno-humeral ante demandas mecánicas durante por ejemplo la excavación y la manipulación del alimento.

Articulación del codo (articulación húmero-ulnar y húmero-radial)

La epífisis distal del húmero forma parte del complejo articular del codo, encargado de transferir fuerzas entre el estilopodio y el zeugopodio, proporcionando estabilidad y al mismo tiempo movilidad (Jenkins, 1973; Andersson, 2004a). Esta articulación no sólo involucra la flexión-extensión, sino también movimientos de pronación-supinación, en donde el radio gira medio-lateralmente alrededor de la ulna, permitiendo que en algunos casos la palma de la mano se oriente medialmente (semi-supinación), e incluso dorsalmente (supinación) (Andersson, 2004b; Fabre *et al.*, 2013b). El movimiento de supinación está presente, en mayor o menor grado, en todos los prociónidos actuales (McClearn, 1992; Wilson y Mittermeier, 2009).

La forma de la epífisis distal del húmero en †*Cyonasua* presenta algunas diferencias entre los especímenes analizados. Los resultados de los análisis cuali-cuantitativos reflejaron estas diferencias, principalmente vinculadas con la profundidad del cóndilo humeral, en donde se reconocieron morfologías asociadas a una forma de tipo cuadrangular (cóndilo profundo, comprimido latero-medialmente) o a una forma algo más rectangular (cóndilo poco profundo y más extendido latero-medialmente). En general, los resultados de ambos tipos de análisis fueron coincidentes.

La morfología de tipo rectangular provee una superficie amplia y poco profunda, que facilita el movimiento de rotación de la ulna y permite la supinación del autopodio (Taylor, 1974). Este movimiento de supinación se vería un poco restringido en aquellos ejemplares de †*Cyonasua* que presentan este tipo morfológico, debido a que la superficie del *capitulum* es poco convexa. Además, tanto los ejemplares fósiles, como todos los prociónidos

sudamericanos actuales (excepto *Potos flavus*) presentan el borde lateral del cóndilo (labio lateral) levemente más alto que el borde dorsal del capítulo. De acuerdo con análisis realizados en otros mamíferos (Argot, 2001; Sargis, 2002a; Argot y Babot, 2011), este borde lateral expandido en †*Cyonasua* le habría ayudado a estabilizar la articulación durante la flexión, limitando el movimiento lateral del radio. La superficie articular de la tróclea humeral de menor tamaño respecto a la que ocupa el *capitulum*, y la presencia de un margen medial en †*Cyonasua* estaría indicando que éste podría haber tenido algún grado de libertad en movimientos de pronación-supinación, como lo observado en otros taxones de Carnivora (Taylor, 1974) o Rodentia (Candela y Picasso, 2008). Por otro lado, en aquellos ejemplares que poseen cóndilos humerales de tipo cuadrangular, los movimientos de supinación-pronación del zeugopodio se verían más restringidos, con un incremento en la estabilidad de la articulación del codo, asociado a mayor transferencia de fuerzas, y restricciones a los movimientos por fuera del plano parasagital; tal como ocurre en otros mamíferos (Jenkins, 1973; Taylor, 1974; Sargis, 2002a; Andersson, 2004a; Candela y Picasso, 2008).

La fosa olecraneana profunda ha sido relacionada con una mayor extensión del zeugopodio durante la locomoción terrestre (Taylor, 1974; Sargis, 2002a). De acuerdo con esto último, †*Cyonasua* habría presentado un amplio rango de extensión del zeugopodio, aunque sin llegar a alcanzar el logrado en *Procyon cancrivorus*, la especie mejor adaptada a la locomoción en tierra entre todos los Procyonidae actuales. En contraste, en las demás especies sudamericanas de la familia, la fosa olecraneana es más superficial, reflejando una extensión relativamente incompleta del zeugopodio y, probablemente, menor estabilidad asociada con una articulación del codo relativamente móvil y una postura frecuentemente flexionada. Esta última característica ha sido asociada a especies arborícolas (Candela y Picasso, 2008).

El entepicóndilo provee el área para el origen de la mayoría de los músculos flexores del autopodio, comprometidos principalmente durante la locomoción sobre los árboles, como también en relación con otras funciones del miembro anterior (e.g., excavar). De acuerdo con Argot (2001), la extensión medial del entepicóndilo permite realizar inferencias con respecto a la habilidad de agarre (*grasping ability*) del autopodio. Sin embargo, Fabre *et al.* (2013b) encuentran rasgos asociados al radio para esta habilidad; y proponen que la forma del húmero y la ulna parecen estar más influenciada por la transferencia de fuerzas. El uso

de las extremidades para asir o sujetar un elemento (*e.g.*, alimento) es muy común entre los Carnívora, especialmente en aquellos que llevan una vida arbórea (Fabre *et al.*, 2013b). El entepicóndilo de †*Cyonasua* estaría indicando un buen desarrollo de los músculos flexores, probablemente mayor al observado en *P. cancrivorus*. Sin embargo, este rasgo podría no estar asociado estrictamente con la habilidad de agarre (“*grasping ability*”, HA), dado que en el análisis discriminante (AD) respectivo, el ejemplar MLP 04-VI-10-1 resultó poseer HA pobremente desarrollada, y el desarrollo del entepicóndilo no fue una de las variables más influyentes en dicho análisis.

La leve orientación caudal del entepicóndilo, y la profunda fosa olecraneana en asociación con una mayor profundidad de la tróclea humeral en †*Cyonasua*, estarían reflejando una cierta restricción de los movimientos al plano parasagital, sugiriendo una tendencia al hábito terrestre similar o algo menor a la de *Procyon*. Estos rasgos encuentran su máxima expresión en mamíferos cursoriales (Wang, 1993), y se ha propuesto que este desplazamiento posterior del entepicóndilo (y su acortamiento) reduciría el torque ejercido por los mm. flexores en la articulación del codo, al ubicar a estos últimos caudalmente a la articulación de la tróclea con el zeugopodio (Jenkins, 1973). Estos rasgos observados en †*Cyonasua* han sido asociados con una postura plantígrada en otros carnívoros (Ginsburg, 1961).

La forma de la escotadura semilunar, relativamente amplia y somera, de †*Cyonasua* estaría indicando un rango relativamente amplio para los movimientos de extensión a este nivel; aunque, como se ha mencionado anteriormente, otras características (*e.g.*, fosa olecraneana profunda, extensión de la tróclea humeral, borde lateral del cóndilo articular levemente extendido proximalmente, entepicóndilo ligeramente inclinado posteriormente) son acordes con una articulación del codo estabilizada. Las diferencias en las formas de las escotaduras semilunares, y su relación con la función y los diferentes hábitos han sido analizada en otros taxones de mamíferos (Taylor, 1974; Argot, 2001; Argot, 2003). Entre los Procyonidae actuales analizados se observó que las escotaduras amplias están presentes en *Potos flavus*, *Bassaricyon* y *Nasua nasua*, de hábitos arborícolas o escansoriales.

El proceso anconeal de forma asimétrica, como se observa en †*Cyonasua*, permitiría aumentar el contacto con la cara lateral y caudal del cóndilo humeral, evitando que la ulna

se dirija medialmente en los movimientos de supinación, tal como ocurre en otros mamíferos (Taylor, 1974, Argot, 2003). De esta manera, la asimetría del proceso anconeal en †*Cyonasua* habría ayudado aún más a la estabilización de la articulación del codo cuando el zeugopodio está extendido.

El olécranon representa el brazo interno de palanca del *m. triceps brachii* que se encuentra involucrado en los movimientos de extensión del zeugopodio (Evans y de Lahunta, 2013), como también en la estabilización del codo cuando el individuo se encuentra de pie (sin movimiento, soportando el peso corporal; Fisher *et al.*, 2009). Un olécranon corto, como el que presenta †*Cyonasua*, es frecuente entre las formas terrestres-cursoriales, como así también en las demás categorías con hábitos trepadores (arborícolas, escansoriales y terrestres-trepadores). Por otro lado, las especies con hábitos cavadores (*e.g.*, *Nasua*, *Nasuella*, *Meles*, *Conepatus*) presentan el olécranon bien extendido proximalmente, vinculado con una mayor acción del *m. triceps brachii* durante la extensión del zeugopodio y el autopodio de la extremidad anterior. Esto se debe al aumento de la extensión del brazo interno de palanca que favorece la fuerza por sobre la velocidad (Maynard Smith y Savage, 1956; Van Valkenburgh, 1987; Vizcaíno *et al.*, 2003; Elissamburu y Vizcaíno, 2004). En particular, el olécranon de las especies terrestres-cursoriales está dirigido caudalmente, maximizando el brazo de palanca cuando la articulación del codo está extendida; mientras que en la mayoría de las especies trepadoras, el olécranon presenta una inclinación craneal, que maximiza el brazo de palanca del *m. triceps brachii* cuando la articulación del codo se encuentra flexionada (Van Valkenburgh, 1987). En †*Cyonasua* no hay tal inclinación del olécranon, sino que éste se desarrolla siguiendo el eje principal de la diáfisis ulnar, asemejándose en este sentido a *P. cancrivorus*. De esta manera, la máxima fuerza producida por el *m. triceps brachii* ocurre cuando la articulación del codo se encuentra a 90° (semi-flexión).

En términos numéricos, †*Cyonasua* obtuvo valores del índice de habilidad fosorial (IFA) cercanos a los de *Nasua*. Esto podría asociarse con un brazo de palanca relativamente fuerte. A su vez, la reconstrucción muscular sugirió un gran desarrollo del *m. triceps brachii*. Esta combinación de rasgos en †*Cyonasua* podría estar relacionada con una postura semi-flexionada de la articulación del codo, sin llegar a posiciones muy agazapadas como en taxones de hábitos arborícolas (*e.g.*, *Potos*, *Bassaricyon*) pero probablemente un poco más

flexionada que las posturas de *Procyon* (en las cuales este músculo ayuda al soporte del cuerpo en la fase propulsiva de la locomoción terrestre, tal como se ha estudiado en otros mamíferos, *e.g.* Taylor, 1974; McClearn, 1992; Argot, 2001). Además, el *m. triceps brachii* le habría conferido una fuerza mayor con respecto a la ejercida en *Procyon*, pero sin llegar a la que presenta *Nasua*.

El olécranon también está relacionado con el desarrollo del *m. anconeus*, un extensor del zeugopodio de palanca interna corta y estabilizador del codo (Fisher *et al.*, 2009; Evans y de Lahunta, 2013). Como ya ha sido mencionado previamente (véase Cap. IV.1.2.1), este músculo se origina sobre el aspecto caudal de la cresta lateral del húmero y se inserta en la superficie lateral del olécranon. De acuerdo con Argot (2001), el *m. anconeus* inicia la extensión del zeugopodio, pero en especies trepadoras también ayudaría a la estabilización de la articulación del codo durante las posturas flexionadas, en donde las porciones distales del miembro anterior presionan medialmente sobre el sustrato arbóreo. El desarrollo intermedio de la cresta supracondilar lateral de †*Cyonasua*, y los resultados de la reconstrucción muscular, estarían indicando que el *m. anconeus* habría tenido una buena participación tanto en la extensión del zeugopodio como en la estabilización de la articulación del codo, posiblemente de un modo mayor o similar al observado en *P. cancrivorus*.

Adicionalmente, la cresta supracondilar lateral se encuentra relacionada con el origen de un músculo flexor del zeugopodio y varios extensores del carpo y dígitos. El músculo más proximal que se origina sobre esta cresta es el *m. brachioradialis*, que se inserta en el margen medial de la epífisis distal del radio y participa no sólo de la flexión, sino también de la supinación del zeugopodio (Argot, 2001; Polly, 2007; Fisher *et al.*, 2009; Evans y de Lahunta, 2013). Esta última función es acompañada con el accionar del *m. abductor digiti I longus*, originado desde el aspecto lateral de la diáfisis ulnar (Argot, 2001; Fisher *et al.*, 2009). En una posición pronada del miembro anterior, las fibras musculares del *m. brachioradialis* corren oblicuamente de lateral a medial; cuando sus fibras se contraen, ayuda a girar el radio lateralmente, y con ello la palma de la mano queda orientada medialmente. En esta posición (semi-supinada) es donde este músculo presenta su mayor acción en la flexión del zeugopodio (Argot, 2001). La ventaja mecánica del *m. brachioradialis* para la flexión del codo se incrementaría con el aumento en la extensión

próximo-distal de la cresta supracondilar lateral (Argot, 2001). En este sentido, las características observadas en la mayoría de los ejemplares de †*Cyonasua* (cresta supracondilar lateral extendida próximo-distalmente, superficie de origen del *m. brachioradialis* extendida medialmente, fosa profunda sobre el aspecto lateral de la diáfisis ulnar para el origen del *m. abductor digiti I longus*), le habrían conferido fuerza tanto para la flexión del zeugopodio como para la supinación.

Es interesante remarcar que el desarrollo del *m. brachioradialis* está directamente relacionado con la actividad de trepado, debido a que durante esta acción el zeugopodio y el autopodio se encuentran en la posición semi-supinada, rodeando el sustrato, y la contracción del músculo ayuda a mover el cuerpo cuando el individuo está ascendiendo, o a estabilizarlo, cuando se encuentra en descenso (Argot, 2001). Así, en formas con hábitos trepadores, la cresta supracondilar lateral tiene buen desarrollo, como se observa en varios prociénidos, incluido †*Cyonasua*. Por el contrario, en especies cursoriales como muchos Canidae, la cresta supracondilar es considerablemente estrecha y el *m. brachioradialis* está reducido o ausente (Fisher *et al.*, 2009; Evans y de Lahunta, 2013), en relación con la nula supinación y flexibilidad de sus miembros anteriores (de Souza *et al.*, 2015).

Ulna y radio

El borde caudal de la diáfisis ulnar recto a levemente convexo (en vista latero-medial) en †*Cyonasua*, es similar al observado en la especie terrestre-trepadora *Procyon cancrivorus*, como así también a muchos otros taxones con hábitos terrestres (Taylor, 1974; Argot y Babot, 2010), e incluso arborícolas (Fabre *et al.*, 2013). Se considera que este último rasgo en taxones arborícolas facilitaría la transmisión de la carga de compresión y probablemente se relacione con la importancia de la ulna en la transferencia de carga y en la estabilidad del miembro anterior (Fabre *et al.*, 2013). Pero a diferencia de *P. cancrivorus*, la diáfisis ulnar de †*Cyonasua* es más corta y robusta, lo que probablemente esté asociado con la resistencia a tensiones a expensas de la reducción de la eficiencia de la locomoción, tal como ocurre en otros Carnivora (Martín-Serra *et al.*, 2014, 2016).

La ligera concavidad de la cara medial de la diáfisis ulnar en †*Cyonasua* refleja que habría presentado buen desarrollo de músculos como el *m. flexor digitorum profundus* y *flexor carpi ulnaris*. Estos músculos cumplen un rol importante en la flexión del autopodio

tanto en animales cavadores como se observa en *N. nasua* y *N. olivacea* como durante la manipulación del alimento (agarre). Asimismo, †*Cyonasua* presenta surcos sobre los aspectos laterales y mediales de la diáfisis, más profundos que algunos prociénidos vivientes (e.g., *P. cancrivorus*, *Bassaricyon*), que corresponden a las entesis de orígenes e inserciones de fuertes músculos extensores y flexores del carpo y dígitos (e.g., *mm. extensor digiti I et II*, *flexor digitorum profundus caput ulnare*) relacionados posiblemente con un uso activo de estos músculos para la realización de una amplia variedad de movimientos del autopodio.

El desarrollo y localización (más proximal o distal) de la superficie de origen del *m. pronator quadratus* se relaciona con la movilidad del autopodio (Argot, 2002; Toledo *et al.*, 2013). Este músculo mantiene la integridad del zeugopodio cerca del carpo, y a la ulna estrechamente relacionada con el radio, ya que las fuerzas impuestas sobre esta región móvil pueden dislocarlo (Argot, 2001). †*Cyonasua* presenta una amplia superficie de origen para el *m. pronator quadratus* que se dispone distalmente sobre la diáfisis ulnar. Esto podría estar asociado a una relación fuerte entre los elementos del zeugopodio para resistir tensiones, y a su vez con una ventaja para la movilidad del autopodio, que podría adoptar posiciones desde pronada a semi-supinada.

La epífisis distal de la ulna con un proceso estiloides robustecido en †*Cyonasua* indica que habría demandas mecánicas relativamente altas entre el carpiano ulnar y la ulna. La forma de la faceta distal ulnar para la articulación con el radio (*circumferentia articularis*) está relacionada con la capacidad de rotación de este último entre una posición pronada a semi-supinada o supinada. En †*Cyonasua* se observa que esta faceta se encuentra levemente extendida en dirección craneal, lo que habría permitido algún grado de rotación del radio respecto a la ulna, consiguiendo una posición semi-supinada del autopodio; tal como fue observado en otros Carnivora (Taylor, 1974).

La cabeza del radio articula tanto con el *capitulum* como con la escotadura radial de la ulna, y está fuertemente ligada a la función de pronación-supinación (Argot, 2001; Fabre *et al.*, 2013). Tanto la forma de la cabeza radial como la de la escotadura radial en †*Cyonasua* se asemeja a la observada en *P. cancrivorus*, que presenta buen rango de supinación (e.g., semi-supinación) y con habilidad de agarre intermedia (véase Fabre *et al.*, 2013). Pero a diferencia de *P. cancrivorus*, †*Cyonasua* presenta el borde lateral de la cabeza radial

extendido que le habría conferido mayor estabilidad a la articulación del codo durante la flexión, tal como ocurre en otros mamíferos (Szalay y Dagosto, 1980; Argot, 2001). Con respecto a esto último, †*Cyonasua* se asemeja a *N. nasua*, en el cual una cierta inmovilidad estaría en concomitancia con los requerimientos de la excavación.

La forma que presenta la superficie articular distal del radio y el desarrollo del proceso estiloides fue analizado previamente en otros mamíferos (Argot, 2001; Martín-Serra *et al.*, 2014). Las características observadas en la superficie articular distal del radio en †*Cyonasua* (forma piriforme, mayormente extendida latero-medialmente) se asocian con buenas capacidades de flexión y extensión de la muñeca, aunque posiblemente la amplitud de movimientos de abducción-aducción estaría restringida. El desarrollo del proceso estiloides le podría estar confiriendo estabilidad a la articulación de la muñeca, mientras que la superficie distal dispuesta de manera perpendicular al eje de la diáfisis del radio podría estar asociada a una pobre habilidad de agarre en †*Cyonasua*, tal como fuera analizado en otros Carnivora (Fabre *et al.*, 2013, 2017).

La epífisis distal del radio de †*Cyonasua* es robusta y presenta surcos prominentes dorsales por donde corren fuertes tendones de varios músculos, de medial a lateral: *m. abductor digiti I longus*, *m. extensor carpi radialis longus et brevis*, *m. extensor digiti I et II*, *extensor digitorum lateralis* y *m. extensor carpi ulnaris*. Estas características probablemente estén indicando que †*Cyonasua* habría recibido fuerzas de tensión relativamente altas producidas en dirección próximo-distal, tal como fue notado de manera similar en la epífisis distal de la ulna. A su vez, estos músculos extensores habrían tenido una fuerza semejante, aunque de acción antagónica, a la de los flexores del autopodio.

Autopodio

En lo que respecta al autopodio anterior de †*Cyonasua*, si bien se han preservado escasos elementos, se pudo observar que se corresponde a una extremidad robusta y corta, en proporción a los elementos del estilopodio y zeugopodio del miembro anterior y a elementos comparables de Procyonidae actuales. Esto podría estar relacionado con demandas mecánicas relativamente altas sobre el autopodio, como fue observado en otros mamíferos con hábitos fosoriales (Lessertisseur y Saban, 1967; Hildebrand, 1985; Polly, 2007; Morgan y Verzi, 2011; Moore *et al.*, 2013), con un desarrollo bastante importante de

la musculatura flexora del carpo (*m. flexor carpi ulnaris*) y de los dígitos (*m. flexor digitorum profundus*).

El acortamiento general de todos los metacarpianos que presenta †*Cyonasua* se corresponde con el observado en formas plantígradas y se asocia a una pobre habilidad de agarre (Ginsburg, 1961; Argot, 2003). La extensión de la faceta proximal del metacarpiano I de †*Cyonasua* podría estar indicando un buen rango de flexión-extensión.

V.1.1.1. Integración de los análisis multivariados del miembro anterior

La utilización de variables lineales y geométricas (*landmarks* y *semilandmarks*) para la realización de los estudios ecomorfológicos ha permitido cuantificar la diversidad morfológica de la muestra de Carnivora utilizada y detectar patrones vinculados con las diferentes categorías ecológicas. Si bien los resultados de las comparaciones entre parejas (*pairwise*) y del AD por PS y ML, manifestaron que existen diferencias significativas entre las categorías analizadas, se observó que en muchos de los análisis (*e.g.*, ACP miembro anterior; AD) las categorías arborícola y escansorial se superpusieron de manera considerable. Esto podría estar ligado al hecho de que el miembro anterior y la cintura pectoral no proporcionan suficiente información para separar esas categorías debido a la presencia de características intermedias (Samuels *et al.*, 2013). Es importante remarcar que en estudios similares realizados previamente en otros mamíferos, se han obtenido resultados semejantes (*e.g.*, Ercoli *et al.*, 2012).

La integración de lo previamente discutido con los análisis multivariados (Cap. IV.2.), permite alcanzar una comprensión bastante exhaustiva de la morfología de los taxones extintos analizados y las potenciales capacidades funcionales de la cintura y miembro anterior.

El miembro anterior de †*Cyonasua* poseía articulaciones fuertes y bastante estabilizadas, capacidad de supinación moderada (semi-supinación), y una postura algo más flexionada que la de *Procyon*. Aun teniendo en cuenta su morfología particular, †*Cyonasua* presentó semejanzas con los vivientes *Procyon* y *Nasua*, que se reflejan tanto en las reconstrucciones musculares como en los análisis cualitativos multivariados. Además, el ACP también mostró semejanzas morfológicas especialmente con el Mustelidae *Gulo gulo*, una especie que presenta hábitos terrestre-trepadores y tamaño corporal relativamente

grande, con valores incluidos en el rango calculado para †*Cyonasua*. Esta similitud resulta interesante ya que las características del miembro anterior de †*Cyonasua* estarían reflejando una transferencia de carga entre el estilopodio y el zeugopodio considerablemente elevada, estabilidad y a la vez cierta ventaja en la amplitud de movimientos.

De lo anterior puede inferirse que †*Cyonasua* habría sido una forma terrestre con capacidad para trepar (categorías terrestre-generalista a terrestre-trepador) con pobre habilidad de agarre y sin especialización para cavar. A pesar de no poseer características propias o exclusivas estrechamente relacionadas al hábito escansorial y/o arborícola, los elementos del miembro anterior relativamente robustos en †*Cyonasua*, sugieren áreas con superficies considerables para la unión de músculos extensores y flexores, cuyo desarrollo está relacionado con la locomoción arbórea o el uso activo del autopodio anterior, tal como se ha analizado en otros mamíferos (Davis, 1964; Fleagle, 1998; Evans y de Lahunta, 2013).

Con respecto a la habilidad de agarre, resulta interesante destacar que la pobre habilidad de agarre inferida para †*Cyonasua* no implicaría incapacidad para trepar, dado que dentro de los prociónidos vivientes existen formas trepadoras con valores similares en este rasgo (e.g. *Nasua*; Fabre *et al.*, 2013).

V.1.2. Cintura y miembro posterior de los Procyonidae fósiles sudamericanos

Cintura pélvica y articulación coxo-femoral

La forma de la cintura pélvica está fuertemente asociada tanto con la masa corporal, como con la locomoción (Maynard Smith y Savage, 1956; Polly, 2007). Las diferencias más marcadas entre los diferentes taxones de Procyonidae actuales y fósiles se dan a nivel de la forma del ala ilíaca, la relación angular entre el ilion y el isquion, la extensión caudal del isquion y el margen dorsal del acetábulo.

Sobre la superficie lateral del ilion se origina una serie de músculos pertenecientes al grupo glúteo (*mm. gluteus superficialis, medium et profundus*) que se insertan sobre el trocánter mayor del fémur. Estos músculos ejercen una poderosa acción en la extensión del fémur, ayudan a la estabilización de la articulación coxo-femoral cuando uno de sus miembros se encuentra en fase de recuperación, y debido a su corto brazo de palanca, están

asociados a movimientos de velocidad (Maynard Smith y Savage, 1956; Taylor, 1976; Argot, 2002). †*Cyonasua* presenta el ala ilíaca con una fosa glútea profunda y un cuerpo ilíaco robusto. Esto sugiere un desarrollo notable de los músculos pertenecientes al grupo glúteo, y en consecuencia, buena extensión femoral, estabilización coxo-femoral y ventaja mecánica para la realización de movimientos rápidos, importantes en la locomoción terrestre. Además, la inflexión lateral del ala ilíaca permite un desarrollo mayor del área de inserción de músculos axiales sobre el borde cráneo-medial, que habrían favorecido los movimientos laterales de la cintura pélvica, tal como fue observado en otros mamíferos por algunos autores (Maynard Smith y Savage, 1956; Evans y de Lahunta, 2013).

En todos los Procyonidae estudiados, el trocánter mayor no sobrepasa el borde proximal de la cabeza femoral. Esta característica, observada en otros mamíferos (Maynard Smith y Savage, 1956; Taylor, 1976; Sargis, 2002b), permite una amplia movilidad de la articulación coxo-femoral y disminuye la ventaja mecánica de los músculos que componen el grupo glúteo. En este contexto, se observaron diferencias entre prociónidos a nivel de la extensión distal de la entesis de inserción de los músculos glúteos sobre el aspecto lateral del trocánter mayor. Esta superficie de inserción, en particular el área de inserción del *m. gluteus superficialis*, se extiende distalmente en †*Cyonasua*, así como en *P. cancrivorus*, *N. nasua* y *N. olivacea*. Esta extensión distal sobre el aspecto lateral del fémur probablemente esté relacionada con un aumento de la función de los m. glúteos en la abducción femoral. Además, las reconstrucciones musculares realizadas permitieron inferir que †*Cyonasua* habría poseído el *m. gluteofemoralis* insertándose sobre el aspecto lateral de la diáfisis femoral, distalmente al trocánter mayor. Este músculo se encuentra en todos los Procyonidae, excepto en *Procyon* (según Fisher *et al.*, 2008 y las observaciones obtenidas durante las disecciones realizadas), y según Ercoli (2015), la presencia del *m. gluteofemoralis* representa una plesiomorfía de Musteloidea (Mustelidae + Procyonidae), revertida en el nodo *Procyon*. Más allá de las implicancias filogenéticas, este músculo tiene una función principal en la abducción y rotación del fémur, y su ausencia o reducción independiente en diversos taxones de Carnivora (*e.g.*, Canidae, Hyaenidae, algunos Mustelidae; Fisher *et al.*, 2008) se relaciona con una locomoción de tipo generalista o cursorial, donde no se realizan rápidos cambios de dirección durante la carrera y la cola no es usada como un órgano de balance (Ercoli, 2015). Otro músculo relacionado con la función

de abducir el miembro es el *m. piriformis*, que se inserta en el borde más proximal del trocánter mayor. Por consiguiente, las características recién discutidas, combinadas con la disposición lateral del trocánter mayor del fémur respecto de la cabeza femoral, permiten inferir que †*Cyonasua* habría tenido un brazo de palanca aumentado para los músculos abductores del miembro posterior.

El complejo muscular isquio-tibial está conformado por los músculos *biceps femoris*, *semitendinosus*, *semimembranosus*, *gracilis* y *adductor magnus* que se originan sobre el borde dorso-caudal y ventral del isquion y se insertan en el fémur y la tibia. Son los encargados de extender el fémur, adducir la articulación coxo-femoral y flexionar la articulación de la rodilla, favoreciendo los movimientos que requieren fuerza y que son consecuentemente más lentos (Maynard Smith y Savage, 1956; Fisher *et al.*, 2008; Evans y de Lahunta, 2013). La forma y la orientación de la tuberosidad isquiática se relacionan con el desarrollo de los *mm. biceps femoris*, *semitendinosus* y *semimembranosus*, y con la variación postural, especialmente en relación con la abducción del miembro posterior (Taylor, 1976; Jenkins y Camazine, 1977); en particular, el desarrollo de los *mm. biceps femoris* y *semimembranosus* han sido asociados con el hábito cursorial en carnívoros (Taylor, 1976). Por otro lado, Jenkins y Camazine (1977) observan que la tuberosidad isquiática desarrollada y orientada lateralmente en *Procyon* se relaciona con un aumento del rango de abducción del fémur, acompañado también por características presentes en la cabeza femoral y el acetábulo. Así, la orientación lateral y desarrollo de la tuberosidad isquiática que presenta †*Cyonasua* habría favorecido el accionar de los músculos *mm. biceps femoris* y *semimembranosus* durante la extensión del fémur, la flexión de la articulación de la rodilla y la abducción del miembro posterior, todas estas funciones mayormente relacionadas a una locomoción terrestre.

La extensión caudal del isquion puede estar asociada a la ventaja mecánica de los músculos que componen el complejo isquio-tibial. El extenso isquion observado en †*Cyonasua*, como así también en *P. cancrivorus*, causa un alargamiento del brazo interno de palanca de los músculos isquio-tibiales, asociado probablemente a una mayor ventaja de la extensión del fémur, y a una propulsión poderosa durante la locomoción terrestre, de forma semejante a lo observado por Sargis (2002b) en algunos taxones de mamíferos.

La forma del acetábulo no varía entre los taxones de Procyonidae examinados, pero se observan diferencias a nivel de la extensión lateral del borde dorsal del mismo, las cuales modifican su orientación de lateral a latero-ventral. El borde dorsal del acetábulo extendido lateralmente en †*Cyonasua* habría restringido la abducción hasta un cierto grado, aunque probablemente haya sido semejante o menos limitada que la que presentan las especies *P. cancrivorus*, *N. nasua* y *N. olivacea*, algo analizado para otros taxones incluyendo *Procyon* (Jenkins y Camazine, 1977; Argot, 2002). En contraste, los taxones arborícolas *Potos* y *Bassaricyon* presentan este borde dorsal ligeramente cóncavo, otorgándoles amplios movimientos de la articulación coxo-femoral.

Otro aspecto importante a analizar en relación con la articulación coxo-femoral, es la forma que presenta la cabeza del fémur. En †*Cyonasua*, la cabeza femoral grande con superficie articular relativamente convexa, extendida lateralmente sobre el cuello femoral, y la disposición postero-medial de la *fovea capitis*, se asocian con la posesión de un amplio rango de movimientos de abducción del fémur y a su vez, están vinculados a movimientos necesarios durante el acto de trepar, de acuerdo con estudios realizados en otros mamíferos (*e.g.*, Jenkins y Camazine, 1977; Sargis, 2002b). El ángulo que forma el cuello femoral con respecto al eje diafisial tiende a casi recto en †*Cyonasua* comparado con ángulos mayores en los prociónidos actuales; esto habría favorecido cierta abducción del miembro, rasgo también observado en otros mamíferos (*e.g.*, Jenkins y Camazine, 1977; Fleagle y Meldrum, 1988; White, 1993).

Sobre la espina isquiática se origina el *m. coccygeus* encargado de diversos movimientos de la cola, que contribuyen fuertemente a la estabilización durante la locomoción en sustratos irregulares; un aumento relativo de la espina puede estar relacionado con el desarrollo de este músculo (Argot, 2003; Ercoli *et al.*, 2013). †*Cyonasua* presenta un desarrollo pobre de la espina isquiática, similar al de *N. nasua* y *P. cancrivorus*, en los cuales la cola es usada como órgano de balance y soporte (en menor medida en *Procyon*; McClearn, 1992). Si bien sólo es posible realizar interpretaciones preliminares para †*Cyonasua* sin un estudio detallado del eje axial, es probable que también hubiera utilizado la cola de la misma manera. Es interesante observar que entre los prociónidos actuales, los taxones arborícolas (*P. flavus* y *Bassaricyon*) presentan la espina isquiática más desarrollada,

en concordancia con la necesidad de mayor estabilidad al momento de la locomoción sobre sustratos arbóreos o, en el caso de *P. flavus* para suspenderse (cola prensil; McClearn, 1992).

Sobre el trocánter menor del fémur se inserta el *m. iliopsoas*, un flexor de la articulación coxo-femoral y rotador externo del fémur, que se origina en las vértebras lumbares, primera sacra y el ilion (Fisher *et al.*, 2008; Evans y de Lahunta, 2013). †*Cyonasua* presenta un buen desarrollo del trocánter menor, en posición relativamente caudal. Estas características indican que la rotación del fémur no habría sido muy marcada, ya que la función del *m. iliopsoas*, principalmente flexor de la articulación coxo-femoral, se habría visto disminuida. Esto se relaciona con una restricción de los movimientos de los miembros posteriores al plano parasagital y con hábitos terrestres, tal como fuera observado en otros mamíferos (Taylor, 1976; Szalay y Sargis, 2001; Candela y Picasso, 2008). La mayoría de los prociónidos sudamericanos vivientes mostraron gran desarrollo del trocánter menor dirigido medialmente, particularmente acentuado en los taxones arborícolas (*Potos* y *Bassaricyon*), y menos en el terrestre-trepador *P. cancrivorus*, coincidiendo con lo previamente discutido.

Los resultados derivados del cálculo del índice IETmF, en donde se mide la distancia desde este trocánter al margen proximal de la cabeza del fémur, resultaron poco concluyentes a la hora de discutir interpretaciones funcionales. †*Cyonasua* se ubicó entre taxones trepadores como *Nasua*, *P. flavus*, *Arctictis binturong* y *G. gulo* y el terrestre-generalista *Galictis*, los cuales despliegan una amplia variedad de movimientos (véase Wilson y Mittermeier, 2009); además, es posible que los valores de este índice sean afectados por el gran desarrollo de cabeza femoral. Otros resultados obtenidos a partir del ACP morfogeométrico de la forma del fémur, muestran que en †*Cyonasua* el trocánter menor está relativamente más alejado respecto a la cabeza, de forma semejante a lo observado en *N. nasua*; esta condición contrasta con la de las formas arborícolas, cuyo trocánter menor cercano a la cabeza femoral sugiere una rápida flexión del fémur (Argot, 2002), y también con las formas cursoriales (*e.g.*, Canidae) en donde cumple la misma función.

La gran extensión y profundidad de la fosa trocantérica en †*Cyonasua* sugieren buen desarrollo de músculos que se insertan en la misma (*mm. obturator externus*, *obturator internus* y *gemelli*) y se encargan de rotar lateralmente la articulación coxo-femoral e impedir

el movimiento medial del fémur. Esto habría contribuido a una mayor estabilización de la articulación coxo-femoral ante la abducción de los miembros posteriores. Además, un buen desarrollo de la fosa trocantérica ha sido asociado en otros mamíferos a un incremento de la masa muscular asociado con el mayor tamaño corporal (Álvarez *et al.*, 2013), lo cual resulta esperable en †*Cyonasua*, cuya masa corporal era bastante más grande que la de los prociénidos actuales.

Diáfisis femoral

La diáfisis femoral de †*Cyonasua* es relativamente robusta, como así lo reflejan los resultados del índice de robustez femoral (IRF). La diáfisis es cóncava medial y caudo-distalmente, posiblemente en relación a un importante desarrollo de los músculos que se localizan a ese nivel (*e.g.*, *m. quadriceps*, *mm. adductores*). La robustez femoral de †*Cyonasua* estaría indicando resistencia a las fuerzas de tensión o cargas mecánicas generadas sobre el eje por potentes músculos y el soporte de la masa corporal. Es interesante observar que los valores obtenidos por este índice en †*Cyonasua* fueron semejantes a los de *Nasua*, *Nasuella*, *Meles meles* y *Conepatus*, los cuales presentan especializaciones para cavar. Si bien el miembro posterior puede no estar estrechamente ligado a especializaciones marcadas relacionadas con el hábito de excavar (Polly, 2007; Samuels *et al.*, 2013), posiblemente la robustez femoral, puede reflejar cierto rol en el soporte y en la estabilización corporal ante las demandas producidas por el miembro anterior durante el ciclo de excavación y en aumentar la ventaja mecánica de la extremidad anterior (Rose *et al.*, 2014). En contraste, los resultados obtenidos en este trabajo de Tesis, como los conseguidos por Samuels *et al.* (2013), arrojaron valores bajos de IRF (fémures gráciles) para los taxones cursoriales, lo cual se relacionaría con la presencia de inserciones musculares más proximales (*e.g.*, cintura pélvica), y el desarrollo de vientres musculares proximales a las articulaciones.

Articulación de la rodilla

Los dos morfotipos descriptos sobre las epífisis distales de los fémures de los ejemplares de prociénidos fósiles de América del Sur sugieren algunas cuestiones funcionales y del tipo locomotor importantes a tener en cuenta (véase Argot, 2002; Sargis, 2002b; Polly, 2007; Candela y Picasso, 2008; Argot y Babot, 2011). A su vez, las

observaciones cualitativas coinciden con los resultados alcanzados mediante la aplicación del índice IPCMF (que mide la profundidad del cóndilo femoral medial respecto del ancho de la epífisis distal), y del análisis morfo-geométrico realizado sobre la epífisis distal del fémur. El morfotipo rectangular representado en algunos ejemplares de †*Cyonasua* (MMP 5178, MPH P 0122) y en †*Tetraprothomo*, se relaciona con epífisis profundas, estables, con la presencia de un aumento del momento de la fuerza ejercida sobre el tendón del músculo *m. quadriceps femoris*, y en consecuencia, con una poderosa extensión de la rodilla; características que fueron asociadas a movimientos eficaces durante la locomoción terrestre cursorial y saltatoria. A su vez, este morfotipo presenta asimetría de los cóndilos muy acentuada en †*Cyonasua*, con el cóndilo medial mayor que el lateral. Esto último puede relacionarse con la transmisión diferencial de cargas, produciéndose la carga mayor sobre el cóndilo más desarrollado; y a una mayor estabilidad de la rodilla. Análogamente, el morfotipo rectangular también fue observado en prociónidos escansoriales tales como *N. nasua* y *N. olivacea*, posiblemente relacionado con el hábito de excavar, en donde una postura más estabilizada de la rodilla le confiere mayor resistencia ante las demandas mecánicas ocasionadas cuando cavan con sus miembros anteriores (e.g., Quaipe, 1978).

Por otro lado, los morfotipos cuadrangulares fueron observados en los demás ejemplares de †*Cyonasua* (MACN-PV 6237, MACN-PV 8209, FMNH P 14342) relacionándose con posturas más flexionadas de la rodilla, menores esfuerzos de tensión, mayor libertad en los movimientos, y con una locomoción más lenta. Estas características se relacionaron con una locomoción arbórea, en donde la fuerza de propulsión es menor que en la terrestre, como fue observado en otros carnívoros (Taylor, 1976). Este tipo morfológico se observó también en la mayoría de los prociónidos actuales, presentándose de forma más acentuada en la especie arborícola *P. flavus*.

En la epífisis proximal de la tibia de †*Cyonasua*, las facetas de articulación con los cóndilos femorales no se encuentran al mismo nivel (faceta medial más distal respecto a la lateral). Esto podría estar relacionado con una mayor extensión distal del cóndilo femoral medial respecto al lateral, que de acuerdo con Argot (2002) se relacionaría con una mayor estabilidad de la articulación de la rodilla. Estas características se observaron en la mayoría de los taxones de prociónidos actuales, sin embargo, en *P. flavus* las dos facetas se

encuentran casi al mismo nivel. Esta asimetría probablemente esté relacionada con un aumento de tensión generada en concordancia con la mayor masa corporal de †*Cyonasua*.

La tibia de †*Cyonasua* presenta una tuberosidad anterior extendida cranealmente de manera marcada, que se relaciona con un aumento del brazo de palanca para el *m. quadriceps femoris*. Los tubérculos intercondilares están elevados en †*Cyonasua*, como también en *P. cancrivorus*, *N. nasua* y *N. olivacea*. En este sentido, †*Cyonasua* habría tenido una articulación de la rodilla estable, ya que esta característica morfológica restringe la rotación lateral entre tibia y fémur, como se ha señalado para otros mamíferos (Argot, 2002).

Diáfisis tibial

Análisis realizados para otros mamíferos han destacado la gran importancia de la tibia en el apoyo y propulsión durante la locomoción (Elissamburu y Vizcaíno, 2004). En este sentido, la robustez de la diáfisis tibial de †*Cyonasua* estaría indicando que este hueso habría sido capaz de resistir cargas mecánicas relativamente altas, en relación con el mayor tamaño corporal de este taxón comparado con otros prociónidos. La diáfisis tibial de †*Cyonasua* presenta una acentuada curvatura lateral y escasamente separada de la fibula (espacio interóseo estrecho). Esto sugiere un espacio reducido para el desarrollo del *m. flexor digitorum lateralis*, y en consecuencia una disminución de la función de flexión plantar del autopodio. Por el contrario, otros rasgos morfológicos de †*Cyonasua* podrían relacionarse con un buen desarrollo del *m. tibialis cranialis* (*i.e.*, curvatura de la diáfisis tibial, concavidad cráneo-proximal del origen de este músculo, superficie cráneo-distal de la diáfisis tibial amplia y cóncava por donde pasa el tendón de inserción). Este músculo interviene tanto en la flexión del tobillo como en la rotación interna del autopodio (inversión), funciones importantes para la locomoción arbórea. Además, la curvatura de la diáfisis tibial también estaría relacionada con el desarrollo de músculos extensores del estilopodio y flexores de la rodilla, tal como señala Argot (2002) para didélfidos. En consecuencia, el importante desarrollo de la cresta tibial observado en †*Cyonasua* habría mejorado la ventaja mecánica de dichos músculos flexores de la rodilla, como así también brindado mayor superficie de origen para el *m. tibialis cranialis*.

El cálculo del índice crural (IC) permite evaluar el grado de especialización del miembro posterior a la marcha veloz (Howell, 1944; Fleagle, 1979; Vizcaíno y Milne, 2002;

Vizcaíno *et al.*, 2016). Así, los valores bajos del IC que se obtuvieron para †*Cyonasua* estarían indicando que las habilidades locomotoras de su miembro posterior estarían relacionadas a la fuerza más que a la velocidad.

La morfología de la faceta distal fibular para la articulación con la tibia y el astrágalo, que presenta en †*Cyonasua* una superficie desnivelada similar a la de *Procyon*, sugiere cierta restricción de la movilidad a ese nivel, y una mayor estabilidad con respecto a otros taxones trepadores; esta morfología ha sido relacionada con la locomoción en sustratos irregulares (Barnett y Napier, 1953).

Epífisis distal de la tibia y articulación cruro-astragalar (tobillo)

En términos generales, se ha demostrado que la morfología del tobillo presenta buena correlación con diferentes tipos locomotores, con la postura del pie (*e.g.*, plantigradía, semi-plantigradía, digitigradía) y particularmente con el grado de flexión y de inversión-eversión del pie (véase, Taylor, 1970, 1976; Jenkins y McClearn, 1984; McClearn, 1992; Carrano, 1997; Polly, 2007; Liu *et al.*, 2015).

El maléolo medial de la tibia de †*Cyonasua* presenta surcos angostos pero profundos, similares a los de *Procyon*, que sugieren el paso de fuertes tendones de inserción de los músculos flexores de la articulación astrágalo-tibial e inversores del autopodio (*mm. flexor digitorum medialis, flex. dig. lateralis, tibialis caudalis*). En este sentido, en otros prociónidos como *P. flavus*, *Bassaricyon*, *N. nasua* y *N. olivacea*, los surcos son más amplios, indicando un mayor desarrollo de estos tendones. Tanto el maléolo medial de la tibia como el maléolo lateral de la fibula se relacionan estrechamente con la articulación del tobillo, la cual involucra principalmente movimientos de tipo “bisagra” en el plano sagital del zeugopodio (flexión y extensión) entre la tibia y la tróclea astragalar (Davis, 1964; Jenkins y McClearn, 1984). †*Cyonasua* presenta el maléolo medial distalmente extendido posiblemente limitando los movimientos al plano parasagital y dando mayor estabilidad durante la flexión y extensión del autopodio, como se ha observado en otros mamíferos (Sargis, 2002b).

La extensión distal del maléolo medial muchas veces no es un indicador estricto de la posibilidad de inversión del pie, sino que para comprender este complejo morfo-funcional

es necesario evaluar también otras estructuras vinculadas a la movilidad del tobillo, como la tróclea astragalar, cuya morfología se corresponde fuertemente con la de la superficie articular distal de la tibia. Varios autores (Ginsburg, 1961; Taylor, 1976; Carrano, 1997; Polly, 2007; Candela y Picasso, 2008) han sugerido que la forma de estas estructuras tiene consecuencias funcionales en varios mamíferos analizados a nivel de la movilidad no sólo para la flexión-extensión, sino también para movimientos latero-mediales (inversión-eversión). Trócleas con márgenes altos y valles profundos limitan la movilidad a la flexión-extensión del autopodio por sobre la inversión o eversión plantar, estas características se asocian con animales cursoriales, cuya morfología provee mayor estabilidad del tobillo para movimientos en el plano parasagital. La tróclea astragalar y la faceta distal tibial relativamente somera de †*Cyonasua* estarían indicando que la movilidad en esta región no se habría limitado sólo a la flexión-extensión plantar, sino que también le habría permitido cierta movilidad de inversión-eversión plantar. Este último tipo de movimiento sobre la articulación cruro-astragalar habría estado especialmente favorecida en el ejemplar MACN-PV 6229 cuyos márgenes trocleares son muy bajos y el lateral es mayor respecto al medial.

Como se mencionó previamente, la morfología del astrágalo y del calcáneo está también implicada en la postura del autopodio durante el apoyo sobre el sustrato (Ginsburg, 1961; Carrano, 1997). Algunas características asociadas por Ginsburg (1961) y Carrano (1997) a una postura del pie plantígrada (*e.g.*, cuello astragalar relativamente corto, ángulo agudo de torsión de la cabeza astragalar, forma alongada del navicular, disposición de las facetas articulares del calcáneo, ver más abajo) están presentes en el autopodio de †*Cyonasua* y †*Parahyaenodon*. Es interesante destacar que el ejemplar MMP 5178 presentó mayor grado de torsión de la cabeza astragalar, característica que fue observada en otros mamíferos por Carrano (1977) y asociada a una postura más bien digitígrada.

El calcáneo posee un papel muy importante como brazo interno de palanca para los músculos *gastrocnemius*, *soleus* y el *flexor digitorum superficialis*. Estos se fijan al extremo libre del tubérculo del calcáneo por medio del tendón común (tendón de Aquiles) y permiten una fuerte flexión plantar y el empuje hacia adelante del cuerpo en la locomoción cuando el pie está afirmado sobre el sustrato (Carrano, 1997; Bassarova *et al.*, 2009; Evans y de Lahunta, 2013).

Considerando el pie como un sistema de palancas, los metatarsianos actuarían como brazo de momento de salida, el tubérculo del calcáneo (talón calcáneo) como brazo de entrada, y la articulación del tobillo como centro de rotación (*fulcrum*) (Maynard Smith y Savage, 1956; Hildebrand, 1985; Carrano, 1997; Vizcaíno *et al.*, 2016). Así, el autopodio de †*Parahyaenodon* sugiere que habría sido efectivo para una marcha de tipo plantígrada, relacionada con movimientos de mayor potencia (fuerza) y menos velocidad.

Adicionalmente, tanto en †*Parahyaenodon* como en †*Cyonasua*, el tubérculo del calcáneo muestra una leve inclinación plantar, semejante a la *P. cancrivorus*, sugiriendo que la acción muscular máxima de los extensores del autopodio se produce cuando este último se encuentra en postura semi-plantígrada, que se da durante la fase de propulsión en la locomoción terrestre.

De acuerdo con resultados cuali y cuantitativos (índice femoral epicondilar, IFE, y reconstrucciones musculares), †*Cyonasua*, †*Tetraprothomo* y †*Parahyaenodon* habrían presentado un desarrollo importante de los músculos asociados a los epicóndilos femorales (*m. gastrocnemius* y *m. flexor digitorum superficialis*), lo que habrían favorecido un empuje fuerte durante las primeras fases de la locomoción terrestre.

Articulación astrágalo-calcánea (subtalar)

La articulación subtalar corresponde a la articulación del tobillo inferior, donde contactan las facetas ventrales del astrágalo con las dorsales del calcáneo (Davis, 1964). Esta articulación implica movimientos vinculados a la inversión del pie necesarios al momento de trepar a los árboles (Davis, 1964; Jenkins y McClearn, 1984). La forma de las facetas astragalares y calcáneas ha sido ampliamente estudiada en diferentes taxones de Carnivora como también en otros mamíferos (*e.g.*, Ginsburg, 1961; Jenkins y McClearn, 1984; Youlatos, 2003; Heinrich y Houde, 2006; Polly, 2007; Polly y Mcleod, 2008; Bassarova *et al.*, 2009). El desarrollo proximal de la faceta articular talámica, respecto al largo del tubérculo del calcáneo sobre el cual se inserta el tendón común (tendón de Aquiles), manifiesta cierta correspondencia funcional. Una faceta articular talámica relativamente larga proximalmente ofrece una superficie más apta para la movilidad de la articulación del tobillo inferior, sugiriendo habilidades para trepar árboles; mientras que una forma más cuadrada (corta y ancha) sugiere movimientos reducidos de inversión-eversión y

proporciona estabilidad subtalar necesaria durante los desplazamientos terrestres. Por otro lado, un tubérculo del calcáneo relativamente largo produce un aumento del brazo de palanca de la musculatura flexora de la planta del pie (*mm. gastrocnemius, soleus, flexor digitorum superficialis*) mejorando así la función del autopodio en relación con hábitos cursoriales (Youlatos, 2003). Tanto en †*Cyonasua* como en †*Parahyaenodon*, algunas características de estas facetas de la articulación inferior del tobillo están indicando un cierto rango de inversión, posiblemente similar o levemente mayor al conseguido por *P. cancrivorus* (postura parcialmente invertida del autopodio para trepar, McClearn, 1992), sin llegar al grado de inversión conseguido por otros prociónidos (*e.g., Potos, Nasua, Bassaricyon y Bassariscus*; véase Trapp, 1972; Jenkins y McClearn, 1984). Esta movilidad algo restringida se debe a que las facetas articulares subtalares en los prociónidos fósiles analizados no se encuentran muy extendidas, de manera que estarían impidiendo que el calcáneo tenga un amplio deslizamiento respecto al astrágalo. En lo que concierne a la relación entre la faceta articular talámica y la longitud del tubérculo del calcáneo, †*Cyonasua* y †*Parahyaenodon* habrían presentado una movilidad del tobillo inferior más bien restringida, estabilizada y relacionada mayormente con un incremento del brazo de palanca para la flexión plantar, vinculada con desplazamientos sobre el suelo.

Articulación tarsal transversal (calcánea-cuboidea / astrágalo-navicular)

La articulación tarsal transversal involucra movimientos rotacionales (abducción-aducción, flexión-extensión) entre la faceta de articulación de la cabeza astragalar y el navicular (central); como también de deslizamiento entre la faceta distal del calcáneo y el cuboides (central) (Davis, 1964; Taylor, 1976; Jenkins y McClearn, 1984).

Los rasgos asociados a la cabeza y cuello astragalar en †*Cyonasua* y †*Parahyaenodon* (*i.e.* cabeza ovalada, alto grado de torsión y poco de inclinación, gran robustez del cuello) les habrían permitido un rango relativamente amplio de movimientos principalmente asociados a la flexión-extensión y secundariamente a la inversión del pie, asemejándose al grado de movilidad que tiene *P. cancrivorus*. En contraste, las características observadas en los demás prociónidos actuales (*i.e.* cabeza muy convexa, bajo grado de torsión pero alto grado de inclinación medial, cuellos largos y estrechos)

sudamericanos otorgan mayor rango de movilidad, fuera del plano parasagital, para esta articulación (Jenkins y McClearn, 1984; McClearn, 1992).

La orientación del plano de articulación distal del calcáneo con el cuboide varía entre transversal al plano sagital en †*Cyonasua*, hasta levemente dirigida medialmente, como puede observarse en †*Parahyaenodon*. La primera condición también se observa en *P. cancrivorus*, aunque esta especie presenta cierta variación, habiendo especímenes que presentan una leve inclinación medial. En cualquier caso, en estos tres taxones la inclinación medial de esta carilla articular nunca alcanza el grado observado en los demás prociónidos vivientes, en donde la carilla además de orientarse medialmente, también lo hace dorsalmente, condición que ha sido relacionada en otros mamíferos con una capacidad pronunciada de inversión del autopodio (Gebo, 1987). En este contexto, puede interpretarse que, si bien todos los prociónidos tienen cierta capacidad de inversión del autopodio posterior, †*Cyonasua* y †*Parahyaenodon* habrían tenido una inversión del pie relativamente restringida, tal como observara McClearn (1992) para *Procyon*.

Otros aspectos morfo-funcionales del miembro posterior

Por el proceso troclear lateral del calcáneo corren tendones de músculos encargados de la eversión-inversión del pie y también de la flexión plantar del tobillo; y a su vez, sobre su aspecto ventral se origina en muchos carnívoros el *m. quadratus plantae*, un músculo que flexiona la articulación metatarso-falangeal e interfalangeal de todos los dedos del pie (e.g. Fisher *et al.*, 2008; Evans y de Lahunta, 2013; para el caso de Procyonidae ver más abajo). Una extensión lateral del proceso troclear ha sido relacionada con el desarrollo de los músculos encargados de la inversión-eversión del pie, que a su vez otorgan mayor movilidad en su rotación, empleada activamente en taxones arborícolas (Godinot y Prasad, 1994; Candela y Picasso, 2008). En †*Cyonasua* este proceso troclear lateral tiene escaso desarrollo comparado con la mayoría de los prociónidos actuales, sugiriendo poco desarrollo de los músculos correspondientes, aunque es mayor que en *P. cancrivorus*. En †*Parahyaenodon* este proceso troclear es menor, asemejándose más a *P. cancrivorus*. Resulta interesante aclarar en este punto, que a diferencia de otros Carnívora (e.g., *Ailuropoda melanoleuca*, Davis 1965; *Ailurus fulgens*, Fisher *et al.*, 2008; *Canis familiaris*; Evans y de Lahunta, 2013), en *Nasua nasua* y *Procyon cancrivorus* el *m. quadratus plantae* no se origina de la superficie

plantar de este proceso troclear. Dado que lo mismo se infiere para las reconstrucciones musculares de †*Cyonasua* y †*Parahyaenodon*, el desarrollo relativo de este proceso no brinda información sobre el desarrollo de este músculo en estos taxones.

Por otro lado, la posición relativa de este proceso ha sido vinculada por algunos autores (Heinrich y Rose, 1997; Rose y Chinnery, 2004) con diferencias de hábito: proceso troclear más proximal en formas arborícolas y más distales en formas terrestres. Si bien las diferencias observadas en †*Cyonasua* y †*Parahyaenodon* fueron relativamente sutiles, este rasgo se asemeja más a la condición de formas terrestres como *P. cancrivorus*.

V.1.2.1. Integración de los análisis sobre el miembro posterior

Los elementos óseos correspondientes a la cintura pélvica y miembro posterior de †*Cyonasua* y especies afines son fuertes y sugieren la asociación con una musculatura poderosa que le habría conferido estabilidad a las articulaciones y al mismo tiempo soporte para su elevada masa corporal. Si bien algunas características morfológicas están asociadas con movimientos restringidos al plano parasagital, muchas otras se vincularon con la obtención de un gran rango de abducción del fémur, capacidad relacionada a movimientos y posturas necesarias para el acto de trepar o una marcha terrestre generalista, no especializada a la velocidad.

†*Cyonasua* habría tenido poderosos músculos glúteos asociados a movimientos de velocidad, y a la vez fuertes músculos correspondientes al complejo isquio-tibial, que le habrían conferido potencia relacionada con movimientos más lentos. Muchos autores han relacionado estas particularidades tanto con hábitos terrestres (Maynard Smith y Savage, 1956; Taylor, 1976; Argot, 2002; Sargis, 2002b) como fosoriales (Samuels y Van Valkenburgh, 2008).

La gran mayoría de los resultados obtenidos en los análisis cuantitativos (*e.g.*, ACP del miembro posterior, ACP de la forma caudal del fémur, índice crural-IC, índice de robustez tibial- IRT) han asociado a los prociénidos fósiles con *Nasua* y *Meles meles*, que presentan hábitos escansoriales y fosoriales. La robustez de sus miembros podría estar marcando la importancia de la musculatura asociada para resistir la tendencia del cuerpo a ser empujado hacia atrás al momento de cavar. Esto último también se ve reflejado en la

articulación de la rodilla; en particular, en el ACP para la forma de la epífisis distal femoral, †*Tetraprothomo* se asemejó en su morfología a *N. nasua*, así como a *N. narica* y *N. olivacea*, quienes presentan epífisis distales más profundas que ayudan a estabilizar la articulación ante esfuerzos mecánicos. Por su parte, en general †*Cyonasua* presentó epífisis menos estables que estos últimos, pero más que el resto de los prociónidos sudamericanos.

En cuanto al movimiento de la articulación del tobillo, se observó que muchas características presentes en la articulación cruro-astragalar indican estabilidad y no sólo movimientos de flexión-extensión, sino también ligeras capacidades de inversión y eversión. Por otra parte, los movimientos de las articulaciones subtalares y tarsales transversales de inversión-eversión se habrían encontrado más bien restringidos, asemejándose a los hallados en *P. cancrivorus*, un trepador no especializado. La fuerte musculatura asociada al miembro posterior de †*Cyonasua* y especies afines habría favorecido movimientos de flexión-extensión e inversión-eversión sobre el autopodio. El pie de †*Cyonasua*, con sus metatarsianos y falanges relativamente cortos y robustos, presenta una conformación intermedia entre las de los vivientes *Nasua* y *Procyon*, probablemente vinculada a un apoyo del miembro plantígrado a semi-plantígrado.

De acuerdo con todo lo previamente discutido, el miembro posterior de †*Cyonasua* y especies afines presenta características asociadas a una locomoción terrestre y hábitos ambulatorios no cursoriales, pero con capacidades para desarrollar amplios movimientos (abducción femoral, inversión el pie) vinculadas con habilidades para trepar. Esto concuerda con los resultados de los análisis cuantitativos realizados, que ubican mayormente a †*Cyonasua* en la categoría de generalista con cierta capacidad de trepar.

V.1.3. Influencia de la estructura filogenética y el tamaño sobre la morfología

Desde una perspectiva anatómica, la variación morfológica del esqueleto poscraneano refleja tanto los hábitos locomotores y preferencias de sustrato (Hildebrand, 1988; Polly, 2007) como la historia evolutiva compartida (Felsenstein, 1985; Losos y Miles, 1994). Bajo este último aspecto, muchos de los análisis realizados en este trabajo de Tesis Doctoral sobre la variación morfológica se han llevado a cabo teniendo en cuenta un contexto

filogenético. Esto ha permitido observar que, si bien existe cierta inercia filogenética sobre la totalidad de la muestra analizada de Carnivora, esta fue relativamente baja. La familia Procyonidae mostró una amplia diversidad morfológica en los análisis constituyendo diferentes agrupaciones morfológicas de acuerdo a la forma analizada, distribuyéndose en muchos de los análisis de manera coincidente con las hipótesis morfológicas planteadas por Baskin (2004) y Decker y Wozencraft (1991). En particular se observó que para la forma del cóndilo humeral, †*Cyonasua* se aproximó a taxones no estrechamente relacionados filogenéticamente de la familia; en cambio, en los análisis de la forma de elementos del miembro posterior se acercó a *Nasua*, su taxón hermano.

La particular combinación de rasgos morfológicos de †*Cyonasua* se reflejó en su posición en los diversos análisis realizados; en general, se ubica en zonas del morfoespacio periféricas con respecto a las ocupadas por sus parientes vivientes, más allá de su cercanía filogenética con algunos de ellos.

En general, la variable tamaño mostró señal filogenética en los análisis morfogeométricos, estando aparentemente relacionada con las evidentes diferencias de tamaño existentes entre algunas de las familias analizadas (*e.g.*, mayores tamaños en Canidae y Ursidae, con respecto a los Musteloidea). En este sentido, resultaría interesante plantear para futuros estudios un análisis enfocado en los Musteloidea que permita evaluar la estructura filogenética de diversos estimadores de tamaño corporal.

Con respecto a la influencia del tamaño sobre los cambios morfológicos analizados, en general la proporción de cambio explicado por tamaño, aun siendo estadísticamente significativa, resultó muy baja (<5,5% de la variación total). El análisis separado de la variación asociada con los primeros componentes principales indicó que el CP1, vinculado a la mayor proporción de variación morfométrica, no estuvo significativamente influido por el tamaño; el PC2 mostró asociación significativa con el tamaño de baja a moderada (<35%), vinculada a una proporción menor de la variación total.

V.2. Masa corporal

En este trabajo de Tesis Doctoral se obtuvieron por primera vez estimaciones de masa corporal para prociénidos fósiles sudamericanos sobre la base de elementos del esqueleto poscraneano, y utilizando una muestra de carnívoros con una muy buena representación de prociénidos vivientes.

Si bien todas las ecuaciones calculadas arrojaron valores bajos de %EP y mostraron un ajuste relativamente bueno (*i.e.* mayor precisión), las mejores ecuaciones para la estimación de tamaño corporal fueron aquellas procedentes de medidas del fémur y la tibia, respecto a otros elementos óseos como los pertenecientes al zeugopodio anterior. Esto se encuentra en concordancia con lo sugerido por varios autores para otros miembros del orden Carnivora (*e.g.*, Anyonge, 1993; Egi, 2001; Soibelzon y Tarantini, 2009; Figueirido *et al.*, 2011; Toledo *et al.*, 2014). Esto podría corresponderse con el hecho de que el miembro posterior además de estar relacionado con la locomoción, está mayormente influenciado por las tensiones relacionadas con el estrés que genera el peso del cuerpo sobre el individuo. Por su parte, el miembro anterior se encuentra mayormente ligado a numerosas funciones en los Carnivora, como por ejemplo, el trepar, excavar, agarrar y manipular el alimento, la defensa en interacciones agonísticas, etc.; Taylor, 1974; Lynch, 2012).

Es de resaltar que, las estimaciones de masa corporal obtenidas a partir de las ecuaciones desarrolladas en este trabajo de Tesis Doctoral resultaron semejantes a las obtenidas a partir de ecuaciones que utilizan medidas poscraneanas planteadas por Anyonge (1993) y Figueirido *et al.* (2011) (véase Tabla IV.55)

Por otra parte, los valores de masas corporales obtenidos a través de la ecuación planteada por Van Valkenburgh (1990) que utiliza como variable independiente el largo del primer molar inferior (ecuación cr1 Tabla IV.54) resultaron muy por debajo de los valores obtenidos a partir de las ecuaciones desarrolladas en este trabajo de Tesis Doctoral, probablemente debido a que las dimensiones de los molares estarían más bien influenciadas por la dieta (Van Valkenburgh, 1989; Meiri *et al.*, 2005; Soibelzon y Tarantini, 2009). Estos resultados se condicen con las estimaciones de masas obtenidas por autores previos (3 a 13 kg), utilizando esta misma ecuación (*e.g.*, Prevosti y Soibelzon, 2012; Prevosti *et al.*, 2013),

o a través de aproximaciones dimensionales (*e.g.*, Soibelzon y Prevosti, 2007). Esto no es sorprendente, ya que las ecuaciones de Van Valkenburgh (1990) muestran altos valores de %EP y la muestra de carnívoros que utilizó no se enfocó en la predicción de masas corporales de prociénidos.

Sin embargo, los resultados obtenidos a través de ecuaciones que utilizan medidas lineales del cráneo (SKL, longitud total del cráneo tomada desde la superficie posterior de los cóndilos occipitales hasta la anterior del premaxilar, y OOL, longitud del occipucio a la órbita, medida tomada desde los cóndilos occipitales hasta el borde anterior de la órbita; Van Valkenburgh, 1990) fueron cercanos a los valores obtenidos a partir de ecuaciones derivadas de medidas poscraneanas elaboradas en este trabajo de Tesis Doctoral (véase Tabla IV.55, ejemplar MACN-PV 8209). Por lo tanto, el uso de las ecuaciones craneanas cr2 y cr3 (Tabla IV.54) podría considerarse una buena alternativa cuando los restos poscraneanos con buen ajuste (*e.g.*, fémur, tibia) no están disponibles en el ejemplar a estudiar, aunque es desaconsejable la realización de inferencias de masa corporal a partir de medidas dentarias (*i.e.*, cr1 Tabla IV.54). En este contexto, la masa corporal estimada por Wroe *et al.* (2004) para †*Cyonasua* por medio de la ecuación cr2 de Van Valkenburgh (1990) sería la más confiable entre todas las calculadas por otros autores (ver Cap. II. Antecedentes). Sin embargo, Wroe *et al.* (2004) no identifica al espécimen de †*Cyonasua* utilizado para el cálculo del tamaño corporal, y tampoco menciona si posee elementos poscraneanos que podrían utilizarse para testear sus resultados.

El amplio rango de valores de masa corporal obtenidos para †*Cyonasua* (12,6 a 28,4 kg.) podría relacionarse, probablemente, a la gran diversidad observada dentro del grupo. El valor más alto de la masa corporal corresponde al ejemplar MLP 29-X-8-18 (†*Cyonasua* sp.), que lamentablemente se encuentra representado solo por la epífisis humeral distal izquierda. Su masa fue calculada a partir de la ecuación h3, que presenta uno de los %EP más altos entre las ecuaciones obtenidas a partir de medidas del húmero (%EP: $h1 < h2 < h3$). Por lo tanto, ese valor debe considerarse con precaución.

Cabe destacar que la muestra de ejemplares fósiles analizada fue bastante diversa, no sólo en lo que respecta a la masa corporal, sino también en lo relativo a algunos aspectos morfológicos y a la procedencia estratigráfica y geográfica. No obstante, nuestros análisis

no muestran ningún patrón biogeográfico o biostratigráfico directo relacionado con el tamaño corporal.

V.2.1. Implicancias del tamaño corporal sobre la tasa metabólica basal, *home range*, preferencia del sustrato y modo locomotor

El tamaño corporal es una variable importante en los sistemas biológicos (véase Cap. II), fuertemente correlacionado a numerosos factores fisiológicos y ecológicos. Muchas de las relaciones entre una variable ecológica dada (*e.g.*, *home range*, tasa metabólica, etc.) y la masa corporal pueden representarse mediante ecuaciones alométricas derivadas de la regla de escalamiento ('quarter power scaling', Lindstedt *et al.*, 1986; West *et al.*, 1997). Por consiguiente, se exploró de forma preliminar algunas implicancias paleoecológicas de los resultados obtenidos.

De acuerdo con McNab (1980, 2008), la masa corporal en mamíferos es probablemente el factor más influyente sobre la tasa metabólica basal (TMB), y la relación entre ellos puede expresarse mediante la ecuación alométrica de la Ley de Kleiber (Kleiber 1932, 1947) que sostiene que:

$$\text{TMB} = \text{masa}^{3/4}$$

En este sentido, †*Cyonasua* habría tenido en promedio una TMB dos veces mayor que la media de un prociónido actual, la cual es aproximadamente un tercio de su masa corporal (221,75 kJ/d para *P. cancrivorus*; Muñoz-García y Williams, 2005). Más allá de esto, proporcionar una caracterización más robusta de este rasgo requeriría tener en cuenta las interacciones complejas de la TMB con otros factores tales como la filogenia, la dieta, la época reproductiva, el clima, etc.

El *home range* es otra variable ecológica sumamente importante que se correlaciona positivamente con la masa corporal en mamíferos en general (Gittleman y Harvey, 1982; Jetz *et al.*, 2004) y en particular, en los prociónidos vivientes (Wilson y Mittermeier, 2009). La pendiente de las ecuaciones alométricas para el *home range* en comparación con la masa corporal, se aproxima a la isometría; mientras que, los valores de intersección varían con la latitud y la productividad del hábitat (Lindstedt *et al.*, 1986). El *home range* también está influenciado por otros factores como la edad, el sexo y/o la dieta, entre otros (Peters y Raelson, 1984; Desy *et al.*, 1990). Por consiguiente, el *home range* de †*Cyonasua* habría

sido mayor, posiblemente el doble o más, que el de los taxones actuales relativamente más pequeños (~1,3 km² para *P. cancrivorus*, Arispe *et al.*, 2008; ~1,14 km² para *P. lotor*, Harestad y Bunnell, 1979). Además, teniendo en cuenta que especies con hábitos más carnívoros poseen *home range* más amplios que sus contrapartes omnívoras (Lindstedt *et al.*, 1986; Gittleman y Harvey, 1982), es probable que el *home range* de †*Cyonasua* fuese aún mayor que lo que se desprende del cálculo de su masa corporal.

La masa corporal de los individuos de una especie también está fuertemente ligada a la preferencia de sustrato y modo locomotor. De acuerdo con esto, y a lo previamente discutido, las capacidades trepadoras y la locomoción arbórea en relación al tamaño relativamente grande (~19,8 kg.) de estos prociónidos fósiles sudamericanos, podrían haberse visto restringidas. Estos taxones probablemente fueron capaces de trepar, aunque no ágilmente, y desplazarse por ramas cuyo diámetro fuera lo suficientemente grande como para soportar su peso, de manera similar a lo observado en carnívoros trepadores medianos a grandes tales como el binturong (*Arctictis binturong*, ~ 13 kg., Jones *et al.*, 2009) y el oso andino (*Tremarctos ornatus* 60 kg. para las hembras y 140 kg. para los machos, Wilson y Mittermeier, 2009). Estos Carnívora actuales pasan bastante tiempo en los árboles, descansando o forrajeando (Goldstein, 1991; Nowak, 2005; Widmann *et al.*, 2008), y †*Cyonasua* y los taxones fósiles afines podrían haber explotado este recurso de manera similar.

V.3. Algunos aspectos paleoautoecológicos y paleosinecológicos de los prociónidos de América del Sur

A lo largo del período de tiempo Mioceno Tardío – Plioceno Tardío, gran parte del América del Sur fue ocupada por llanuras (período conocido como “Edad de las planicies Australes” *sensu* Pascual y Bondesio, 1982), la estacionalidad de las precipitaciones fue más marcada que en el Mioceno medio, con una subdivisión ambiental más variada y caracterizado por una creciente aridez. Los ambientes abiertos se expandieron, predominaron las sabanas, llanuras, bosques xerófitos y selvas en galerías cercanas a cuerpos de agua, algo similar (pero más húmedo) a la actual Provincia fitogeográfica Chaqueña (Pascual y Bondesio, 1982; Pascual *et al.*, 1996; Ortiz-Jaureguizar y Cladera, 2006). Estos acontecimientos fueron producto de los cambios climáticos acontecidos durante este largo

período. A partir del Mioceno Tardío hubo una profundización de tendencia global al enfriamiento y aridización, que culmina en tres grandes eventos glaciares alrededor de los 2,5 Ma. (Denton, 1999; Zachos *et al.*, 2001; Le Roux, 2012 a,b; McKay *et al.*, 2012). Paralelamente, eventos locales de diastrofismo, correspondientes a la orogenia Andina, también dieron lugar a la formación de los ambientes abiertos y áridos (Pascual y Ortiz-Jaureguizar, 1990; Ortiz-Jaureguizar y Cladera, 2006; Le Roux, 2012b). Durante el Pleistoceno se produjeron numerosas glaciaciones, el avance cíclico y el retroceso de los glaciares produjo una marcada y concurrente expansión y retracción de los bosques áridos (*e.g.*, sabanas, estepas) y húmedos (*e.g.*, bosques tropicales y subtropicales). Este patrón permitió alternar las oportunidades para los animales y plantas que vivían en estos ambientes, mientras que al mismo tiempo favoreció altas tasas de extinción como consecuencia de la reducción de áreas favorables (Marshall y Cifelli, 1990).

Las interpretaciones paleoambientales de algunas de las formaciones de Argentina, en donde se han registrado muchos de los procionidos fósiles estudiados, concuerdan con estos acontecimientos globales. Estudios sobre la Fm. Andalhuala (Mioceno tardío – Plioceno “medio”, Catamarca) determinan un ambiente de creciente aridez. Por otra parte, la presencia de restos de árboles, paleosuelos con rizoconcreciones y calcretos, indican que el clima era más húmedo que el actual, posiblemente representado por una sabana de gramíneas salpicada de árboles y bosques en galerías, y con el desarrollo de un sistema de ríos permanentes de baja sinuosidad (Bossi y Muruaga, 2009; Bonini *et al.*, 2017). Con respecto a la Fm. Chapadmalal (Plioceno medio-tardío, Bs. As.), Erra *et al.* (2010) reportaron silicofitolitos en paleosuelos en la sección superior y detectaron morfologías asociadas con palaeocomunidades dominadas por palmas (Arecaceae), así como gramíneas de ruta metabólica C4, y otras asignables a árboles y arbustos subtropicales (*e.g.*, Ulmaceae, Celtidaceae y Moraceae).

Estos cambios climáticos acontecidos en ese período no sólo repercutieron en la flora, sino también en la fauna. Se produjo un incremento progresivo de mamíferos herbívoros pastadores (MacFadden *et al.*, 1996; Ortiz-Jaureguizar y Cladera, 2006), mientras que los mamíferos arborícolas y selváticos desaparecieron de las regiones meridionales (Pascual, 1996), y se diversificaron aquellas formas relacionadas a ambientes áridos. La fauna de mamíferos en América del Sur antes de la llegada de los Procyonidae (Mioceno temprano)

estaba compuesta por diversos grupos de herbívoros, los llamados ungulados sudamericanos (litopternos, astrapoterios, notoungulados, piroterios, xenungulados), xenartros (*e.g.*, megaterios, gliptodontes, armadillos), marsupiales argiolágidos y paucituberculados, roedores (*e.g.*, Echimyidae, Octodontidae) y primates (*e.g.*, Platyrrhini). Los carnívoros incluían marsupiales autóctonos depredadores (*e.g.*, didélfidos, sparasodontes, con formas omnívoras, mesocarnívoras e hipercarnívoras; Patterson y Pascual, 1968; Reig, 1981; Cifelli, 1985; Scillato-Yané, 1986; Croft, 1999; Goin *et al.*, 2000; MacFadden, 2005; Ortiz-Jaureguizar y Cladera, 2006; Bargo y Vizcaíno, 2008; Bennedeto, 2010). Los depredadores tope (*top predators*) incluían tanto a los sparasodontes, con especies de pequeño a gran tamaño (Croft, 2006; Prevosti *et al.*, 2013) como a los fororacos (“aves del terror”, Phorusrhacidae), un grupo de aves muy característico y diverso durante el Cenozoico (Ameghino, 1895; Tambussi y Noriega, 1996; Tambussi, 2011). Durante el Plio-Pleistoceno, el gremio de los carnívoros se complejizó con el masivo arribo de mamíferos carnívoros eutherios de mediano a gran tamaño desde América del Norte (*e.g.*, Canidae, Felidae, Ursidae; Soibelzon *et al.*, 2009; Soibelzon y Prevosti, 2012; Cione *et al.*, 2015).

En este contexto, las capacidades locomotoras inferidas para los taxones pertenecientes a †*Cyonasua* y especies afines que arribaron a América del Sur (hábitos terrestres generalistas, con una marcha posiblemente plantígrada a semi-plantígrada, y con cierta capacidad para trepar e inclusive cavar), están en correspondencia con entornos principalmente abiertos y bosques en galería cercanos a cuerpos de agua. En suma, el tamaño corporal relativamente grande de †*Cyonasua* probablemente le habría otorgado cierta protección ante posibles depredadores, tales como los fororacos y algunos grandes Sparassodonta.

Con respecto a la alimentación, la morfología molar más aguzada de †*Cyonasua*, sugiere una dieta más carnívora (dentro de la omnivoría) (Soibelzon, 2011), del tipo mesocarnívora (es decir, omnívoros con 50-70% de carne en su dieta *sensu* Van Valkenburgh, 2007). Por otra parte, en términos generales, los depredadores tienen entre uno y tres órdenes de magnitud mayor que sus presas (Woodward *et al.*, 2005). De esta manera, tanto la morfología dentaria como el mayor tamaño de †*Cyonasua* sugieren un posible acceso a un mayor número de presas con respecto a los taxones actuales de Procyonidae. En este sentido, la fuerte musculatura asociada a sus miembros y las capacidades intermedias

de pronación-supinación, les habría conferido capacidad para el manejo de presas energéticas como así también otros elementos (e.g., manipulación de ramas, troncos).

Como se mencionó anteriormente, el tipo de dieta también está relacionado con el tamaño del *home range* (animales que consumen mayores proporciones de carne generalmente tienen *home range* relativamente mayores que, por ejemplo, los insectívoros y folívoros/frugívoros; Gittleman y Harvey, 1982; Gittleman, 1985); de esta manera, una posible condición mesocarnívora de †*Cyonasua* también concuerda con la propuesta de un *home range* mayor que el de los prociónidos vivientes.

Finalmente, los resultados morfo-funcionales y la mayor masa corporal de los taxones de Procyonidae extintos respecto a los previamente inferidos por otros autores, son relevantes desde el punto de vista paleosinecológico y aporta información significativa en la discusión (Prevosti *et al.*, 2013) que se sigue llevando desde hace más de medio siglo sobre la posible competencia de estos taxones con los Sparassodonta en América del Sur durante el Mioceno Tardío.

Capítulo VI

CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS FUTURAS

VI. CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS FUTURAS

VI.1. Conclusiones

En el marco del objetivo general y los objetivos específicos propuestos en este trabajo de Tesis Doctoral, los resultados obtenidos y su correspondiente discusión permiten responder las hipótesis de trabajo planteadas.

1) Existe correlación entre la diversidad morfológica del esqueleto poscraneano, los hábitos locomotores y los requerimientos ecológicos de los Procyonidae, la cual puede ser identificada independientemente de las restricciones filogenéticas.

Esta hipótesis no es rechazada sobre la base de los resultados de los análisis ecomorfológicos cuantitativos realizados (morfometría lineal y geométrica). Los análisis multivariados mostraron agrupamientos de taxones relacionados con las categorías seleccionadas *a priori* de preferencia de sustrato y modo locomotor, y con diferencias estadísticamente significativas entre ellas. A su vez, el grado de influencia de la filogenia sobre las variaciones de forma analizadas resultó muy débil, y la estructura filogenética no sería un factor significativo en la distribución de los taxones en el morfoespacio.

2) La morfología del miembro posterior de los Procyonidae refleja más fuertemente los hábitos locomotores, mientras que la del miembro anterior está más asociada con otras actividades (e.g., manipulación del alimento).

Esta hipótesis no es rechazada. Los resultados obtenidos permiten inferir que los hábitos locomotores se encuentran asociados a rasgos morfológicos tanto en el miembro anterior como en el posterior. Más allá de esto, el miembro anterior también está involucrado en el desempeño de otras actividades (e.g., sujeción y toma de objetos o alimentos, excavación), y el análisis de morfología resultó informativo respecto de estos factores.

3) Existen diferencias en la influencia relativa de los factores filogenéticos y adaptativos sobre la morfología de diferentes elementos poscraneanos.

Esta hipótesis no es rechazada. Los resultados de los análisis realizados muestran que los taxones se distribuyen agrupándose de acuerdo con patrones funcionales-adaptativos, más que filogenéticos (clados). En este sentido, como se mencionó anteriormente, la señal

filogenética hallada fue baja en relación con las diferencias morfológicas analizadas. En este contexto, la morfología del miembro posterior de *Cyonasua* resultó en términos generales más similar a la de taxones más estrechamente relacionados filogenéticamente (*Nasua*, *Nasuella*), mientras que a nivel del miembro anterior, mostró mayores similitudes con *Procyon*, perteneciente a otro clado dentro de la familia, sugiriendo mayor influencia de otros factores (ecológicos, funcionales).

4) *Los requerimientos ecológicos de †Cyonasua fueron más similares a los de Procyon que a los de otros taxones actuales de América del Sur.*

Esta hipótesis no es rechazada. Los estudios cuali-cuantitativos de los ejemplares referidos a †*Cyonasua* o afines a este género (†*Parahyaenodon* y †*Tetraprothomo*), indicaron que el patrón morfológico de estos fósiles no es equivalente al de ningún prociónido actual; sin embargo, en términos generales, su morfología se corresponde con un hábito terrestre-generalizado, con capacidades para trepar, semejantes a las de *Procyon*. Por otra parte, la masa corporal estimada para estos taxones fósiles supera ampliamente a la de los prociónidos vivientes sugiriendo que, más allá de las similitudes, habrían sido capaces de explotar diferentes recursos en los ambientes que ocupaban.

VI.1.1 Conclusiones relevantes en términos morfo-funcionales

✓ La morfología del esqueleto apendicular de †*Cyonasua* y taxones afines posee una combinación particular de rasgos, diferente a las observadas en cualquiera de las especies vivientes de la familia. Este patrón único amplía la diversidad morfológica conocida para los Procyonidae.

✓ Las articulaciones de †*Cyonasua* correspondientes a la cintura escapular y miembro anterior (articulación omo-braquial, del codo y muñeca) así como a la pelvis y miembro posterior (articulación coxo-femoral, rodilla y tobillo) habrían sido fuertes y estables. Con respecto a †*Parahyaenodon* y †*Tetraprothomo*, también habrían tenido articulaciones fuertes y estables a nivel del tobillo y la rodilla, respectivamente.

✓ La estabilidad de las articulaciones y robustez de los elementos óseos sugiere exposición a estrés mecánico, posiblemente relacionado no sólo a una masa corporal relativamente alta, sino también a otros factores, *e.g.* manipulación del alimento, trepado y excavación.

✓ La musculatura de †*Cyonasua* asociada a la cintura escapular y húmero habría sido voluminosa y poderosa, posiblemente alcanzando un desarrollo semejante a la de *Nasua nasua*.

✓ La musculatura asociada al zeugopodio y autopodio anterior de †*Cyonasua* habría sido menos desarrollada que la de *N. nasua*, pero más que la de *P. cancrivorus*. Estas características le habrían permitido generar fuerzas considerables.

✓ El miembro anterior de †*Cyonasua* habría sido capaz de realizar cierta supinación, al menos en un grado intermedio (semi-supinación).

✓ El miembro posterior de †*Cyonasua* y taxones afines habría poseído habilidades para la locomoción más relacionadas a la fuerza que a la velocidad.

VI.1.2. Conclusiones relevantes en términos paleoecológicos

✓ †*Cyonasua* y †*Parahyaenodon* habrían sido formas terrestres con capacidades para trepar, aunque seguramente no ágilmente y sobre ramas de árboles cuyo diámetro fuera lo suficientemente grande como para soportar su peso.

✓ †*Cyonasua* habría tenido una pobre habilidad de agarre (*grasping ability*); por otro lado, no puede descartarse que podría haber utilizado sus fuertes miembros anteriores para cavar sobre un sustrato poco compacto, o para un uso activo al momento de manipular elementos o presas enérgicas.

✓ Los valores de masa corporal obtenidos para †*Cyonasua* estuvieron en el rango de 12,6 a 28,4 kg., con una media de 19,79 kg.; mientras que para †*Parahyaenodon* se calcularon 14,4 kg. y para †*Tetraprothomo* 25,3 kg. Por consiguiente, estos taxones fueron

por lo menos dos veces más grandes que *P. cancrivorus*, la especie actual de mayor tamaño de la familia.

✓ El tamaño corporal relativamente grande habría conferido a †*Cyonasua* y los taxones afines protección ante depredadores. Por otro lado, gracias a esta misma característica habrían sido capaces de manipular presas energéticas de pequeño a mediano tamaño (relativamente mayores que las presas de los prociónidos actuales).

✓ †*Cyonasua* y los taxones afines habrían tenido una tasa metabólica basal más alta y un *home range* posiblemente dos veces mayor que el de los Procyonidae actuales.

VI.1.3. Conclusiones relevantes en términos metodológicos

✓ Los hábitos locomotores están asociados con rasgos morfológicos tanto en el miembro anterior como en el posterior.

✓ Las categorías discretas planteadas tanto para la preferencia de sustrato como para la habilidad de agarre y de excavación mostraron diferencias significativas entre ellas, lo cual sugiere que los grupos propuestos son adecuados para abordar este tipo de análisis.

✓ Se obtuvieron las primeras estimaciones de masa corporal para los Procyonidae fósiles de América del Sur sobre la base de elementos del esqueleto poscraneano.

✓ Las ecuaciones alométricas obtenidas para inferir la masa corporal presentaron buen ajuste, en especial las realizadas sobre el fémur y la tibia, y permitirán ser aplicadas sobre nuevos especímenes con alto grado de confiabilidad.

✓ Se desaconseja la utilización de las ecuaciones alométricas derivadas de medidas de los molares, como por ejemplo la desarrollada por Van Vankenburg (1990) (largo del m1) para inferir masas corporales en ejemplares de prociónidos fósiles, debido al alto porcentaje de error que arrojan.

VI.2. Perspectivas futuras

A partir de los resultados y conclusiones del presente trabajo de Tesis Doctoral, se propone a futuro desarrollar las siguientes líneas de investigación:

- Determinar la disparidad morfológica en taxones actuales y fósiles de Procyonidae.
- Ampliar los estudios morfológicos a nivel del esqueleto axial (vértebras y cráneo), para evaluar la relación entre los rasgos morfológicos de estos elementos con los diferentes hábitos inferidos en este trabajo de Tesis Doctoral, así como con otros, *e.g.*, dieta, hábitos diurnos o nocturnos.
- Ampliar los estudios morfométricos con un abordaje tridimensional para elementos óseos de morfología compleja.
- Ampliar el estudio miológico ya realizado, incorporando nuevos taxones actuales con diversidad de hábitos y análisis cuantitativos de la masa muscular, a fin de obtener un conocimiento más completo de la miología en la familia Procyonidae. A la vez seguir realizando inferencias y reconstrucciones musculares en las formas extintas.
- Incorporar al análisis otros factores de importancia funcional para la locomoción tales como tipo de marcha (*gait*) y postura (*stance*).

Capítulo VII

BIBLIOGRAFÍA

VII. BIBLIOGRAFIA

- Abdi, H. y Williams, L.J. 2010. Tukey's honestly significant difference (HSD) test. *Encyclopedia of Research Design*. Thousand Oaks, CA: Sage, pp. 1–5.
- Abouheif, E. 1999. A method for testing the assumption of phylogenetic independence in comparative data. *Evolutionary Ecology Research* 1: 895–909.
- Ahrens, H.E. 2012. Craniodental characters and the relationships of Procyonidae (Mammalia: Carnivora). *Zoological Journal of the Linnean Society* 164: 669–713.
- Ahrens, H.E. 2014. Morphometric study of phylogenetic and ecologic signals in procyonid (Mammalia: Carnivora) endocasts. *The Anatomical Record* 297: 2318–2330.
- Alexander, R.M. 1985. Body Support, Scaling, and Allometry. En: M. Hildebrand, D.M. Bramble, K.F. Liem y D.B. Wake (Eds.), *Functional Vertebrate Morphology*. Belknap Press, Cambridge, Massachusetts y Londres, p. 89–109.
- Allen, J.A. 1876. Description of a new generic type (*Bassaricyon*) of Procyonidae from Costa Rica. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 28: 20–23.
- Allen, H. 1882. The muscles of the limbs of the raccoon (*Procyon lotor*). *Proceedings of the Academy Natural Sciences of Philadelphia* 34: 115–144.
- Álvarez, A., Ercoli, M.D., Prevosti, F.J. 2013. Locomotion in some small to medium-sized mammals: a geometric morphometric analysis of the penultimate lumbar vertebra, pelvis and hindlimbs. *Zoology* 116: 356–371.
- Alves-Costa, C.P. y Eterovick, P.C. 2007. Seed dispersal services by coatis (*Nasua nasua*, Procyonidae) and their redundancy with other frugivores in southeastern Brazil. *Acta Oecologica* 32: 77–92.
- Ameghino, F. 1885. Nuevos restos de mamíferos fósiles oligocenos, recogidos por el profesor Pedro Scalabrini y pertenecientes al Museo provincial de la ciudad de Paraná. *Boletín de la Academia de Ciencias de Córdoba* 8: 3–207.
- Ameghino, F. 1895. Sur les oiseaux fossiles de Patagonie. *Boletín del Instituto Geográfico de Argentina* 15: 501–602
- Ameghino, F. 1904a. Nuevas especies de mamíferos Cretáceos y Terciarios de la República Argentina. *Anales de la Sociedad Científica Argentina* 20: 56–58.

- Ameghino, F. 1904b. La perforación astragaliana en los mamíferos no es un carácter originariamente primitivo. *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires* 11: 349–460.
- Ameghino, F. 1908a. Las formaciones sedimentarias de la región litoral de Mar del Plata y Chapalmalán. *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires* 10: 343–428.
- Ameghino, F. 1908b. Notas preliminares sobre el *Tetraprothomo argentinus* un precursor del hombre del Mioceno Superior de Monte Hermoso. *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires* 9: 1–82.
- Ameghino, C. y Kraglievich, J. 1925. Un nuevo prociónido cercoleptoide en el Pampeano inferior de la Argentina, *Brachynasua meranii*, n. gen., n. sp. *Comunicaciones Museo Nacional de Historia Natural, “Bernardino Rivadavia”* 2: 181–191.
- Andersson, K. 2004a. Elbow joint morphology as a guide to forearm function and foraging behaviour in mammalian carnivores. *Zoological Journal of the Linnean Society* 142: 91–104.
- Andersson, K. 2004b. Predicting carnivoran body mass from a weight-bearing joint. *Journal of Zoology* 262: 161–172.
- Antón, M., Salesa, M.J., Pastor, J.F., Peigné, S. y Morales, J. 2006. Implications of the functional anatomy of the hand and forearm of *Ailurus fulgens* (Carnivora, Ailuridae) for the evolution of the “false-thumb” in pandas. *Journal of Anatomy* 209: 57–64.
- Anyonge, W. 1993. Body mass in large extant and extinct carnivores. *Journal of Zoology* 231: 339–350.
- Anyonge, W. 1996. Locomotor behaviour in Plio-Pleistocene sabre-tooth cats: a biomechanical analysis. *Journal of Zoology* 238: 395–413.
- Argot, C. 2001. Functional-adaptive anatomy of the forelimb in the didelphidae, and the paleobiology of the paleocene marsupials *Mayulestes ferox* and *Pucadelphys andinus*. *Journal of Morphology* 247: 51–79.
- Argot, C. 2002. Functional-adaptive analysis of the hindlimb anatomy of extant marsupials and the paleobiology of the Paleocene marsupials *Mayulestes ferox* and *Pucadelphys andinus*. *Journal of Morphology* 253: 76–108.

- Argot, C. 2003. Functional adaptations of the postcranial skeleton of two Miocene borhyaenoids (Mammalia, Metatheria), *Borhyaena* and *Prothylacinus*, from South America. *Palaeontology* 46: 1213–1267.
- Argot, C. 2004. Evolution of South American mammalian predators (Borhyaenoidea): anatomical and palaeobiological implications. *Zoological Journal of the Linnean Society* 140: 487–521.
- Argot, C. 2010. Morphofunctional analysis of the postcranium of *Amphicyon major* (Mammalia, Carnivora, Amphicyonidae) from the Miocene of Sansan (Gers, France) compared to three extant carnivores: *Ursus arctos*, *Panthera leo*, and *Canis lupus*. *Geodiversitas* 32: 65–106.
- 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.
- Arias-Alzate, A., Botero-Cañola, S. y Sánchez-Londoño J.D. 2014. *Nasuella olivacea*. En: J.D. Sánchez-Londoño, D. Marín-C, S. Botero-Cañola, y S. Solari (Eds.), *Mamíferos silvestres del Valle de Aburrá*. Área Metropolitana del Valle de Aburrá, Corantioquia, Universidad de Antioquia, Medellín.
- Arispe, R., Venegas, C. y Rumiz, D. 2008. Abundancia y patrones de actividad del mapache (*Procyon cancrivorus*) en un bosque Chiquitano de Bolivia. *Mastozoología Neotropical* 15: 323–333.
- Balaguera-Reina, S.A., Cepeda, A., Zárrate-Charry, D. y González-Maya, J.F. 2009. The state of knowledge of Western Mountain Coati *Nasuella olivacea* in Colombia, and extent of occurrence in the Northern Andes. *Small Carnivore Conservation* 41: 35–40.
- Bargo, M.S. y Vizcaíno, S.F. 2008. Paleobiology of Pleistocene ground sloths (Xenarthra, Tardigrada): biomechanics, morphogeometry and ecomorphology applied to the masticatory apparatus. *Ameghiniana* 45: 175–196.
- Barnett, C.H. y Napier, J.R. 1953. The rotatory mobility of the fibula in eutherian mammals. *Journal of Anatomy* 87: 11–21.

- Baskin, J.A. 1982. Tertiary Procyoninae (Mammalia: Carnivora) of North America. *Journal of Vertebrate Paleontology* 2: 71–93.
- Baskin, J.A. 1989. Comments on New World Tertiary Procyonidae (Mammalia: Carnivora). *Journal of Vertebrate Paleontology* 9: 110–117.
- Baskin, J.A. 1998. Procyonidae. En: C.M. Janis, K.M. Scott y L.L. Jacobs (Eds.), *Evolution of Tertiary Mammals of North America*. Cambridge University Press, Vol. 1, p. 144–151.
- Baskin, J.A. 2004. *Bassariscus* and *Probassariscus* (Mammalia, Carnivora, Procyonidae) from the early Barstovian (Middle Miocene). *Journal of Vertebrate Paleontology* 24:709–720.
- Bassarova, M., Janis, C.M. y Archer, M. 2009. The calcaneum on the heels of marsupial locomotion. *Journal of Mammalian Evolution* 16: 1–23.
- Beddard, M.A. 1900. On the anatomy of *Bassaricyon alleni*. *Proceedings of the Zoological Society of London* 69: 661–675.
- Beisiegel, B.M. y Mantovani, W. 2006. Habitat use, home range and foraging preferences of the coati *Nasua nasua* in a pluvial tropical Atlantic forest area. *Journal of Zoology* 269: 77–87.
- Benedetto, J.L. 2010. *El continente de Gondwana a través del tiempo. Una Introducción a la Geología Histórica*. 1era edición, Academia Nacional de Ciencias, Córdoba, 384 p.
- Berman, W.D. 1994. [Los carnívoros continentales (Mammalia, Carnivora) del Cenozoico en la provincia de Buenos Aires. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, 315 p. Inédita]. <http://hdl.handle.net/10915/4819>
- Berta, A., Marshall, L.G., 1978. *South American Carnivora*. In: Westfal, F. (Ed.), *Fossilium Catalogus I: Animalia, Pars 125*, pp. 1-48. La Haya.
- Beswick-Perrin, J. 1871. On the myology of the limbs of the kinkajou (*Cercoleptes caudivolvulus*). *Proceedings of the Zoological Society of London* 1871: 547–559.
- Betz, O. 2006. Ecomorphology: Integration of form, function, and ecology in the analysis of morphological structures. *Mitteilungen der Deutschen Gesellschaft für allgemeine und angewandte Entomologie* 15: 409–416.
- Bock, W.J. 1994. Concepts and methods in ecomorphology. *Journal of Biosciences* 19: 403–413.

- Bock, J. y von Wahlert, Y.G. 1965. Adaptation and the form-function complex. *Evolution* 19: 269–299.
- Bona, P., Barrios, F y de Gasparini, Z.B. 2016. Los Crocodylia (Mesoeucrocodylia, Neosuchia) de la Argentina: estado actual de su registro fósil. *Contribuciones del MACN* 6: 67–83.
- Bona, P., Riff, D. y de Gasparini, Z.B. 2012. Late Miocene crocodylians from northeast Argentina: new approaches about the austral components of the Neogene South American crocodylian fauna. *Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh* 103: 551–570.
- Bonini, R.A. 2014. [Bioestratigrafía y diversidad de los mamíferos del Neógeno de San Fernando y Puerta de Corral Quemado (Catamarca, Argentina). Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, 337 p. Inédita.].
- Bonini, R.A, Georgieff, S.M. y Candela, A.M. 2017. Stratigraphy, geochronology, and paleoenvironments of Miocene-Pliocene boundary of San Fernando, Belén (Catamarca, northwest of Argentina). *Journal of South American Earth Sciences* 79: 459–471.
- Bookstein, F.L. 1982. Foundations of morphometrics. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13: 451–470.
- Bookstein, F.L. 1986. Size and shape spaces for landmark data in two dimensions. *Statistical Science* 1: 181–242.
- Bookstein, F.L. 1991. Morphometric tools for landmark data. *Geometry and Biology*. Cambridge University Press, New York, 435 p.
- Bookstein, F.L. 1997. Landmark methods for forms without landmarks: morphometrics of group differences in outline shape. *Medical Image Analysis* 1: 225–243.
- Bookstein, F., Schäfer, K., Prossinger, H., Seidler, H., Fieder, M., Stringer, C., Weber, G.W., Arsuaga, J.L., Slice, D.E., Rohlf, F.J., Recheis, W., Mariam, A.T. y Marcus, L.F. 1999. Comparing frontal cranial profiles in archaic and modern *Homo* by morphometric analysis. *The Anatomical Record* 257: 217–224.
- Bordas, A.F. 1942. La posición sistemática del fémur del *Tetraprothomo argentinus*. *Relaciones de la Sociedad Argentina de Antropología* 3: 53–58.

- Bossi, G.E. y Muruaga, C. 2009. Estratigrafía e inversión tectónica del rift neógeno en el Campo del Arenal, Catamarca, NO Argentina. *Andean Geology* 36: 311–340.
- Botton-Divet, L., Cornette, R., Fabre, A.C., Herrel, A. y Houssaye, A. 2016. Morphological analysis of long bones in semi-aquatic mustelids and their terrestrial relatives. *Integrative and Comparative Biology* 56: 1298–1309.
- Bryant, H.N. y Seymour, K.L. 1990. Observations and comments on the reliability of muscle reconstruction in fossil vertebrates. *Journal of Morphology* 206: 109–117.
- Bugge, J. 1978. The cephalic arterial system in carnivores, with special reference to the systematic classification. *Cells Tissues Organs* 101: 45–61.
- Burmeister, G. 1891. Adiciones al examen crítico de los mamíferos fósiles tratados en el artículo IV anterior. *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires* 3: 375–399.
- Cabrera, A. 1936. Un nuevo carnívoro del Chapadmalense de Miramar. *Notas del Museo de La Plata, Paleontología* 1: 303–308.
- Candela, A.M. y Picasso, M.B. 2008. Functional anatomy of the limbs of Erethizontidae (Rodentia, Caviomorpha): indicators of locomotor behavior in Miocene porcupines. *Journal of Morphology* 269: 552–593.
- Canevari, M. y Vaccaro, O. 2007. Guía de mamíferos del sur de América del Sur. 1ra edición, editorial L.O.L.A., Buenos Aires, 413 p.
- Carrano, M.T. 1997. Morphological indicators of foot posture in mammals: a statistical and biomechanical analysis. *Zoological Journal of the Linnean Society* 121: 77–104.
- Carrier, D.R., Deban, S.M. y Fischbein, T. 2008. Locomotor function of forelimb protractor and retractor muscles of dogs: evidence of strut-like behavior at the shoulder. *Journal of Experimental Biology* 211: 150–162.
- Cartelle, C. 1999. Pleistocene mammals of the Cerrado and Caatinga of Brazil. En: J.F. Eisenberg y K.H. Redford, (Eds.), *Mammals of the Neotropics*. University of Chicago Press, Chicago, p. 27–46.
- Cartmill, M. 1985. Climbing. En: M. Hildebrand, D.M. Bramble, K.F. Liem y D.B. Wake (Eds.), *Functional vertebrate morphology*. Belknap Press, Cambridge, Massachusetts y Londres, p. 73–88.

- Castillo, D.F., Luengos-Vidal, E.M., Caruso, N.C., Lucherini, M. y Casanave, E.B. 2013. Denning ecology of *Conepatus chinga* (Carnivora: Mephitidae) in a grassland relict of central Argentina. *Mastozoología Neotropical* 20: 373–379.
- Christiansen, P. y Harris, J.M. 2005. Body size of *Smilodon* (Mammalia: Felidae). *Journal of Morphology* 266: 369–384.
- Cifelli, R.L. 1985. South American ungulate evolution and extinction. En: F.G. Stehli y S.D. Webb (Eds.), *The Great American Biotic Interchange*. Plenum Press, New York, p. 249–266.
- 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. En: J. Rabassa, G. Lohmann, J. Notholt, L.A., Mysak, V. Unnithan (Eds.) *SpringerBriefs in Earth System Sciences*, p. 97 p.
- Coates, A.G., Collins, L.S., Aubry, M.P. y Berggren, W.A. 2004. The geology of the Darien, Panama, and the Late Miocene-Pliocene collision of the Panama Arc with northwestern South America. *Geological Society of America Bulletin* 11: 1327–1344.
- Coues, E. 1887. *Bassariscus*, a new generic name in mammalogy. *Science* 9: 516.
- Croft, D.A. 1999. Placentals: South American ungulates. En: R. Singer (Ed.), *The Encyclopedia of Paleontology*. Fitzroy-Dearborn Publishers, Chicago, Illinois, p. 890–906.
- Croft, D.A. 2006. Do marsupials make good predators? Insights from predator–prey diversity ratios. *Evolutionary Ecology Research* 8: 1193–1214.
- Crespo, J.A. 1982. Ecología de la comunidad de mamíferos del Parque Nacional Iguazú, Misiones. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”* 3: 1–162.
- Cuadras, C.M. 2012. Nuevos métodos de análisis multivariado. Barcelona-España. CMC Editorial Monacor, 288 p.
- Cuarón, A.D., Martínez-Morales, M.A., Mcfaddez, K.W., Valenzuela, D. y Gompper, M.E. 2004. The status of dwarf carnivores on Cozumel Island, Mexico. *Biodiversity & Conservation* 13: 317–331.

- Cuvier, G. y Laurillard, M. 1850. *Anatomie comparée. Recueil de planches de myologie*. Dusacq, Paris.
- Davis, D.D. 1964. The Giant Panda: a morphological study of evolutionary mechanisms. *Fieldiana Zoology Memoirs* 3, Chicago Natural History Museum, 368 p.
- 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.
- De Souza, P. Jr, dos Santos, L.M.R.P., Nogueira, D.M.P., Abidu-Figueiredo, M. y Santos, A.L.Q. 2015. Occurrence and morphometrics of the brachioradialis muscle in wild carnivorans (Carnivora: Caniformia, Feliformia). *Zoologia (Curitiba)* 32: 23–32.
- Decker, D.M. y Wozencraft, W.C. 1991. Phylogenetic analysis of recent procyonid genera. *Journal of Mammalogy* 72: 42–55.
- Degrange, F.J., Tambussi, C.P., Taglioretti, M.L., Dondas, A. y Scaglia, F. 2015. A new Mesembriornithinae (Aves, Phorusrhacidae) provides new insights into the phylogeny and sensory capabilities of terror birds. *Journal of Vertebrate Paleontology* 35: e912656. Doi: 10.1080/02724634.2014.912656
- Delisle, I. y Strobeck, C. 2005. A phylogeny of the Caniformia (order Carnivora) based on 12 complete protein-coding mitochondrial genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 37: 192–201.
- Denton, G.H. 1999. Cenozoic climate change. En: T.G. Bromage y F. Schrenk (Eds.) *African Biogeography, Climate Change, and Human Evolution*. Oxford University Press, New York, p. 94–114.
- Desy, E.A., Batzli, G.O. y Liu, J. 1990. Effects of food and predation on behavior of prairie voles: a field experiment. *Oikos* 58: 159–168.
- Díaz, M.M. y Lucherini, M. 2006. Orden Carnivora Bowdich, 1821. Mephitidae, Mustelidae, Procyonidae. En: R.M. Barquez, M. Díaz y R.A. Ojeda, *Mamíferos de Argentina: sistemática y distribución*. Sociedad Argentina para el Estudio de Mamíferos, p. 106–107.

- Dray, S. y Dufour, A.B. 2007. The ade4 package: implementing the duality diagram for ecologists. *Journal of Statistical Software* 22: 1–20.
- Dray, S. y Jombart, T. 2008. Adephylo: exploratory analyses for the phylogenetic comparative method. *Bioinformatics* 26: 1907–1909.
- 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.
- Egi, N. 2001. Body mass estimates in extinct mammals from limb bone dimensions: the case of North American hyaenodontids. *Palaeontology* 44: 497–528.
- Elissamburu, A. y Vizcaíno, S.F. 2004. Limb proportions and adaptations in caviomorph rodents (Rodentia: Caviomorpha). *Journal of Zoology* 262: 145–159.
- Elissamburu, A. y Vizcaíno, S.F. 2005. Diferenciación morfométrica del húmero y fémur de las especies de *Paedotherium* (Mammalia, Notoungulata) del Plioceno y Pleistoceno temprano. *Ameghiniana* 42: 159–166.
- Emmons, L.H. 1990. *Neotropical rainforest mammals: a field guide*. University of Chicago Press, Chicago, 281 p.
- Ercoli, M.D. 2015. [Morfología del aparato músculo-esquelético del postcráneo de los mustélidos (Carnivora, Mammalia) fósiles y vivientes de América del Sur: implicancias funcionales en un contexto filogenético. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, Tomo I, 577 p. Inédita.].
- 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.
- Ercoli, M.D., Prevosti, F.J. y Álvarez, A. 2012. Form and function within a phylogenetic framework: locomotory habits of extant predators and some Miocene Sparassodonta (Metatheria). *Zoological Journal of the Linnean Society* 165: 224–251.

- Ercoli, M.D., Echarri, S., Busker, F., Álvarez, A., Morales, M.M. y Turazzini, G.F. 2013. The functional and phylogenetic implications of the myology of the lumbar region, tail, and hind limbs of the lesser grison (*Galictis cuja*). *Journal of Mammalian Evolution* 20: 309–336.
- Ercoli, M.D., Álvarez, A., Stefanini, M.I., Busker, F. y Morales, M.M. 2015. Muscular Anatomy of the forelimbs of the lesser grison (*Galictis cuja*), and a functional and phylogenetic overview of Mustelidae and other Caniformia. *Journal of Mammal Evolution* 22: 57–91.
- Ercoli, M.D. y Youlatos, D. 2016. Integrating locomotion, postures and morphology: The case of the tayra, *Eira barbara* (Carnivora, Mustelidae). *Mammalian Biology-Zeitschrift für Säugetierkunde* 81: 464–476.
- Erra, G., Osterrieth, M.L., Morel, E.M. y Fernández-Honaine, M. 2010. Silicofitolitos de sedimentitas asociadas a “escorias y/o tierras cocidas”, de la Formación Chapadmalal (Plioceno tardío temprano), de la provincia de Buenos Aires. *10° Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía, 7° Congreso Latinoamericano de Paleontología* (La Plata).
- Estrada, A. y Coates-Estrada, R. 1985. A preliminary study of resource overlap between howling monkeys (*Alouatta palliata*) and other arboreal mammals in the tropical rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. *American Journal of Primatology* 9: 27–37.
- Evans, H.E. y de Lahunta, A. 2013. *Miller's Anatomy of the Dog*. 4ta edición, Elsevier Health Sciences, Missouri, 872 p.
- Ewer, R.F. 1998. *The carnivores*. 2da edición, Cornell University Press, Ithaca, New York, 501 p.
- Fabre, A.C., Cornette, R., Peigné S. y Goswami, A. 2013a. Influence of body mass on the shape of forelimb in musteloid carnivorans. *Biological Journal of the Linnean Society* 110: 91–103.
- Fabre, A.C., Cornette, R., Slater, G., Argot, C., Peigné, S., Goswami, A. y Pouydebat, E. 2013b. Getting a grip on the evolution of grasping in musteloid carnivorans: a three-dimensional analysis of forelimb shape. *Journal of Evolutionary Biology* 26: 1521–1535.

- Fabre, A.C., Goswami, A., Peigné, S. y Cornette, R. 2014. Morphological integration in the forelimb of musteloid carnivorans. *Journal of Anatomy* 225: 19–30.
- Fabre, A.C., Salesa, M.J., Cornette, R., Antón, M., Morales, J. y Peigné, S. 2015. Quantitative inferences on the locomotor behaviour of extinct species applied to *Simocyon batalleri* (Ailuridae, Late Miocene, Spain). *The Science of Nature* 102: 1–13.
- Fabre, A.C., Marigó, J., Granatosky, M.C. y Schmitt, D. 2017. Functional associations between support use and forelimb shape in strepsirrhines and their relevance to inferring locomotor behavior in early primates. *Journal of Human Evolution* 108: 11–30.
- Fariña, R.A., Vizcaíno, S.F. y Blanco, E. 1997. Scaling of the indicator of athletic capability in fossil and extant land tetrapods. *Journal of Theoretical Biology* 185: 441–446.
- Felsenstein, J. 1985. Phylogenies and the comparative method. *The American Naturalist* 126: 1–25.
- Figueirido, B., Pérez-Claros, J.A., Hunt, R.M. Jr. y Palmqvist, P. 2011. Body mass estimation in amphicyonid carnivoran mammals: a multiple regression approach from the skull and skeleton. *Acta Palaeontologica Polonica* 56: 225–246.
- Fischer, M.S., Schilling, N., Schmidt, M., Haarhaus, D. y Witte, H. 2002. Basic limb kinematics of small therian mammals. *Journal of Experimental Biology* 205: 1315–1338.
- Fisher, R.E., Adrian, B., Elrod, C. y Hicks, M. 2008. The phylogeny of the red panda (*Ailurus fulgens*): evidence from the hindlimb. *Journal of Anatomy* 213: 607–628.
- Fisher, R.E., Adrian, B., Barton, M., Holmgren, J. y Tang, S.Y. 2009. The phylogeny of the red panda (*Ailurus fulgens*): evidence from the forelimb. *Journal of Anatomy* 215: 611–635.
- Fleagle, J.G. 1979. *Primate adaptation and evolution*. 1er edición, Academic Press, Nueva York, 486 p.
- Fleagle, J.G. 1998. *Primate Adaptation and Evolution*. 2da edición, Academic Press, Londres, Oxford, Boston, Nueva York y San Diego, 596. p.
- Fleagle, J.G. y Meldrum, D.J. 1988. Locomotor behavior and skeletal morphology of two sympatric pitheciine monkeys, *Pithecia pithecia* and *Chiropotes satanas*. *American Journal of Primatology* 16: 227–249.

- Flynn, J.J., Nedbal, M.A., Dragoo, J.W. y Honeycutt, R.L. 2000. Whence the red panda? *Molecular Phylogenetics and Evolution* 17: 190–199.
- 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.
- Forasiepi, A., 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.
- Ford, L.S. y Hoffmann, R.S. 1988. *Potos flavus*. *Mammalian species* 321: 1–9.
- Frischia, A.R., van Valkenburgh, B. y Biknevicius, A.R. 2007. An ecomorphological analysis of extant small carnivorans. *Journal of Zoology* 272: 82–100.
- Fulton, T.L. y Strobeck, C. 2007. Novel phylogeny of the raccoon family (Procyonidae: Carnivora) based on nuclear and mitochondrial DNA evidence. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 43: 1171–1177.
- García-Vasco, D. 2005. [Distribución, abundancia y aspectos poblacionales del mapache enano (*Procyon pygmaeus*), un carnívoro insular endémico. Advanced Bachelor of Science Thesis, Universidad Veracruzana, Xalapa, México. Inédita.].
- Gebo, D.L. 1987. Functional anatomy of the tarsier foot. *American Journal of Physical Anthropology* 73: 9–31.
- Gebo, D.L. y Sargis, E.J. 1994. Terrestrial adaptations in the postcranial skeletons of guenons. *American Journal of Physical Anthropology* 93: 341–371.
- Genise, J.F. 1989. Las cuevas con *Actenomys* (Rodentia, Octodontidae) de la Formación Chapadmalal (Plioceno Superior) de Mar del Plata y Miramar (Provincia de Buenos Aires). *Ameghiniana* 26: 33–42.
- Ginsburg, L. 1961. Plantigrady and digitigrady in the fissiped carnivorans. *Mammalia* 25: 1–21.
- Ginsburg, L. 1982. Sur la position systématique du petit panda, *Ailurus fulgens* (Carnivora, Mammalia). *Geobios* 15: 247–258.
- Gittleman, J.L. 1985. Carnivore body size: ecological and taxonomic correlates. *Oecologia* 67: 540–554.

- Gittleman, J.L. y Harvey, P.H. 1982. Carnivore home-range size, metabolic needs and ecology. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 10: 57–63.
- Godinot, M. y Prasad, G.V.R. 1994. Discovery of Cretaceous arboreal eutherians. *Naturwissenschaften* 81: 79–81.
- Goin, F.J., Montalvo, C. y Visconti, G. 2000. Los marsupiales (Mammalia) del Mioceno Superior de la Formación Cerro Azul (Provincia de La Pampa, Argentina). *Estudios Geológicos* 56: 101–126.
- Goldstein, I. 1991. Spectacled bear predation and feeding behavior on livestock in Venezuela. *Studies on Neotropical Fauna and Environmental* 26: 231–235.
- Gompper, M.E. 1995. *Nasua narica*. *Mammalian Species* 487: 1–10.
- Gompper, M.E. y Decker, D.M. 1998. *Nasua nasua*. *Mammalian Species* 580: 1–9.
- González-Maya, J.F, Vela-Vargas, I.M., Jiménez- Alvarado, J.S., Hurtado-Moreno, A.P., Moreno, C., Aconcha-Abril, I. y Zárrate-Charry, D.A. 2015 First sympatric records of Coatis (*Nasuella olivacea* and *Nasua nasua*; Carnivora: Procyonidae) from Colombia. *Small Carnivore Conservation* 52–53: 93–100.
- Goodall, C. 1991. Procrustes methods in the statistical analysis of shape. *Journal of the Royal Statistical Society Series B* 53: 285–339.
- Goldman, E.A. y Jackson, H.H. 1950. Raccoons of north and middle America. *North American Fauna* 1–153.
- Gowell, R.C. 1897. Myology of the hind limb of the raccoon (*Procyon lotor*). *Kansas University Quarterly* 6: 121–126
- Gregory, W.K. 1936. On the phylogenetic relationships of the giant panda (*Ailuropoda*) to other arctoid Carnivora. *American Museum Novitates* 878: 1–29.
- Goslow, G.E., Seeherman, H.J., Taylor, C.R., McCutchin, M.N. y Heglund, N.C. 1981. Electrical activity and relative length changes of dog limb muscles as a function of speed and gait. *Journal of Experimental Biology* 94: 15–42.
- Guimarães, F. de Rezende. 2014. [Aspectos anatômicos dos músculos caudais e mediais da coxa do quati (*Nasua nasua*, Linnaeus, 1766). Tese (Doutorado). Universidade Federal de Goiás. Inédita]

- Hammer, Ø., Harper, D.A.T. y Ryan, P.D. 2001. PAST-Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electrónica* 4: 9.
- Harestad, A.S. y Bunnell, F.L. 1979. Home Range and Body Weight-A Reevaluation. *Ecology* 60: 389–402.
- Heinrich, R.E. y Houde, P. 2006. Postcranial anatomy of *Viverravus* (Mammalia, Carnivora) and implications for substrate use in basal Carnivora. *Journal of Vertebrate Paleontology* 26: 422–435.
- Heinrich R.E. y Rose K.D. 1997. Postcranial morphology and locomotor behaviour of two early Eocene miacoid carnivorans, *Vulpavus* and *Didymictis*. *Paleontology* 40: 279–305.
- Helgen, K.M., Maldonado, J.E., Wilson, D.E. y Buckner, S.D. 2008. Molecular confirmation of the origin and invasive status of West Indian raccoons. *Journal of Mammalogy* 89: 282–291.
- Helgen, K.M., Pinto, C.M., Kays, R., Helgen, L.E., Tsuchiya, M.T., Quinn, A. y Wilson, D.E. 2013. Taxonomic revision of the olingos (*Bassaricyon*), with description of a new species, the Olinguito. *ZooKeys* 324: 1–83.
- Helgen, K.M., Kays, R., Helgen, L.E., Tsuchiya-Jerep, M.T., Pinto, C.M., Koepfli, K.P., Eizirik, E. y Maldonado, J.E. 2009. Taxonomic boundaries and geographic distributions revealed by an integrative systematic overview of the mountain coatis *Nasuella* (Carnivora: Procyonidae). *Small Carnivore Conservation* 41: 65–74.
- Helgen, K.M. y Wilson, D.E. 2003. Taxonomic status and conservation relevance of the raccoons (*Procyon* spp.) of the West Indies. *Journal of Zoology* 259: 69–76.
- Helgen, K.M. y Wilson, D.E. 2005. 20. A Systematic and zoogeographic overview of the raccoons of Mexico and Central America. En: V. Sánchez-Cordero y R.A. Medellín (Eds.), *Contribuciones mastozoológicas en homenaje a Bernardo Villa*. Instituto de Biología, UNAM, Instituto de Ecología, UNAM, CONABIO, México, p. 221–236.
- Hildebrand, M. 1985. Digging of quadrupeds. En: M. Hildebrand, D.M. Bramble, K.F. Liem y D.B. Wake (Eds.), *Functional vertebrate morphology*. Belknap Press, Cambridge, Massachusetts y Londres, p. 89–109.

- Hildebrand, M. 1988. *Analysis of Vertebrate Structure*. 3ra edición, John Wiley & Sons, New York.
- Hollister, N. 1915. The genera and subgenera of raccoons and their allies. *Proceedings of the United States National Museum* 49: 143–150.
- Howell, A.B. 1944. *Speed in animals, their specialization for running and leaping*. Chicago University Press, Chicago, 270 p.
- Hrdlicka, A. 1912. *Early Man in South America*. Government Printing Office, Washington, 405 p.
- Iwaniuk, A.N., Pellis, S.M. y Whishaw, I.Q. 1999. The relationship between forelimb morphology and behaviour in North American carnivores (Carnivora). *Canadian Journal of Zoology* 77: 1064–1074.
- Iwaniuk, A.N., Pellis, S.M. y Whishaw, I.Q. 2001. Are long digits correlated with high forepaw dexterity? A comparative test in terrestrial carnivores (Carnivora). *Canadian Journal of Zoology*, 79: 900-906.
- Jackson, J.B. y Erwin, D.H. 2006. What can we learn about ecology and evolution from the fossil record? *Trends in Ecology & Evolution* 21: 322–328.
- Janis, C.M. y Figueirido, B. 2014. Forelimb anatomy and the discrimination of the predatory behavior of carnivorous mammals: the Thylacine as a case study. *Journal of morphology* 275: 1321–1338.
- Jaramillo, C., Moreno, E., Ramírez, V., da Silva, S., Barrera, A., Sánchez, C., Morón, S., Herrera, F., Escobar, J., Koll, R., Manchester, S.R. y Hoyos, N. 2014. Palynological record of the last 20 million years in Panama. En: W.D. Stevens, O.M. Montiel y P.H. Raven (Eds.), *Paleobotany and Biogeography: A Festschrift for Alan Graham in His 80th Year*. Monographs in Systematic Botany 128, Missouri Botanical Garden Press, St. Louis, p. 134–253.
- Jenkins, F.A. Jr. 1973. The functional anatomy and evolution of the mammalian humero-ulnar articulation. *American Journal of Anatomy* 137: 281–298.
- Jenkins, F.A. Jr. y Camazine, SM. 1977. Hip structure and locomotion in ambulatory and cursorial carnivores. *Journal of Zoology* 181: 351–370.

- Jenkins, F.A. Jr. y McClearn, D. 1984. Mechanisms of hind foot reversal in climbing mammals. *Journal of Morphology* 182: 197–219.
- Jetz, W., Carbone, C., Fulford, J. y Brown, J.H. 2004. The scaling of animal space use. *Science* 306: 266–268.
- Johnson, C.N. 2002. Determinants of loss of mammal species during the late quaternary ‘megafauna’ extinctions: life history and ecology, but not body size. *Proceedings of the Royal Society of London B*: 269: 2221–2227.
- Jolicoeur, P. y Mosimann, J.E. 1960. Size and shape variation in the painted turtle. A principal component analysis. *Growth* 24: 339–354.
- Jones, J.K. y Lawlor, T.E. 1965. Mammals from Isla Cozumel, Mexico, with description of a new species of harvest mouse. *University of Kansas publications, Museum of Natural History* 16: 409–419.
- Jones, K.E., Bielby, J., Cardillo, M., Fritz, S.F., O'Dell, J., Orme, C.D.L., Safi, K., Sechrest, W., Boakes, E.H., Carbone, C., Connolly, C., Cutts, M.J., Foster, J.K., Grenyer, R., Habib, M., Plaster, C.A., Price, S.A., Rigby, E.A., Rist, J., Teacher, A., Bininda-Emonds, O.R.P., Gittleman, J.L., Mace, G.M. y Purvis, A. 2009. PanTHERIA: a species-level database of life history, ecology, and geography of extant and recently extinct mammals. *Ecology* 90: 2648–2648.
- Juárez-Casillas, L.A. y Varas, C. 2011. Genética evolutiva y molecular de la familia Ursidae: una revisión bibliográfica actualizada. *Therya* 2: 47–65.
- Kardong, K. 2007. Vertebrados: Anatomía Comparada, Función y Evolución. McGraw-Hill-Interamericana, Madrid, 800 p.
- Kasper, C.B., Soares, J.B. y Freitas, T.R. 2012. Differential patterns of home-range, net displacement and resting sites use of *Conepatus chinga* in southern Brazil. *Mammalian Biology-Zeitschrift für Säugetierkunde* 77: 358–362.
- 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.
- Kays, R.W. y Gittleman, J.L. 2001. The social organization of the kinkajou *Potos flavus* (Procyonidae). *Journal of Zoology* 253: 491–504.

- Kays, R. 2009. Family Procyonidae (Raccoons). En: D.E. Wilson y R.A. Mittermeier (Eds.), *Handbook of the Mammals of the World. 1. Carnivores*. Editorial Lynx, Barcelona, p. 504–531.
- Kleiber, M. 1932. Body size and metabolism. *Hilgardia* 6: 315–353.
- Kleiber, M. 1947. Body size and metabolic rate. *Physiological Reviews* 27: 511–541.
- Klingenberg, C.P. 2011. MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics. *Molecular Ecology Resources* 11: 353–357.
- Klingenberg, C.P. y Gidaszewski, N.A. 2010. Testing and quantifying phylogenetic signals and homoplasy in morphometric data. *Systematic biology* 59: 245–261.
- Koehl, M.A.R. 1996. When does morphology matter? *Annual Reviews in Ecology and Systematics* 27: 501–542.
- 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.
- Kortlucke, S.M. 1973. Morphological variation in the Kinkajou, *Potos flavus* (Mammalia: Procyonidae), in Middle America. *Occasional papers of the Museum of Natural History, the University of Kansas*, 34–36 p.
- Kraglievich, L. 1934. La antigüedad Pliocena de las faunas de Monte Hermoso y Chapadmalal, deducidas de su comparación con las que le precedieron y sucedieron. En: A.J. Torcelli (Ed.), *Obras de Geología y Paleontología III*. Ministerio de Obras Públicas, Taller de Impresiones Oficiales, Buenos Aires, p. 293–433.
- Kraglievich, J.L. y Reig, O.A. 1954. Un nuevo prociónido del Plioceno de Las Playas (Provincia de Córdoba). *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 9: 210–231.
- Kraglievich, J.L. y Olazabal, A.G. 1959. Los prociónidos extinguidos del género *Chapalmalania* Ameghino. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales, Zoología* 6: 1–59.
- Lacy, M.K. 1983. [Home range size, intraspecific spacing and habitat preference of ringtails (*Bassariscus astutus*) in a riparian forest in California. M.S. thesis, Universidad de California, Sacramento, 64 p. Inédita.].

- Lankester, E. 1901. On the Affinities of *Æluropus melanoleucus*, A. Milne-Edwards. *Transactions of the Linnean Society of London* 8: 163–172.
- Latorre, C., Quade, J. y McIntosh, W.C. 1997. The expansion of the C4 gases and global changes in the Late Miocene: Stable isotope evidence from the Americas. *Earth and Planetary Science Letters* 146: 83–96.
- Larivière, S. 2004a. Raccons and relatives (Procyonidae). En: D.G. Kleiman, V. Geist y M.C. McDade (Eds.), *Grzimek's Animal Life Encyclopedia. Volume 14. Mammals III*. 2da edición, Thomson-Gale, p. 309–317.
- Larivière, S. 2004b. Weasels, badgers, skunks, and otters (Mustelidae). En: D.G. Kleiman, V. Geist y M.C. McDade (Eds.), *Grzimek's Animal Life Encyclopedia. Volume 14. Mammals III*. 2da edición, Thomson-Gale, p. 319–334.
- Le Roux, J.P. 2012a. A review of Tertiary climate changes in southern South America and the Antarctic Peninsula. Part 1: oceanic conditions. *Sedimentary Geology* 247–248: 1–20.
- Le Roux, J.P. 2012b. A review of Tertiary climate changes in southern South America and the Antarctic Peninsula. Part 2: continental conditions. *Sedimentary Geology* 247–248: 21–38.
- Lessa, G., Cartelle, C., Faria, H.D. y Gonçalves, P.R. 1998. Novos achados de mamíferos carnívoros do Pleistoceno final–Holoceno em grutas calcárias do estado da Bahia. *Acta Geologica Leopoldensia* 21: 157–169.
- Lessertisseur, J. y Saban, R. 1967. Généralités sur le squelette. En: P.P. Grassé (Ed.), *Traité de Zoologie, anatomie, systématique, biologie*. Tomo 16, fasc. I. Masson y Cie., París. p. 709–1078.
- Liem, K.F.B., Walker, W.E., Grande, W.F. y Liem, L.K.F. 2001. Functional anatomy of the vertebrates: an evolutionary perspective. 3ra edición, Harcourt College Publishers, San Diego, 758 p.
- Lima, V.M., Pereira, F.C. y Pereira, K.F. 2010. Estudo morfológico dos músculos do antebraço de mão-pelada (*Procyon cancrivorus*–Cuvier 1798). *Bioscience Journal* 26: 109–114.
- Linares, O.J. 1981. Tres nuevos carnívoros prociónidos fósiles del Mioceno de Norte y Sudamérica. *Ameghiniana* 18: 113–121.

- Lindstedt, S.L., Miller, B.J. y Buskirk, S.W. 1986. Home range, time, and body size in mammals. *Ecology* 67: 413–418.
- Liu, M., Zack, S.P., Lucas, L., Allen, D. y Fisher, R.E. 2015. Hindlimb myology of the ringtail (*Bassariscus astutus*) and the myology of hind foot reversal. *Journal of Mammalogy* 97: 211–233.
- Lotze, J. y Anderson, S. 1979. *Procyon lotor*. *Mammalian Species* 119: 1–8.
- Luterbacher, H.P., Ali, J.R. y Brinkhuis, H. 2004. *The Paleogene Period*. En: F.M. Gradstein, J.G. Ogg y A.G. Smith (Eds.). *A Geologic Time Scale 2004*. Cambridge University Press, Londres, p. 384–408.
- Losos, J.B. y Miles, D.B. 1994. Adaptation, constraint, and the comparative method: phylogenetic issues and methods. En: P.C. Wainwright (Ed.), *Ecological morphology. Integrative organismal biology*. University of Chicago Press, Chicago, p. 60–98.
- Lyall-Watson, M. 1963. A critical re-examination of food “washing” behaviour in the raccoon (*Procyon lotor* Linn.). *Journal of Zoology* 141: 371–393.
- Lynch, E.R. 2012. Cursorial Adaptations in the Forelimb of the Giant Short-Faced Bear, *Arctodus simus*, Revealed by Traditional and 3D Landmark Morphometrics. *Electronic Theses and Dissertations*, Paper 1477. <http://dc.etsu.edu/etd/1477>.
- Mackintosh, B.A. 1875. Notes on the myology of the coati-mondi (*Nasua narica* and *N. fusca*) and common marten (*Martes foina*). *Proceedings of the Royal Irish Academy Science* 2: 48–55.
- Maddison, W.P. 1991. Squared-change parsimony reconstructions of ancestral states for continuous-valued characters on a phylogenetic tree. *Systematic Biology* 40: 304–314.
- Maddison, W.P. y Maddison, D.R. 2010. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 2.75. Disponible en: mesquiteproject.org/mesquite/download/download.html.
- Marshall, L. 1977. Evolution of the carnivorous adaptive zone in South America. En: M.K. Hecht, P.C. Gody y B.M. Hecht (Eds.), *Major patterns in vertebrate evolution*. Plenum, New York, p. 709–721.
- Marshall, L.G. 1978. Evolution of the Borhyaenidae, extinct South American predaceous marsupials. *University of California Publications in Geological Sciences* 117: 1–89.

- Marshall, L.G. y Cifelli, R.L. 1990. Analysis of changing diversity patterns in Cenozoic Land Mammal Age faunas South America. *Palaeovertebrata* 19: 169–210.
- Marshall, L.G., Butler, R.F., Drake, R.E., Curtis, G.H. y Tedford, R.H. 1979. Calibration of the Great American Interchange. *Science* 204: 272–279.
- Marshall, L.G. y Patterson, B. 1981. Geology and geochronology of the mammal-bearing Tertiary of the Valle de Santa María and Rio Corral Quemado, Catamarca province, Argentina. *Fieldiana Geology* 1321: 1–80.
- Martín-Serra, A., Figueirido, B. y Palmqvist, P. 2014. A three-dimensional analysis of morphological evolution and locomotor performance of the carnivoran forelimb. *PLoS One* 9: e85574.
- Martín-Serra, A., Figueirido, B. y Palmqvist, P. 2016. In the pursuit of the predatory behavior of Borophaginae (Mammalia, Carnivora, Canidae): inferences from forelimb morphology. *Journal of Mammalian Evolution* 23: 237–249.
- Maynard-Smith, M.J. y Savage, R.J. 1956. Some locomotory adaptations in mammals. *Journal of the Linnean Society (Zoology)* 42: 603–622.
- McClearn, D. 1985. Anatomy of raccoon (*Procyon lotor*) and coati (*Nasua narica* and *N. nasua*) forearm and leg muscles: relations between fiber length, moment-arm length, and joint angle excursion. *Journal of Morphology* 183: 87–115.
- McClearn, D. 1992. Locomotion, posture, and feeding behavior of kinkajous, coatis, and raccoons. *Journal of Mammalogy* 73: 245–261.
- McDonald, H.G. y De Muizon, C. 2002. The cranial anatomy of *Thalassocnus* (Xenarthra, Mammalia), a derived Nothrothere from the Neogene of the Pisco Formation (Peru). *Journal of Vertebrate Paleontology* 22: 349–365.
- McEvoy, J.S. 1982. Comparative myology of the pectoral and pelvic appendages of the North American porcupine (*Erethizon dorsatum*) and the prehensile-tailed porcupine (*Coendou prehensilis*). *Bulletin of the American Museum of Natural History* 173: 337–421.
- MacFadden, B.J. 2005. Diet and habitat of toxodont megaherbivores (Mammalia, Notoungulata) from the late Quaternary of South and Central America. *Quaternary Research* 64: 113–124.

- MacFadden, B.J., Cerling, T.E. y Prado, J.L. 1996. Cenozoic terrestrial ecosystem evolution in Argentina: evidence from carbon isotopes of fossil mammal teeth. *Palaios* 11: 319–327.
- McFadden, K.W. 2004. *The ecology, evolution and natural history of the endangered carnivores of Cozumel Island, Mexico*. PhD Dissertation, Universidad de Columbia, Nueva York, 148 p. Disponible online en http://www.carnivoreconservation.org/files/thesis/mcfaden_2004_phd.pdf
- McFadden, K.W., Sambrotto, R.N., Medellín, R.A. y Gompper, M.E. 2006. Feeding habits of endangered pygmy raccoons (*Procyon pygmaeus*) based on stable isotope and fecal analyses. *Journal of Mammalogy* 87: 501–509.
- McKay, R., Naisha, T., Carter, L., Riesselman, C., Dunbar, R., Sjunneskog, C., Winter, D., Sangiorgi, F., Warreng, C., Pagani, M., Schoutenh, S., Willmoth, V., Levyi, R., DeContoj, R. y Powellk, R.D. 2012. Antarctic and Southern Ocean influences on Late Pliocene global cooling. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 109: 6423–6428.
- McKenna, M.C. y Bell, S.K. 1997. *Classification of Mammals Above the Species Level*. Columbia University Press, New York, 640 p.
- McNab, B.K. 1973. Body-weight, energetics, and the determination of body temperature. *Journal of Experimental Biology* 58: 277–280.
- McNab, B.K. 1980. Food habits, energetics, and the population biology of mammals. *American Naturalist* 116: 106–124.
- McNab, B.K. 2008. An analysis of the factors that influence the level and scaling of mammalian BMR. *Comparative Biochemistry Physiology Part A: Molecular and integrative physiology* 151: 5–28.
- Meiri, S., Dayan, T. y Simberloff, D. 2005. Variability and correlations in carnivore crania and dentition. *Functional Ecology* 19: 337–343.
- Merriam, C.H. 1901. Six new mammals from Cozumel Island, Yucatan. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 14: 99–104.
- Meléndez, B. 1998. Paleobiología. En: *Tratado de Paleontología*. Tomo I, 1^{ra} ed. Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Madrid, p. 460. ISBN13:9788400077907

- Mivart, S.G. 1885. On the anatomy, classification, and distribution of the Arctoidea. *Journal of Zoology* 53: 340–404.
- Moore, A.L., Budny, J.E., Russell, A.P. y Butcher, M.T. 2013. Architectural specialization of the intrinsic thoracic limb musculature of the American badger (*Taxidea taxus*). *Journal of Morphology* 274: 35–48.
- Moreno, F.P. y Mercerat, A. 1891. Exploración arqueológica de la Provincia de Catamarca. *Revista del Museo de La Plata, Paleontología* 1: 222–236.
- Morgan, C.C. 2009. Geometric morphometrics of the scapula of South American caviomorph rodents (Rodentia: Hystricognathi): form, function and phylogeny. *Mammalian Biology-Zeitschrift für Säugetierkunde* 74: 497–506.
- Morgan, C.C. y Álvarez, A. 2013. The humerus of South American caviomorph rodents: shape, function and size in a phylogenetic context. *Journal of Zoology* 290: 107–116.
- Morgan, C.C. y Verzi, D.H. 2011. Carpal-metacarpal specializations for burrowing in South American octodontoid rodents. *Journal of Anatomy* 219: 167–175.
- Morgan, C.C. y Verzi, D.H. 2006. Morphological diversity of the humerus of the South American subterranean rodent *Ctenomys* (Rodentia, Ctenomyidae). *Journal of Mammalogy* 87: 1252–1260.
- Mosimann, J.E. y James, F.C. 1979. New statistical methods for allometry with application to Florida red-winged blackbirds. *Evolution* 33: 444–459.
- Muñoz-García, A. y Williams, J.B. 2005. Basal metabolic rate in carnivores is associated with diet after controlling for phylogeny. *Physiological and Biochemical Zoology* 78: 1039–1056.
- Myserud, A., Pérez-Barbería, F.J. y Gordon, I.J. 2001. The effect of season, sex and feeding style on home range area versus body mass scaling in temperate ruminants. *Oecologia* 127: 30–39.
- Nomina Anatomica Veterinaria 2012. *International Committee on Veterinary Gross Anatomical Nomenclature*. 5ta edición, Department of Veterinary Anatomy, Cornell University, Ithaca, 166 p.

- Nyakatura, K. y Bininda-Emonds, O.R. 2012. Updating the evolutionary history of Carnivora (Mammalia): a new species-level supertree complete with divergence time estimates. *BMC biology* 10: 12. Doi: 10.1186/1741-7007-10-12
- Nowak, R.M. 2005. *Walker's Carnivores of the World*. 7ma edición, Hopkins University Press, Baltimore y Londres, 328p.
- O'Dea, A., Lessios, H.A., Coates, A.G., Eytan, R.I., Restrepo-Moreno, S.A., Cione, A.L y Stallard, R.F. 2016. Formation of the Isthmus of Panama. *Science Advances* 2: e1600883. Doi: 10.1126/sciadv.1600883
- Ollier, S., Couteron, P. y Chessel, D. 2006. Orthonormal transform to decompose the variance of a life-history trait across a phylogenetic tree. *Biometrics* 62: 471–477.
- Ollivier, F.J., Samuelson, D.A., Brooks, D.E., Lewis, P.A., Kallberg, M.E. y Komáromy, A.M. 2004. Comparative morphology of the tapetum lucidum (among selected species). *Veterinary Ophthalmology* 7: 11–22.
- 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., Ortiz-Jaureguizar, E. y Prado, J.L. 1996. Land Mammals: Paradigm for Cenozoic South American Geobiotic Evolution. En: G. Arratia (Ed.), *Contributions of Southern South America to Vertebrate Paleontology. Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen, (A) Geologie und Paläontologie* 30: 265–319.
- Pascual, R. 1996. Late Cretaceous–Recent land mammals. An approach to South American geobiotic evolution. *Mastozoología Neotropical* 3: 133–152.
- Pascual, R. y Bondesio, P. 1982. Un roedor Cardiatheriinae (Hydrochoeridae) de la Edad Huayqueriense (Mioceno tardío) de La Pampa. Sumario de los ambientes terrestres en la Argentina durante el Mioceno. *Ameghiniana* 19: 19–35.
- Pascual, R. y Ortiz-Jaureguizar, E. 1990. Evolving climates and mammal faunas in Cenozoic South America. *Journal of Human Evolution* 19: 23–60.
- Pascual, R., Vucetich, M.G., Scillato-Yané, G.J. y Bond, M. 1985. Main pathways of mammalian diversification in South America. En: F. Stelhi y S.D. Webb (Eds.), *The Great American Biotic Interchange*. Plenum Press, New York, p. 219–247.

- Patterson, B. y Pascual, R. 1968. The fossil mammal fauna of South America. *The Quarterly Review of Biology* 43: 409–451.
- Patterson, B. y Pascual, R. 1972. The fossil mammal fauna of South America. En: Keast A, Erk FC, Glass B (Eds.), *Evolution, mammals and southern continents*. State University of New York Press, New York, p. 274–309.
- Paula-Couto, C. 1970. Paleontologia da região de Lagoa Santa, Minas Gerais, Brasil. *Boletim Museo Historia Natural* 1: 1–21.
- Pereira, K.F., de Souza, D.R., Ferreira, L.S. y Ribeiro, A.R. 2012. Aspectos morfológicos dos músculos da cabe e pescoço do mão pelada (*Procyon cancrivorus*). *SaBios-Revista de Saúde e Biologia*, 7: 1–8.
- Pereira, F.C., Lima, V.M. y Pereira, K.F. 2010a. Descrição anatômica dos músculos da perna de *Procyon cancrivorus* (Cuvier 1798). *Biotemas* 23: 159–165.
- Pereira, F.C., Lima, V.M. y Pereira, K.F. 2010b. Morfologia dos músculos da coxa de mão-pelada (*Procyon cancrivorus*) (Cuvier 1798). *Ciência Animal Brasileira* 11: 947–954.
- Peters, R.H. y Raelson, J.V. 1984. Relations between individual size and mammalian population density. *American Naturalist* 124: 498–517.
- Peters, R.H. y Wassenberg, K. 1983. The effect of body size on animal abundance. *Oecologia* 60: 89–96.
- Pieri, N.C., Mançaneres, C.A., Bertassoli, B., Lima, J.M., Thomaz, J.M. y Carvalho, A.F. 2011. Classificação morfofuncional dos dentes de quati, *Nasua nasua*. *Pesquisa Veterinária Brasileira* 31: 447–451.
- Pine, R.H., Miller, S.D. y Schamberger, M.L. 1979. Contributions to the mammalogy of Chile. *Mammalia* 43: 339–376.
- Poglayen-Neuwall, I. 1966. On the marking behavior of the kinkajou (*Potos flavus* Schreber). *Zoologica* 51: 137–141.
- Poglayen-Neuwall, I. 1973. The odorous olingo. *Animal Kingdom* 76: 10–14.
- Poglayen-Neuwall, I. y Toweill, D.E. 1988. *Bassariscus astutus*. *Mammalian Species* 327: 1–8.
- Pohle, H. 1917. *Pseudobassariscus riggsi*, gen. nov., spec. nov. für *Amphictis* spec. *Riggs. Sitzungsberichte der Gesellschaft Naturforschender Freunde zu Berlin* 403–411 p.

- Polly, P.D. 2007. Limbs in mammalian evolution. En: B.K. Hall (Ed.), *Fins into Limbs: Evolution, Development and Transformation*. University of Chicago Press, Chicago, p. 245–268.
- Polly, P.D. y Macleod, N. 2008. Locomotion in fossil Carnivora: an application of eigensurface analysis for morphometric comparison of 3D surfaces. *Palaeontologia Electronica* 11: 10–13.
- Prange, S. y Prange, T.J. 2009. *Bassaricyon gabbii* (Carnivora: Procyonidae). *Mammalian Species* 826: 1–7.
- Presley, S.J. 2000. *Eira barbara*. *Mammalian species* 636: 1–6.
- Prevosti, F.J. y Pardiñas, U.F.J. 2009. Comentarios en: “The oldest South American Cricetidae (Rodentia) and Mustelidae (Carnivora): Late Miocene faunal turnover in central Argentina and the Great American Biotic Interchange” por D.H. Verzi y C.I. Montalvo [Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 267 (2008) 284–291]. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 280: 543–547.
- Prevosti, F.J. y Soibelzon, L.H. 2012. Evolution of the South American carnivores (Mammalia, Carnivora): a paleontological perspective. En: B.D. Patterson y L.P. Costa (Eds.), *Bones, clones, and biomes: an 80–million year history of modern Neotropical mammals*. University of Chicago Press, Chicago, p. 102–122.
- 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.
- Quaife L.R. 1978. [The form and function of the North American badger (*Taxidea taxus*) in relation to its fossorial way of life. PhD Thesis, The University of Calgary, Calgary. Inédita].
- Core Team, 2016. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>
- Radinsky, L.B. 1987. *The Evolution of Vertebrate Design*. The University of Chicago Press, Chicago y Londres, 188 p.

- Ramírez, M.A., Prevosti, F.J., Acosta, A., Buc, N. y Loponte, D. 2015. On the presence of *Nasua Storr* (Carnivora, Procyonidae) in the Buenos Aires province in the late Holocene. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales* 17: 51–58.
- Reguero, M.A. y Candela, A.M. 2011. Late Cenozoic mammals from the northwest of Argentina. En: J.A. Salfity y R.A. Marquillas (Eds.), *Cenozoic Geology of the Central Andes of Argentina*. SCS Publisher, Salta, p. 411–426.
- Reig, O. 1981. *Teoría del origen y desarrollo de la fauna de mamíferos de América del Sur*. Monographie Naturae publicadas por el Museo Municipal de Ciencias Naturales Lorenzo Scaglia, Mar del Plata, p. 162.
- Ringuelet, A.B. 1966. Marsupialia. En: A.V. Borrello (Ed.), *Paleontografía Bonaerense*. Comisión de Investigaciones Científicas, Buenos Aires, 4: 46–59.
- Roberts, D. 1974. Structure and function of the primate scapula. En: F.A. Jenkins (Ed.), *Primate locomotion*. Academic Press Inc., Nueva York, p. 171–200.
- Rodríguez, S.G., Soibelzon, L.H., Rodrigues, S., Morgan, C.C., Bernardes, C., Avilla, L. y Lynch, E. 2013. First record of *Procyon cancrivorus* (G. Cuvier, 1798) (Carnivora, Procyonidae) in stratigraphic context in the late Pleistocene of Brazil. *Journal of South American Earth Sciences* 45: 1–5.
- Rodríguez-Bolaños, A., Sánchez, P. y Cadena, A. 2003. Patterns of activity and home range of Mountain Coati *Nasuella olivacea*. *Small Carnivore Conservation* 29: 16–19.
- Rohlf, F.J. 1990. Morphometrics. *Annual Review of Ecology and Systematics* 21: 299–316.
- Rohlf, F.J. 2013. TpsUtil, ver. 1.56. Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook, Stony Brook.
- Rohlf, F.J. y Slice, D. 1990. Extensions of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks. *Systematic Biology* 39: 40–59.
- Rohlf, F.J. 1999. Shape statistics: Procrustes superimpositions and tangent spaces. *Journal of Classification* 16: 197–223.
- Rohlf, F.J. 2015. The tps series of software. *Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy* 26: 9–12.

- Rose, K.D. y Chinnery, B.J. 2004. The postcranial skeleton of early Eocene rodents. *Bulletin of Carnegie Museum of Natural History* 36: 211–244.
- Rovereto, C. 1914. Los estratos araucanos y sus fósiles. *Anales del Museo Nacional de Historia Natural de Buenos Aires* 25: 1–247.
- Saint-Hilaire, E.G. y Cuvier, F.G. 1795. Mémoire sur une nouvelle division des mammifères, et les principes qui doivent servir de base dans cette sorte de travail, lu à la Société d'Histoire naturelle, le premier floréal de l'an troisième. *Magazine Encyclopédique* 2: 164–187.
- Salles, L., Cartelle, C., Guedes, P.G., Boggiani, P.C., Janoo, A., Claudis, A.M. y Russo, C.A.M. 2006. Quarternary mammals from Serra da Bodoquena, Mato Grosso do Sul, Brazil. *Boletim do Museu Nacional. Zoologia* 521: 1–12.
- Samuels, J.X., Meachen, J.M. y Stacey, A. S. 2013. Postcranial morphology and the locomotor habits of living and extinct carnivorans. *Journal of Morphology* 274: 121–146.
- Samuels, J.X. y van Valkenburgh, B. 2008. Skeletal indicators of locomotor adaptations in living and extinct rodents. *Journal of Morphology* 269: 1387–1411.
- Meachen-Samuels, J. y van Valkenburgh, B. 2009. Forelimb indicators of prey-size preference in the Felidae. *Journal of Morphology* 270: 729–744.
- Sargis, E.J. 2002a. Functional morphology of the forelimb of tupaiids (Mammalia, Scandentia) and its phylogenetic implications. *Journal of Morphology* 253: 10–42.
- Sargis, E.J. 2002b. Functional Morphology of the Hindlimb of Tupaiids (Mammalia, Scandentia) and Its Phylogenetic Implications. *Journal of Morphology* 254: 149–185.
- Sato, J.J., Mieczyslaw, W., Prevosti, F.J., D'Elía, G., Begg, C., Begg, K., Hosoda, T., Campbell, K.L., Suzuki, H. 2012. Evolutionary and biogeographic history of weasel-like carnivorans (Musteloidea). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 63: 745–757.
- Schaller, G.B. 1983. Mammals and their biomass on a Brazilian ranch. *Arquivos de Zoologia* 31: 1–36.
- Schmidt-Nielsen, K. 1984. *Scaling: why is animal size so important?* Cambridge University Press, Cambridge, 245 p.

- Schutz, H. y Guralnick, R.P. 2007. Postcranial element shape and function: assessing locomotor mode in extant and extinct mustelid carnivorans. *Zoological Journal of the Linnean Society* 150: 895–914.
- Scillato-Yané, G.J. 1986. Los Xenarthra fósiles de Argentina (Mammalia, Edentata). 4° Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía (Mendoza), *Actas* 2: 151–165.
- Simpson, G.G. 1945. The principles of classification and a classification of mammals. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 85: 1–350.
- Simpson, G.G. 1950. History of the Fauna of Latin America. *American Scientist* 38: 36–189.
- Simpson, G.G. 1970. The argyrolagidae, extinct South American marsupials. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College* 129: 1–86.
- Simpson, G.G. 1972. Didelphidae from the Chapadmalal formation in the Museo Municipal de Ciencias Naturales of Mar del Plata. *Publicaciones del Museo Municipal de Ciencias Naturales G. Scaglia* 2: 1–37.
- Simpson, G.G. 1980. *Splendid Isolation: The Curious History of South American Mammals*. Yale University Press, New Haven, 266 p.
- Sisson, S. y Grossman, J.D. 1985. *Anatomía de los Animales Domésticos*. 5ta edición, Editorial Masson, Barcelona, 1046 p.
- Slijper, E.J. 1946. Comparative biologic-anatomical investigations on the vertebral column and spinal musculature of mammals. *Verhandelingen der Koninklijke Nederlandsche Akademie van Wetenschappen, afd. Naturkunde (Tweede Sectie)* 42: 1–128.
- Smith, R.J. 1981. On the definition of variables in studies of primate dental allometry. *American Journal of Physical Anthropology* 55: 323–329.
- Snowdon, P. 1991. A ratio estimator for bias correction in logarithmic regressions. *Canadian Journal of Forest Research* 21: 720–724.
- Soibelzon, E., Zurita, A.E., Gasparini, G.M. y Soibelzon, L.H. 2008. Análisis faunístico de vertebrados de las “toscas del Río de La Plata” (Buenos Aires, Argentina): un yacimiento paleontológico en desaparición. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales* 10: 291–308.

- 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. *Paläontologische Zeitschrift* 85: 83–89.
- Soibelzon, L.H. y Bond, M. 2013. Revisión de los carnívoros (Carnivora, Mammalia) acuáticos y continentales del Mioceno de la Mesopotamia argentina. En: D. Brandoni y J. Noriega (Eds.), *El Neógeno de la Mesopotamia argentina. Publicación Especial de la Asociación Paleontológica Argentina* 14: 170–178.
- Soibelzon, L.H. y Prevosti, F.J. 2007. Los carnívoros (Carnivora, mammalia) terrestres del Cuaternario de América del Sur. En: G.X. Pons y D. Vicens (Eds.), *Geomorphologia Litoral i Quaternari. Homenatge a D. Joan Cuerda Barceló. Monografies de la Societat d'Història Natural de les Balears* 14: 49–68.
- Soibelzon, L.H. y Prevosti, F. 2012. Fossils of South American Land Carnivores (Carnivora, Mammalia). En: *Molecular population genetics, evolutionary biology and biological conservation of neotropical carnivores*. Nova Science Publisher, Nueva York, p. 509–530.
- Soibelzon, L.H., Pomi, L.M., Tonni, E.P., Rodriguez, S y Dondas, A. 2009. First Report of a Short-Faced Bears’ den (*Arctotherium angustidens*). Palaeobiological and Palaeoecological implications. *Alcheringa* 33: 211–222.
- Soibelzon, L.H. y Tarantini, V. 2009. Estimación de la masa corporal de las especies de osos fósiles y actuales (Ursidae, Tremarctinae) de América del Sur. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales, nueva serie* 11: 243–254.
- Soibelzon, L.H., Zurita, A.E., Morgan, C.C., Rodriguez, S., Gasparini, G.M., Soibelzon, E., Schubert, B.W. y Miño-Boilini, Á.R. 2010. Primer registro fósil de *Procyon cancrivorus* (G. Cuvier, 1798) (Carnivora, Procyonidae) en la Argentina. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas* 27: 313–319.
- Spoor, C.F. y Badoux, D.M. 1986. Nomenclatural review of long digital forelimb flexors in carnivores. *The Anatomical Record* 216: 471–473.
- Storr, G.C.C. 1780. *Prodromus methodi mammalium*. Litteris Reissimis, Tubingae, 43 p.

- Szalay, F.S. y Dagosto, M. 1980. Locomotor adaptations as reflected on the humerus of Paleogene primates. *Folia Primatology* 34:1–45.
- Szalay, F.S. y Sargis, E.J. 2001. Model-based analysis of postcranial osteology of marsupials from the Palaeocene of Itaboraí (Brazil) and the phylogenetics and biogeography of Metatheria. *Geodiversitas* 23: 139–302.
- Tambussi, C.P. 2011. Palaeoenvironmental and faunal inferences based on the avian fossil record of Patagonia and Pampa: what works and what does not. *Biological Journal of the Linnean Society* 103: 458–474.
- Tambussi, C.P. y Noriega, J.I. 1996. Summary of the avian fossil record from southern South America. En: G. Arratia (Ed.), *Contributions of Southern South America to Vertebrate Paleontology. Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen, (A) Geologie und Paläontologie* 30: 245–264.
- Tarquini, J., Vilchez-Barral, M.G. y Soibelzon, L.H. 2016. Los prociónidos fósiles de América del Sur. En: F.L. Agnolin, G.L. Lio, F. Brisson Egli, N.R. Chimento y F.E. Novas (Eds.), *Historia evolutiva y paleobiogeográfica de los vertebrados de América del Sur. Contribuciones científicas del MACN* 6: 359–365.
- Taylor, M.E. 1970. Locomotion in some east African viverrids. *Journal of Mammalogy* 51: 42–51.
- Taylor, M.E. 1974. The functional anatomy of the forelimb of some African Viverridae (Carnivora). *Journal of Morphology* 143: 307–335.
- Taylor, M.E. 1976. The functional anatomy of the hindlimb of some African Viverridae (Carnivora). *Journal of Morphology* 148: 227–253.
- Taylor, M.E. 1989. Locomotor adaptations by carnivores. En: J.L. Gittleman (Ed.), *Carnivore Behavior, Ecology, and Evolution*. Cornell University Press, Ithaca, p. 382–409.
- Thomas, O. 1901. New Neotropical mammals, with a note on the species of *Reithrodon*. *Annals and Magazine of Natural History* (series 7) 8: 246–255.
- Toledo, N., Bargo, M.S., Cassini, G.H. y Vizcaíno, S.F. 2012. The forelimb of Early Miocene sloths (Mammalia, Xenarthra, Folivora): morphometrics and functional implications for substrate preferences. *Journal of Mammalian Evolution* 19: 185–198.

- Toledo, N., Cassini, G.H., Vizcaíno, S.F. y Bargo, M.S. 2014. Mass estimation of Santacrucian sloths from the Early Miocene Santa Cruz Formation of Patagonia, Argentina. *Acta Palaeontologica Polonica* 59: 267–280.
- Toledo, N., Bargo, M.S. y Vizcaíno, S.F. 2013. Muscular reconstruction and functional morphology of the forelimb of early Miocene sloths (*Xenarthra*, *Folivora*) of Patagonia. *The Anatomical Record* 296: 305–325.
- Trapp, G.R. 1972. Some anatomical and behavioral adaptations of ringtails, *Bassariscus astutus*. *Journal of Mammalogy* 53: 549–557.
- Urban, D. 1970. Raccoon populations, movement patterns, and predation on a managed waterfowl marsh. *The Journal of Wildlife Management* 34:372–382.
- Van der Klaauw, C.J. 1948. Ecological studies and reviews. IV. Ecological Morphology. *Bibliographia Biotheoretica* 4: 23–111.
- Van Valkenburgh, B. 1987. Skeletal indicators of locomotor behavior in living and extinct carnivores. *Journal of Vertebrate Paleontology* 7: 162–182.
- Van Valkenburgh, B. 1990. Skeletal and dental predictors of body mass in carnivores. En: J. Damuth y B.J. Macfadden (Eds.), *Body Size in Mammalian Paleobiology: Estimation and Biological Implication*. Cambridge University Press, Cambridge, p. 181–205.
- Van Valkenburgh, B., Wang, X. y Damuth, J. 2004. Cope's rule, hypercarnivory, and extinction in North American Canids. *Science* 306: 101–104.
- Van Valkenburgh, B. 2007. Déjà vu: the evolution of feeding morphologies in the Carnivora. *Integrative and Comparative Biology* 47: 147–163.
- Villa-Meza, A., Avila-Flores, R., Cuarón, A.D. y Valenzuela-Galván, D. 2011. *Procyon pygmaeus* (Carnivora: Procyonidae). *Mammalian Species* 43: 87–93.
- 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., Fariña, R.A. y Mazzetta, G.V. 1999. Ulnar dimensions and fossoriality in armadillos. *Acta Theriologica* 44: 309–320.

- Vizcaíno, S.F., Kay, R.F. y Bargo, M.S. 2012. *Early Miocene paleobiology in Patagonia: high-latitude paleocommunities of the Santa Cruz Formation*. Cambridge University Press, Cambridge, 370 p.
- Vizcaíno, S.F. y Milne, N. 2002. Structure and function in armadillo limbs (Mammalia: Xenarthra: Dasypodidae). *Journal of Zoology* 257: 117–127.
- Vizcaíno, S.F., Milne, N. y Bargo, M.S. 2003. Limb reconstruction of *Eutatus seguini* (Mammalia: Xenarthra: Dasypodidae). Paleobiological implications. *Ameghiniana* 40: 89–101.
- Vizcaíno, S.F., Bargo, M.S., Cassini, G.H. y Toledo, N. 2016. Forma y función en paleobiología de vertebrados. Editorial de la Universidad Nacional de La Plata, La Plata, 267 p. Disponible Online en <http://hdl.handle.net/10915/55101>
- Wang, X. 1993. Transformation from plantigrady to digitigrady: functional morphology of locomotion in *Hesperocyon* (Canidae, Carnivora). *American Museum novitates* 3069: 1–23.
- Webb, S.D. 1985. Late Cenozoic mammal dispersal between the Americas. En: F.G. Stehli y S.D. Webb (Eds.), *The Great American Biotic Interchange. Topics in Geobiology 4*. Springer US, Nueva York, p. 357–386
- Werdelin, L. 1987. Jaw geometry and molar morphology in marsupial Carnivores: analysis of a constraint and its macroevolutionary consequences. *Paleobiology* 13: 342–350.
- Werdelin, L. 2009. Radiation, invasion, replacement: Carnivore evolution in South America and Africa compared. *10th Internacional Mammalogical Congress (Mendoza), Proceedings* 1: 61.
- West, G.B., Brown, J.H. y Enquist, B.J. 1997. A general model for the origin of allometric scaling laws in biology. *Science* 276: 122–126.
- White, J. 1993. [Functional and phylogenetic implications of the postcranial skeleton of fossil sloths for the evolution of arboreality in tree sloths. PhD Dissertation, State University of New York at Stony Brook. 835 p. Inédita].

- Widmann, P., de Leon, J. y Duckworth, J. 2008. *Arctictis binturong* (On-line). IUCN Red List of Threatened Species; [2012 Aug 14]. Disponible en <http://www.iucnredlist.org/details/full/41690/0>
- Wiens, J.J., Chippindale, P.T. y Hillis, D.M. 2003. When are phylogenetic analyses misled by convergence? A case study in Texas cave salamanders. *Systematic Biology* 52: 501–514.
- Wilson, D.E. y Mittermeier, R.A. 2009. Handbook of the Mammals of the World. Vol.1: *Carnivora*, editorial Lynx, Barcelona, 727 p.
- Wilson, D.E. y Reeder, D.M. 2005. *Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference*. 3era edición, Johns Hopkins University Press, Baltimore, 142 p.
- Windle, B.C.A. 1888. Notes on the limb myology of *Procyon cancrivorus* and of the Ursidae. *Journal of Anatomical Physiology* 23: 81–89.
- Windle, B.C.A. 1889. The flexors of the digits of the hand. I. The muscular masses in the forearm. *Journal of Anatomy and Physiology* 24: 72–84.
- Windle, B.C.A. y Parsons, F.G. 1897. On the myology of the terrestrial Carnivora. Part I. Muscles of the head, neck and fore-limb. *Proceedings of the Zoological Society of London* 65: 370–409.
- Windle, B.C.A. y Parsons, F.G. 1898. The myology of the terrestrial Carnivora. Part II. *Proceedings of the Zoological Society of London* 66: 152–186.
- Witmer, L.M. 1995. The Extant Phylogenetic Bracket and the importance of reconstructing soft tissues in fossils. En: J. Thomason (Ed.), *Functional morphology in vertebrate paleontology*. Cambridge University Press, Cambridge, p. 19–33.
- Wolsan, M. 1993. Phylogeny and classification of early European Mustelida (Mammalia: Carnivora). *Acta Theriologica* 38: 345–384.
- Wolsan, M. y Lange-Badré, B. 1996. An arctomorph carnivoran skull from the Phosphorites du Quercy and the origin of procyonids. *Acta Palaeontologica Polonica* 41: 277–298.
- Woods, C.A. 1972. Comparative myology of jaw, hyoid, and pectoral appendicular regions of New and Old World hystricomorph rodents. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 147: 115–198. Disponible en <http://digitallibrary.amnh.org/handle/2246/1096>

- Woodward, G., Ebenman, B., Emmerson, M., Montoya, J.M., Olesen, J.M., Valido, y Warren, P.H. 2005. Body size in ecological networks. *Trends in Ecology and Evolution* 20: 402–409.
- Wroe, S., Argot, C. y Dickman, C. 2004. On the rarity of big fierce carnivores and primacy of isolation and area: tracking large mammalian carnivore diversity on two isolated continents. *Proceedings of the Royal Society B* 271: 1203–1211.
- Yonezawa, T., Nikaido, M., Kohno, N., Fukumoto, Y., Okada, N. y Hasegawa, M. 2007. Molecular phylogenetic study on the origin and evolution of Mustelidae. *Gene* 396: 1–12.
- Youlatos, D. 2003. Osteological correlates of tail prehensility in carnivorans. *Journal of Zoology* 259: 423–430.
- Young, N. 2004. Modularity and integration in the hominoid scapula. *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution* 302: 226–240.
- Zachos, J., Pagani, M., Sloan, L., Thomas, E. y Billups, K. 2001. Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma. to present. *Science* 292: 686–693.
- Zelditch, M.L., Swiderski, D.L., Sheets, H.D. y Fink, W.L. 2004. Geometric Morphometrics for Biologists: A Primer. 1era edición, Elsevier Academic Press, Nueva York y Londres, 488 p.
- Zimicz, N. 2014. Avoiding competition: the ecological history of late cenozoic metatherian carnivores in South America. *Journal of Mammalian Evolution* 21: 383–393.

