

## Revisión sistemática y antigüedad de *Smilodontidion riggii* (Carnivora, Felidae, Machairodontinae)

Francisco J. PREVOSTI<sup>1,2</sup> & Lucas H. POMI<sup>1,3</sup>

<sup>1</sup>Departamento Científico Paleontología Vertebrados, Museo de La Plata. Paseo del Bosque S/N°, 1900 La Plata, Buenos Aires, e-mail: lucaspomi@hotmail.com.ar, protocyon@hotmail.com.ar. <sup>2</sup>Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET). <sup>3</sup>Comisión de Investigaciones Científicas de la provincia de Buenos Aires (CIC).

**Abstract: Systematic review and antiquity of *Smilodontidion riggii* (Carnivora, Felidae, Machairodontinae).** For twenty years the holotype of *Smilodontidion riggii* L. J. Kraglievich, supposedly recovered from Chapadmalalan beds (early Pliocene), was the oldest felid record in South America. Later, it was synonymized with *Smilodon populator* Lund without clear justification. The synonymizing authors stated only that it was a juvenile specimen of *S. populator*, and that it came from Ensenadan beds (late Pliocene–middle Pleistocene). In this paper the holotype of *Smilodontidion riggii* and other specimens referred to this species are reviewed, described in detail and compared with other machairodontines and large felines. The goals are to test the validity of this taxon, or its possible assignation to *Megantereon* Croizet and Jobert, *S. gracilis* Cope, *S. fatalis* (Leidy), or *S. populator*, and evaluate its age and provenance. Our review suggests that *Smilodontidion* is a synonym of *Smilodon*, although it could not be assigned to any species of the genus, and the validity of the species is not justified by the morphology of *Smilodontidion riggii*. The scarce and dubious geographic and stratigraphic data for MACN Pv 6802, and the information from other specimens, do not confirm a Chapadmalalan age for the taxon. Thus, the oldest South American felids are Ensenadan in age.

**Key words:** Felidae, Machairodontinae, *Smilodontidion riggii*, *Smilodon*, Chapadmalalan.

La diversidad de grandes Felidae durante el Cenozoico tardío sudamericano es comparativamente baja, sobre todo cuando se la compara con la de Norteamérica y Eurasia. Esto, muy probablemente, se encuentra relacionado con la breve historia de la familia en el subcontinente. Al momento se reconocen con seguridad cuatro taxones: *Smilodon populator*, *Smilodon fatalis* (Leidy), *Panthera onca* (Linnaeus) y *Puma concolor* (Linnaeus), registrados con certeza a partir del Ensenadense (Pleistoceno inferior-medio) (Kurtén & Werdelin, 1990; Berman, 1994). Recientemente fue mencionado el registro de un Homotheriini para Uruguay, que fue encontrado fuera de contexto estratigráfico (Mones & Rinderknecht, 2004).

El arreglo sistemático del género *Smilodon* Lund dista de estar resuelto. Por un lado Berta (1985, 1987) acepta la existencia de dos especies: *S. populator* Lund, de distribución panamericana, y *S. gracilis* Cope, exclusivamente norteamericana. Por otro lado, Kurtén & Werdelin (1990) consideran válidas tres especies: *S. gracilis*, de distribución norteamericana, *S. fatalis* y *S. populator*, registradas tanto en Norteamérica como en Sudamérica. Berta (1985) y Kurtén & Werdelin (1990) señalan un incremento de tamaño desde las formas ensenadenses hacia las lujanenses (Pleistoceno tardío). Además de estas

diferencias métricas, se han reconocido algunas otras diferencias morfológicas (e.g. presencia de p3), muchas de las cuales llevaron a investigadores argentinos (Ameghino, 1889; Rusconi, 1929) a considerarlas unidades taxonómicas independientes (e.g. *Smilodon ensenadensis* Ameghino, *S. crucians* Ameghino, *S. bonaerensis* (Muñiz)). Berman (1994) también reconoció que los ejemplares ensenadenses son de menor tamaño y poseen ciertos caracteres dentarios y mandibulares que permiten distinguirlos de los del Lujanense, pero no los separa como un taxón diferente de *S. populator*.

En 1948 L. J. Kraglievich describió un nuevo género y especie, *Smilodontidion riggii*, el cual según este autor sería un esmilodontino primitivo de edad Chapadmalalense (Plioceno temprano). Este ejemplar representó el férido sudamericano más antiguo durante casi veinte años, hasta que autores posteriores (Churcher, 1967; Berta, 1985) lo sinonimizaron con *S. populator* Lund sin brindar ningún tipo de justificación más que la relacionada con la antigüedad y estadio ontogenético del individuo. Además, estos mismos autores, nuevamente sin evidencias directas, propusieron para el fósil una Edad Ensenadense (Plioceno tardío-Pleistoceno medio).

En este trabajo, mediante un nuevo y detallado análisis anatómico del material tipo, así

como una comparación con varios machairo-dontinos y grandes felinos, se pone a prueba la hipótesis sistemática de L. J. Kraglievich (1948) sobre la validez taxonómica de *Smilodontidion riggii*, así como la posible asignación del holotipo a *Megantereon* Croizet & Jobert, *S. gracilis* y *S. populator*. Esta revisión es necesaria ya que los autores previos (e.g. Churcher, 1967; Berta, 1985; Berman, 1994) no brindaron caracteres morfológicos para sustentar su pertenencia a *S. populator*, ni tuvieron en cuenta los posibles vínculos con

*Megantereon* y *S. gracilis*. También se discute la procedencia estratigráfica del ejemplar tipo.

### Antecedentes

En su trabajo sobre las faunas de Monte Hermoso y Chapadmalal, L. Kraglievich (1934) hace referencia a que los «esmilodontes» se registran en la región pampeana desde la edad Chapadmalalense. Esta afirmación se basó en restos postcraneos hallados en niveles de supuesta edad Chapadmalalense por parte del médico Dr. Dubois. Por otra parte, el autor hace referencia a posibles discrepancias entre este espécimen y *Smilodon*, considerando la posibilidad de que pertenezcan a otro género o subgénero.

Lucas J. Kraglievich (1948), a base de estos mismos restos postcraneos (MACN Pv 6802), supuestamente provenientes de niveles de Edad Chapadmalalense, propone un nuevo género y especie: *Smilodontidion riggii*. El autor menciona que los especímenes fueron colectados por el Dr. Eugenio Dubois, «posiblemente» en el sector norte de la desembocadura del arroyo Lobería (provincia de Buenos Aires, Argentina). La procedencia estratigráfica (i.e. Piso Chapadmalalense) fue determinada, en primer lugar por Lorenzo Parodi, luego de una visita al área junto con el Dr. Dubois y por una serie de inferencias por parte del autor en relación al estado de preservación de los restos.

Zetti (1967) brinda una diagnosis del género y menciona que el taxón proviene de la «Formación» Vorohué («Pleistoceno inferior»).

Churcher (1967), en su estudio sobre restos de *Smilodon* del sector de Mar del Plata, sin discutir los caracteres, y probablemente sin ver el material tipo, considera a *Smilodontidion riggii* como un sinónimo de *Smilodon*. Por otro lado, descarta su procedencia estratigráfica aludiendo que: «es improbable que ningún mamífero eu-therio de origen norteamericano estuviera presente en la Argentina en los tiempos del Chapadmalalense». En este mismo trabajo incluye en *S. populator* dos ejemplares que estaban determinados como «*Smilodontidium*» (*lapsus pro Smilodontidion*): 1. MMP 21-S, representado por

un fragmento posterior de cráneo; 2. MMP 765-M, constituido por nueve falanges, ambos restos provenientes del área norte de Mar del Plata.

Patterson & Pascual (1972) mencionaron la posibilidad de que el espécimen pudiera ser referido a *Megantereon* Croizet & Jobert. Por otro lado, Webb (1974) sugirió que el taxón bajo estudio podía ser un sinónimo de *S. gracilis* (véase Berta & Marshall, 1978).

Berta (1985) volvió a tratar el género, considerando que las diferencias de tamaño y forma presentes en el espécimen eran producto de variaciones relacionadas con la edad del individuo. En este sentido, mencionó (Berta, 1985: 7) que: «*This genus was distinguished by its smaller size and slightly different morphology, regarded here as the result of both individual and age variation. The incomplete fusion of epiphyses on the femur and tibia indicates that this specimen represents a young adult. I agree with Churcher (1967) that Smilodontidion should be synonymized with Smilodon*». Siguiendo a Churcher (1967), Berta (1985) consideró que los especímenes fueron co-lectados de un bloque de derrumbe de Edad Ensenadense. Contrastando con Berta & Marshall quienes previamente (1978) habían aceptado la Edad Chapadmalalense del material tipo.

Berman (1994) siguió a Churcher (1967) y Berta (1985), considerando a *Smilodontidion* como sinónimo de *Smilodon*. Por otro lado, mencionó otro espécimen, una falange ungueal (MACN Pv 16657), de edad Chapadmalalense, encontrada en el sector costero de Barranca de Los Lobos. Erróneamente Berman consideró que fue hallada por el Dr. Dubois, sin embargo los datos refieren a L. J. Kraglievich como el colector.

En suma, se reconocen cuatro especímenes referidos a *Smilodontidion* (i.e. MACN Pv 6802, MMP 21-S, MMP 765-M y MACN Pv 16657). Todos ellos fueron reasignados a *Smilodon populator*, única especie reconocida para la región pampeana (Berta, 1985). Además, sin ningún tipo de evidencias fácticas, los autores anteriores consideraron que los mismos provienen de depósitos pleistocenos (i.e. ensenadenses).

### MATERIALES Y METODOS

El holotipo de *Smilodontidion riggii* se comparó con material postcraneano de *Smilodon populator*, *S. gracilis*, *S. fatalis*, *S. populator*, *Megantereon*, *Nimravides catocopis* (Cope), *Homotherium serum* Cope, *Machairodus* Kaup, *Xenosmilus hodsonae* Martin et al., *Panthera onca*, *P. atrox* (Leidy), *P. leo* (Linnaeus) y *Puma concolor*.

La taxones fósiles no Sudamericanos (parcialmente *S. gracilis*) fueron estudiados a partir de la bibliografía disponible: *Megantereon cultridens* (Cuvier): Schaub (1925); *Nimravides catocopis*: Burt (1931); *Homotherium serum*: Meade (1961), Rawn-Schatzinger (1992); *Machairodus*: Churcher (1984); *S. fatalis*: Merriam & Stock (1932); *S. gracilis*: Berta (1987; 1995); *P. atrox*: Merriam & Stock (1932); *Xenosmilus hodsonae* (Martin *et al.*, 2000).

La descripción del material tipo efectuada por L. J. Kraglievich (1948) es bastante exhaustiva y detallada, por lo que sólo se referirá el estado de preservación, estadio ontogenético y aquellos caracteres relevantes no mencionados por el autor.

Las medidas fueron tomadas con un calibre vernier (precisión 0,05 mm) y se expresan en mm (Tabla 1). Como puede observarse en esta tabla, el número de ejemplares es relativamente bajo, esto refleja el escaso número de elementos postcraneales depositados en las colecciones estudiadas y limita el análisis cuantitativo de los datos.

**Abreviaturas:** **Instituciones.** UF: Florida Museum of Natural History, University of Florida, Gainesville, USA. Vertebrate Paleontology; MACN Pv: Museo Argentino de Ciencias Naturales «Bernardino Rivadavia», Buenos Aires, Argentina. Colección Nacional de Paleovertebrados; MLP Pv: Museo de La Plata, Buenos Aires, Argentina. Departamento Científico Paleontología Vertebrados; MMP: Museo Municipal de Ciencias Naturales de Mar del Plata «Lorenzo Scaglia», Buenos Aires, Argentina.

**Definición de las medidas tomadas.** LTF: largo máximo de la fíbula; LT: largo máximo de la tibia; ADT: ancho de la diáfisis de la tibia, justo en la mitad de su largo máximo; LR: diámetro máximo de la rótula, entre la base y el ápice; AR: ancho de la rótula tomado perpendicularmente al LR; Lca: largo máximo del calcáneo; LTUca: largo del tubérculo del calcáneo, medido entre el ápice del proceso y la cara distal de la faceta ectal; Las: Largo máximo del astrágalo incluyendo la cabeza; Aas: ancho de la tróclea del astrágalo.

#### PALEONTOLOGIA SISTEMATICA

Orden Carnivora Bowdich, 1821  
 Familia Felidae Fischer, 1817  
 Género *Smilodon* Lund, 1842  
*Smilodon* sp.  
 (Figs. 1 y 2; Tabla 1).

#### Descripción del holotipo de *Smilodontidion riggii*

Actualmente el holotipo de *Smilodontidion riggii* (MACN Pv 6802) está compuesto por los siguientes restos: fragmento de isquion izquierdo

y derecho; cabeza y diáfisis de fémur derecho aisladas; fémur izquierdo incompleto; rótula derecha; tibia izquierda; fíbula izquierda, astrágalo izquierdo; calcáneo izquierdo; fragmento de metatarsiano IV izquierdo; falanges proximales III, IV y V derechas. Estos representan todos los elementos anatómicos descritos originariamente por L. J. Kraglievich (1948).

En el borde caudal de los isquiones puede verse claramente el contacto con la epífisis, aunque esta se encuentra prácticamente fusionada al cuerpo.

El fémur presenta varias fracturas longitudinales a lo largo de la cual los fragmentos de hueso se encuentran desplazados entre sí (Figura 1). En la zona del cuello se hallan dos fracturas muy marcadas, aunque algo más pequeñas que la anterior. Parte de las fracturas fueron cubiertas por una sustancia adherente (*mastic*). La extensión proximal del trocánter mayor con respecto a la cabeza del fémur no es clara ya que el trocánter se encuentra fragmentado. El trocánter mayor se halla conectado con el trocánter menor por medio de una cresta relativamente pronunciada. Una prominencia bien marcada se encuentra entre el borde caudomedial de la cabeza y la fosa intertrocanterica. Sobre la cara externa del cóndilo lateral se observa un conspicuo surco que corre paralelo al borde de la tróclea. Las epífisis están bien fusionadas, aunque en la porción distal pueden verse varios pequeños forámenes en la zona de sutura.

La superficie de articulación troclear de la rótula ocupa la mayor parte de la cara posterior, aproximadamente 80% del largo y casi la totalidad de su ancho. El proceso distal de la rótula se encuentra poco desarrollado y no se diferencia conspicuamente del resto del elemento.

La diáfisis de la tibia es corta y robusta y el surco medial de la articulación distal, donde articula el cóndilo medial de la tróclea del astrágalo, es plano y poco excavado. La carilla articular para la fíbula es elíptica y prácticamente posee una posición horizontal. Contrariamente a la opinión del mismo Kraglievich (1948) y de Berta (1985) las epífisis de la tibia se hallan completamente fusionadas.

La extremidad proximal de la fíbula posee forma de abanico y la carilla articular tibial proximal es elíptica que se encuentra flanqueada mediocaudalmente por un fuerte surco. El eje mayor de esta carilla se dispone paralelamente al eje mayor de la porción proximal y es casi horizontal. La mitad distal de la diáfisis de la fíbula está recurvada.

El cuello del astrágalo es corto y los bordes de la cabeza están rotos, sobre todo en la cara

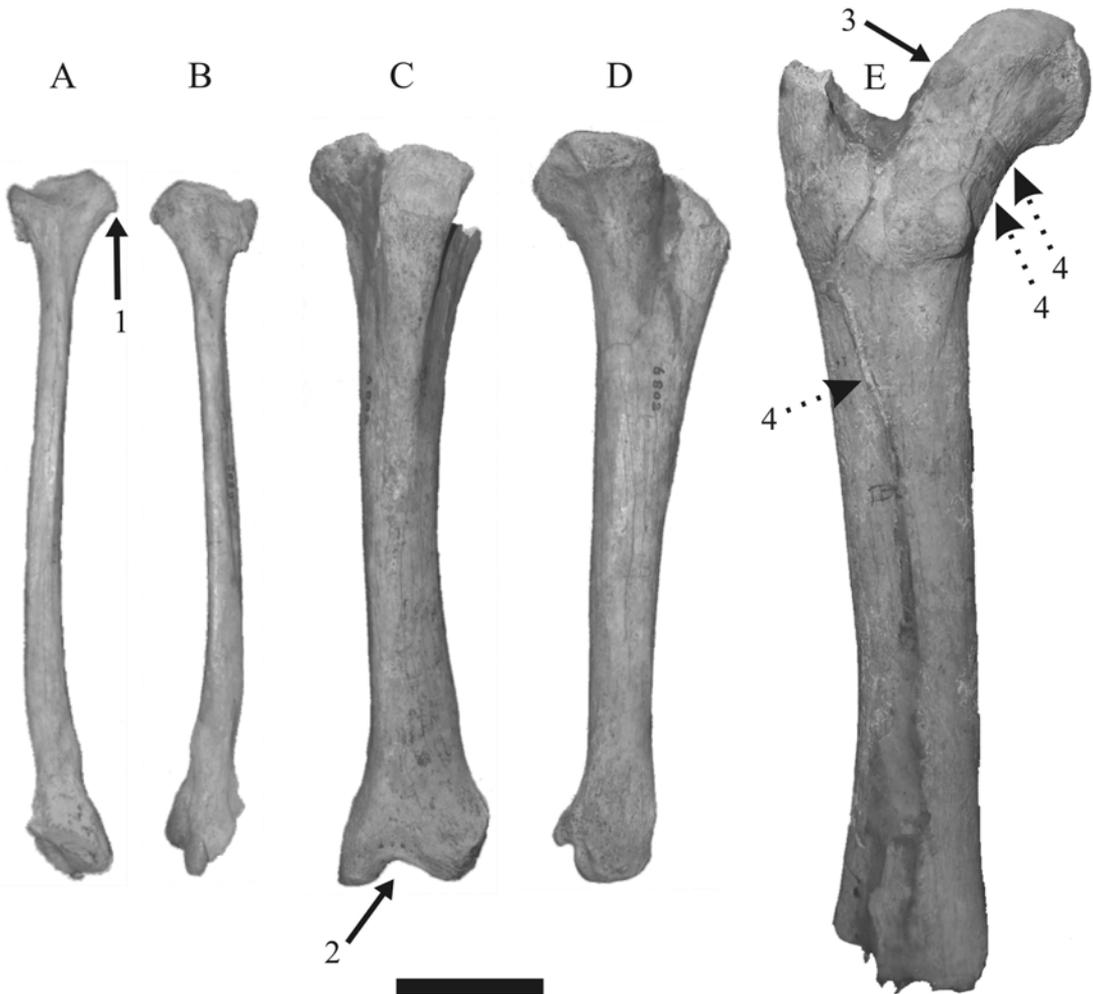


Fig. 1: *Smilodontidion riggii* (MACN Pv 6802). Fibula izquierda en vista medial (A) y lateral (B); tibia izquierda en vista anterior (C) y medial (D); fémur izquierdo en vista caudal (E). 1: borde anterior de la porción proximal de la fibula; 2: surco distal de la tibia; 3: prominencia proximal del fémur; 4: fracturas. Escala = 2 cm.

ventral. El extremo caudal de las carillas articulares del calcáneo y parte del borde caudal de la tróclea se hallan deteriorados. De acuerdo a la configuración del extremo caudal del astrágalo, el foramen astragalar aparentemente estaba ausente, aunque el estado de preservación de esta porción no permite confirmarlo.

La faceta sustentacular del calcáneo es alargada y subtriangular y se halla desplazada lateralmente, por lo que el surco que la separa de la faceta ectal es angosto. Dentro de este surco, bordeando a la faceta sustentacular, puede observarse un sobrecrecimiento óseo. La cara medial de la faceta sustentacular presenta un borde agudo que se continúa con una superficie cóncava y lisa en la cara medial del hueso. El extremo distal del hueso está muy deteriorado, pero permite

observar que la distancia entre el límite distal y la faceta ectal es proporcionalmente corta con respecto al largo total del elemento.

El metatarsiano posee una diáfisis robusta.

## DISCUSION

### Asignación sistemática

Las diáfisis del fémur, tibia y del metatarsiano del MACN Pv 6802 son más robustas (más ancho con respecto al largo) que en *Puma concolor*, *Homotherium* Fabrini, *Miracinonyx* Adams, *Machairodus*, *Nimravides* Kitts, *Panthera* Oken, y *Megantereon* (obs. pers.; véase también Schaub, 1925; Burt, 1931; Merriam & Stock, 1932; Meade, 1961; Churcher, 1984; Van Valkenburgh *et al.*, 1990; Rawn-Schatzinger, 1992; Morgan &

Seymour, 1997). El surco medial de la cara anterior del extremo distal de la tibia se halla menos excavada que en *Nimravides*, *Puma*, *Panthera* (obs. pers.; véase también Burt, 1931; Merriam & Stock, 1932; Berta, 1987, 1995). Esto también ocurre con uno de los ejemplares de *S. gracilis* figurados por Berta (1995, fig. 9a). El cuarto metatarsiano también es corto y robusto en comparación con estos taxones. Otro carácter que lo separa de los *Felinae* es la presencia de una prominencia entre la cabeza del fémur y la fosa intertrocanterica (Merriam & Stock, 1932; Berta, 1987, 1995). Esta estructura tampoco está presente en *Homotherium* (Berta, 1995). La porción distal del calcáneo (*i.e.* desde la faceta ectal hasta el borde distal), es proporcionalmente más corta con respecto a la longitud total que en los *Felinae*. La tróclea del astrágalo está menos excavada que en esta subfamilia. Por otro lado, el extremo proximal de la fíbula de *Puma* Jardine y *Miracinonyx* posee un proceso anterior, muy desarrollado en *Puma* y *M. trumani* (Orr), que falta en el resto de los félidos (véase fig. 13 en Van Valkenburgh *et al.*, 1990) y en el holotipo estudiado.

El cóndilo medial de la tróclea del astrágalo es más corto (en relación al lateral) en *Homotherium* que en *Smilodontidion riggii*. Otros caracteres que lo diferencian de este género son: porción distal de la fíbula no recurvada; diáfisis del fémur curvada dorsoventralmente; tubérculos presentes en la cara caudal de la extremidad distal no expandidos en sentido caudal más allá de la articulación; astrágalo con un surco más ancho entre las carillas articulares para el calcáneo.

*Xenosmilus hodsonae* Martin *et al.*, posee miembros cortos y robustos, y un tamaño similar a *S. populator* y *S. fatalis* (Martin *et al.*, 2000). Este género fue descrito recientemente y es conocido a partir de 2 ejemplares recolectados en USA (Martin *et al.*, 2000). Lamentablemente, el postcráneo de este taxón sólo fue descrito y figurado someramente, por lo que es difícil compararlo con el MACN Pv 6802. De todas formas la diáfisis del fémur no parece ensancharse notablemente en sentido distal como en *Xenosmilus*.

Según Schaub (1925) las extremidades de *Megantereon* son proporcionalmente más largas y gráciles que en *Smilodon*. En este sentido, el calcáneo es relativamente largo lo que contrasta con el acortamiento observado en *Smilodon* (Schaub, 1925).

Los caracteres que permitieron diferenciar al holotipo de *Smilodontidion* de los félidos mencionados, están presentes en *Smilodon* (*e.g.* miembros cortos y robustos; prominencia proxi-

mal en el fémur; escotadura distal de la tibia poco profunda, epífisis proximal de la fíbula en forma de abanico). Sin embargo, también posee algunas diferencias menores con respecto a dicho género, entre las que se encuentran algunas identificadas por L. J. Kraglievich (1948). El reborde distal de la carilla articular de la rótula presenta un formato escalonado, lo que difiere con el contorno circular observado en el espécimen MACN Pv 46 y el figurado por Merriam & Stock (1932, fig. 23 -7) de *Smilodon populator* o el medianamente plano de *Smilodon gracilis* (Berta, 1987, fig. 12c). El pobre desarrollo del proceso distal de la rótula, difiere notablemente de lo observado en *S. populator* (*e.g.* MACN Pv 46, tipo de *S. bonaerensis* (Muñiz)), *S. gracilis* (*e.g.* UF 80917). En la fíbula, la carilla tibial distal se diferencia por la inclinación que toma su plano de articulación con respecto al eje de la fíbula (menos inclinado que en *Smilodon*). La faceta sustentacular del calcáneo, no se extiende sobre ningún tipo de proyección lateral como en *Smilodon* (y el resto de los *Felidae*), ubicándose sobre el cuerpo mismo del calcáneo.

La mayoría de estos caracteres son muy sutiles y podría tratarse de variaciones individuales, patologías y/u ontogenéticas. La expansión observada en el ápice de la rótula está presente en especies de gran tamaño como *H. serum*, *P. leo*, *S. populator*, *S. fatalis*, mientras que en especies de menor tamaño (*e.g.* *Pu. concolor*, *P. onca*) este aparece poco expandido como en *Smilodontidion*. Con excepción del MMP 1634, donde se observa un pobre desarrollo de este proceso distal, en toda la muestra estudiada de rótulas de *S. populator* se observa un conspicuo desarrollo del ápice distal. En *S. gracilis* esta estructura muestra cierta variación dado que en el ejemplar de rótula figurado por Berta (1987, fig. 12c y d) dicho proceso es corto por lo que se asemeja más al MACN Pv 6802, pero otro ejemplar presenta un proceso largo como en *S. populator* y *S. fatalis*. En *Pu. concolor*, que presenta la mayor similitud con la rótula de *Smilodontidion*, también se observó cierta variación, ya que en un ejemplar se encuentra algo expandido. La rótula se forma dentro del tendón de inserción del músculo cuádriceps femoral y la porción de este tendón que va del ápice de la rótula a la tuberosidad de la tibia se denomina ligamento rotular o patellar (Evans, 1993). Es probable que el desarrollo del ápice de la rótula se vea afectado por la progresiva osificación del ligamento rotular. Esto podría explicar en parte la diferencias observadas entre

*Smilodontidion* y *Smilodon*, sobre todo si tenemos en cuenta que el MACN Pv 6802 es un individuo adulto joven (*vide infra*).

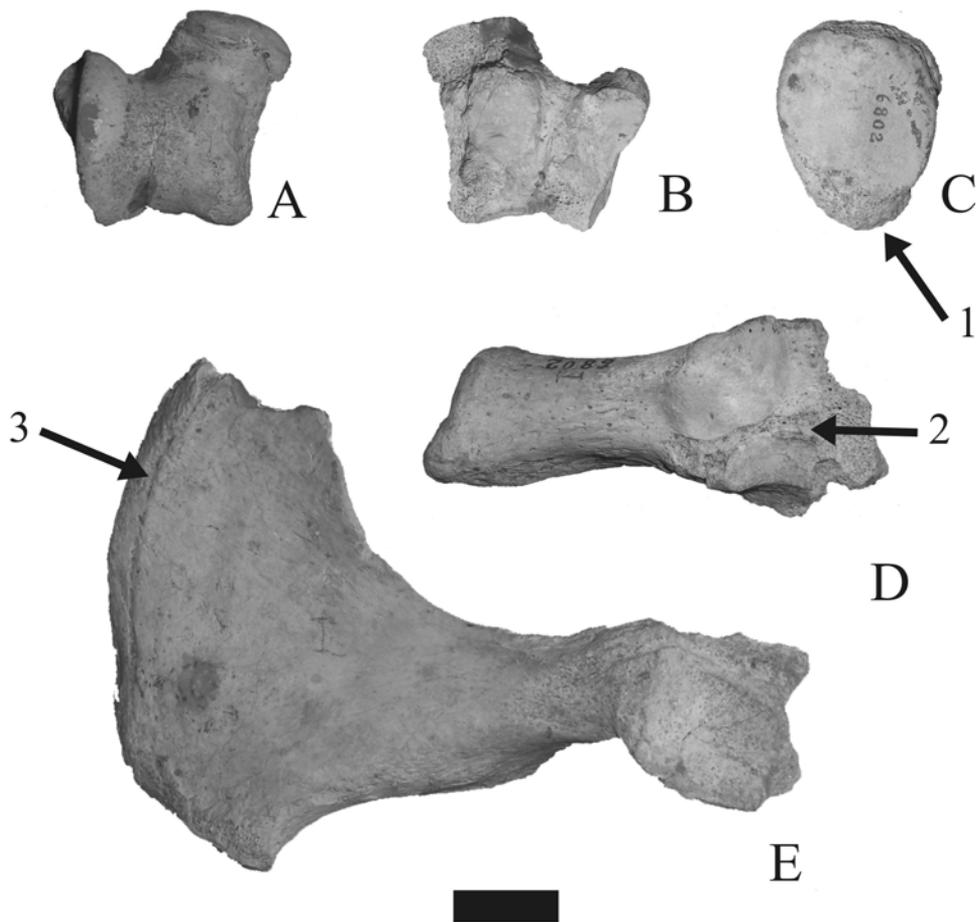


Fig. 2: Astrágalo izquierdo en vista dorsal (A) y ventral (B); rótula derecha en vista caudal (C); calcáneo izquierdo en vista dorsal (D); fragmento de isquion izquierdo en vista ventral (E). 1: ápice de la rótula; 2: exostosis asociada a la faceta sustentacular del calcáneo; 3: sutura de la epífisis del isquion. Escala = 2 cm.

La morfología particular de la faceta sustentacular del calcáneo parece deberse a un proceso patológico. Esto queda evidenciado por la exostosis presente a lo largo del borde lateral de la faceta sustentacular y la superficie cóncava de la pared lateral del calcáneo. Esta morfología no está presente en el resto de los félidos ni en la mayoría de los carnívoros, donde esta faceta es subcircular y sobresale medialmente.

Tanto Churcher (1967) como Berta (1985) sostienen que el menor tamaño del MACN Pv 6802 con respecto a *S. populator* se debe a que el holotipo de *Smilodontidion riggii* es un individuo adulto joven. Sin embargo de los elementos estudiados sólo la epífisis del isquion no se encuentra totalmente fusionada, pero es poco probable que el esqueleto hubiera crecido más como para alcanzar el porte de *S. populator*. Por ejemplo el holotipo de *S. bonaerensis* también posee

dicha sutura no completamente fusionada (y la dentición casi sin desgaste) pero sus dimensiones rivalizan con las de los especímenes más grandes conocidos de *S. populator*. Estos autores tampoco lo compararon con *S. gracilis*, una especie considerablemente más pequeña que *S. populator* y *S. fatalis*.

Las dimensiones de *Smilodontidion riggii* se solapan parcialmente con el rango de variación observado en las especies de *Smilodon* (Tabla 1). La tibia y el largo del calcáneo son más grandes que en *S. gracilis*, pero la rótula y el largo del astrágalo se superpone con el tamaño de esta especie. Casi todas las medidas comparables se superponen con las de *S. fatalis*, salvo el ancho de la diáfisis de la tibia y el largo del astrágalo que son levemente menores. Exceptuando dos ejemplares (MMP 1634 y MMP 495) y algunas medidas (ancho de la diáfisis de la tibia, largo del tu-

bérculo del calcáneo y ancho de la tróclea del astrágalo), las medidas tomadas de *S. populator* son casi todas mayores con respecto al MCN Pv 6802. Cabe destacar que el número de ejemplares que pudo ser estudiado es relativamente bajo, por lo que es probable que los rangos de variación de estas especies aumenten al elevar el número de la muestra.

Como puede verse, tanto los caracteres anatómicos como las medidas postcraneanas del MACN Pv 6802, sugieren que el resto pertenece a *Smilodon*. Sin embargo no es posible asignarlo a alguna de las tres especies, ya que se superponen parcialmente en tamaño con las tres especies reconocidas del género (Tabla 1). Adicionalmente, los caracteres diagnósticos de estas especies son en su mayoría craneanos, o post-craneanos que no pueden observarse en el holotipo de *Smilodontidion riggii* (véase Berta, 1985; Kurtén & Werdelin 1990). Varias medidas del holotipo son considerablemente menores que las de *S. populator* (Tabla 1), única especie del género que ocurre en Argentina. Sin embargo una tibia (MACN Pv 1460) perteneciente a esta última especie es levemente menor que la de *Smilodontidion riggii* (Tabla 1). El MACN Pv 1460 constituye el holotipo de «*Smilodon crucians*», un representante de la forma más pequeña de *S. populator* del Ensenadense (L. J. Kraglievich, 1947; véase Berman, 1994). Esto podría indicar que el MACN Pv 6802 pertenece a dicho morfotipo. Por otra parte, los caracteres presentes en el holotipo de *Smilodontidion riggii* no son lo suficientemente distintivos respecto de los presentes en otras especies de *Smilodon* como para justificar la validez de la especie.

Por último, cabe destacar que las revisiones de *Smilodon* realizadas a escala continental incluyeron un bajo número de ejemplares (e.g. Berta, 1985; Kurtén & Werdelin, 1990) y no muestrearon debidamente el rango geográfico-temporal del género. Claramente hace falta una nueva revisión que cuente con una buena muestra de especímenes y cubra gran parte de América, como para establecer fehacientemente el número de especies de *Smilodon* y chequear los esquemas sistemáticos vigentes.

Sobre los otros ejemplares previamente vinculados a *Smilodontidion riggii* podemos concluir que no poseen rasgos distintivos y que pueden ser asignados a *S. populator*, con la excepción del MACN Pv 16657. El MMP 21-S presenta varios rasgos derivados que permiten asignarlo a *Smilodon*: crestas occipitales y occipucio muy inclinados posteriormente; proceso mastoideo muy desarrollado y expandido anteroventralmente; cavidad glenoidea prolongada central-

mente. El tamaño y las proporciones robustas de las falanges del MMP 765- M también coinciden con *Smilodon*. La falange ungueal (MACN Pv 16657) posee un tubérculo plantar corto y robusto, lo que no coincide con los félidos, donde dicho tubérculo está expandido en sentido ventral y comprimido en sentido lateral.

Como fue mencionado por otros autores, el ejemplar MACN Pv 2354 posee varios caracteres que permiten incluirlo en *Smilodon*, y aunque en ciertos aspectos (e.g. presencia de p3, forma de la sínfisis mandibular) difiere de los ejemplares típicos de *S. populator* fue asignado a esta especie por los últimos revisores del grupo (véase Berta, 1985; Berman, 1994).

### Procedencia estratigráfica

Como puede verse en los antecedentes, los datos de procedencia geográfica no son precisos y la información estratigráfica lo es menos aun. Según L. J. Kraglievich (1948), es probable que el holotipo de *Smilodontidion riggii* haya sido encontrado en las barrancas que se encuentran al norte del Arroyo Lobería. Según la bibliografía disponible, en ese sector afloran las «Formaciones» Chapadmalal, Barranca de los Lobos, Vorohué y Lobería de J. L. Kraglievich (1952) que se corresponden con las Aloformaciones Playa Los Lobos, Punta Martínez de Hoz y Punta San Andrés de Zarate (1989; véase también Vizcaíno *et al.*, 2004). Las «Formaciones» Chapadmalal, Barranca de los Lobos y Vorohué contienen fauna Chapadmalalense (Plioceno temprano), Barrancalobense (Plioceno tardío) y Vorohuense (Plioceno tardío), respectivamente, mientras que la «Fm.» Lobería ha sido referida al Pleistoceno tardío-Holoceno (véase Cione & Tonni, 2005). Una reciente visita al sector de barrancas que se ubica al norte del Arroyo Lobería («Punta Lobería» 38° 10' 21,3" S, 57° 38' 11,8" O) nos permitió corroborar que casi todo el perfil esta compuesto por la «Formación» Chapadmalal de Kraglievich (1952), pero hacia la desembocadura del Arroyo Lobería se observa que la secuencia culmina con un paquete de 1-2 metros de espesor, compuesto por limos arenosos y diamictos (Fig. 3). Este paquete se halla claramente en discordancia sobre la «Fm.» Chapadmalal pudiendo corresponder a la «Fm.» Lobería de Kraglievich (1952), aunque litológicamente también se asemeja a algunas facies de las «Fms.» Miramar y Arroyo Seco, por lo que su edad podría ser mayor al Lujanense (i.e. Bonariense, Ensenadense). Desafortunadamente, no pudimos recuperar restos fósiles que permitan acotar la edad de los niveles superiores del perfil de «Punta Lobería».

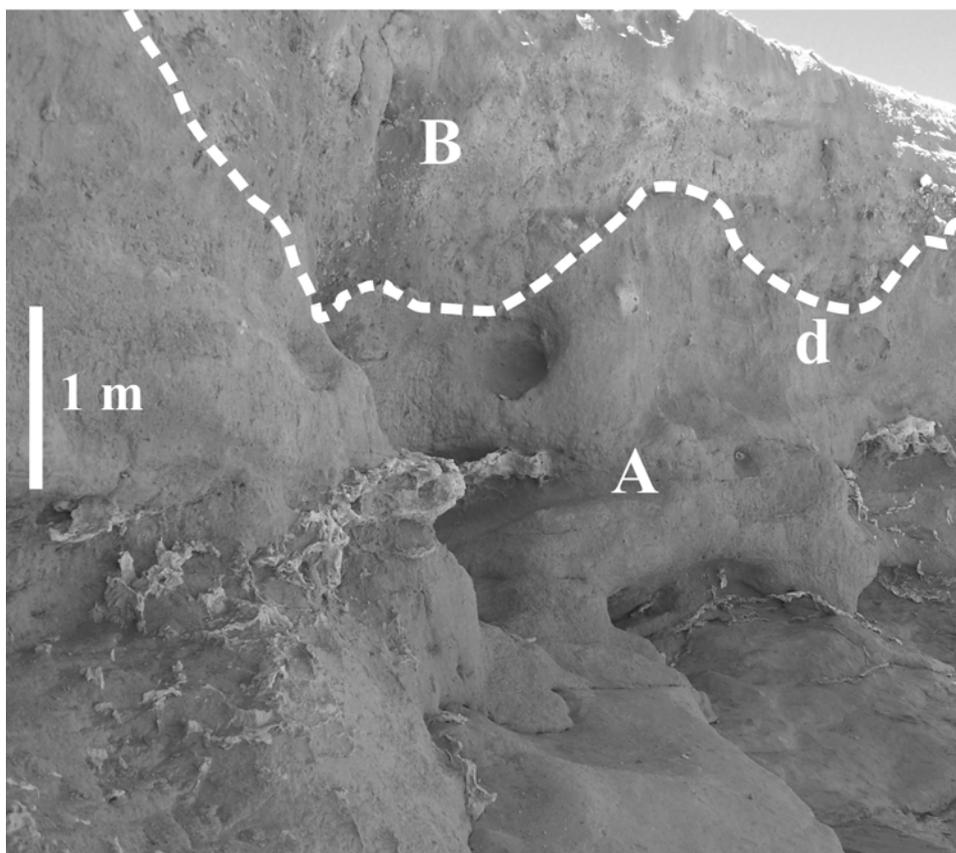


Fig. 3: Perfil geológico de «Punta Lobería». A: «Formación» Chapadmalal; B: Niveles pleistocénicos; d: discordancia erosiva. Escala: 1 m.

Si el MACN Pv 6802 fue efectivamente recolectado en las barrancas ubicadas al norte del Arroyo Lobería, y de acuerdo al perfil geológico mencionado, se pueden plantear al menos dos hipótesis. Por un lado, los restos podrían proceder de niveles chapadmalenses (Plioceno temprano) y representar por lo tanto el registro más antiguo de la familia Felidae en Sudamérica. Por el otro, pueden provenir de los sectores superiores del perfil, referidos al Pleistoceno. De todas formas la información obtenida sobre la procedencia de este ejemplar no permite corroborar las hipótesis brindadas por autores previos sobre su antigüedad, sobre todo si se tiene en cuenta que no hay certeza sobre la localidad exacta del hallazgo. Lamentablemente no pudimos hallar sedimentos asociados a los huesos del MACN Pv 6802, por lo que no es posible realizar una comparación con aquellos de los estratos que afloran en esta región. Quizás análisis geoquímicos puedan aportar alguna luz a este problema en el futuro.

Los MMP 21-S y MMP 765-M fueron encontrados en el sector de barrancas costeras ubicado al norte de la ciudad de Mar del Plata, donde los niveles estratigráficos más antiguos tienen una edad Ensenadense (véase Tonni *et al.*, 1992; Prevosti *et al.*, 2004). Por último, L. J. Kraglievich (1948) menciona que el MACN Pv 2354 fue encontrado en el Ensenadense de Mar del Plata, pero que posee inscripto en la ficha «Chapadmalense?». Como bien señaló este autor, no hay elementos que permitan corroborar la edad Chapadmalense de este ejemplar.

## CONCLUSIONES

El análisis sistemático permitió comprobar que el MACN Pv 6802 se diferencia de los Felinae, *Nimravides*, *Machairodus*, *Homotherium*, *Xenosmilus*, *Megantereon* y que se trata de un ejemplar adulto joven de *Smilodon*. Esto corrobora la asignación genérica de Churcher (1967) y Berta (1985), pero no la específica, dado que el

Tabla 1: Medidas (mm) del holotipo de *Smilodontidion riggii* comparada con las de *Smilodon*.

Taxón	Especimen / Fuente	LTF	LT	ADT	LR	AR	Lca	LTUca	Las	Aas
<i>Smilodontidion riggii</i>	MACN Pv 6802	224.30	246.35	24.26	44.45	34.98	85.42	66.55	44.17	31.43
<i>Smilodon sp.</i>	Hoffstetter, 1952				49.30	38.40				
<i>S. sp.</i>	Hoffstetter, 1952		263.00							
<i>S. sp.</i>	Hoffstetter, 1952	231.00								
<i>S. sp.</i>	Hoffstetter, 1952				54.00	38.60				
<i>S. fatalis</i>	Merriam & Stock, 1932				64.20	47.00				
<i>S. fatalis</i>	Merriam & Stock, 1932				57.70	45.30				
<i>S. fatalis</i>	Merriam & Stock, 1932				57.70	40.00				
<i>S. fatalis</i>	Merriam & Stock, 1932				44.70	33.60				
<i>S. fatalis</i>	Merriam & Stock, 1932	265.00								
<i>S. fatalis</i>	Merriam & Stock, 1932	284.70								
<i>S. fatalis</i>	Merriam & Stock, 1932	271.00								
<i>S. fatalis</i>	Merriam & Stock, 1932	258.80								
<i>S. fatalis</i>	Merriam & Stock, 1932	250.30								
<i>S. fatalis</i>	Merriam & Stock, 1932	247.00								
<i>S. fatalis</i>	Merriam & Stock, 1932	237.00								
<i>S. fatalis</i>	Merriam & Stock, 1932	232.00								
<i>S. fatalis</i>	Merriam & Stock, 1932	223.40								
<i>S. fatalis</i>	Merriam & Stock, 1932	212.70								
<i>S. fatalis</i>	Merriam & Stock, 1932		305.00	26.80						
<i>S. fatalis</i>	Merriam & Stock, 1932		301.00	32.30						
<i>S. fatalis</i>	Merriam & Stock, 1932		284.00	33.00						
<i>S. fatalis</i>	Merriam & Stock, 1932		288.00	29.50						
<i>S. fatalis</i>	Merriam & Stock, 1932		291.00	29.50						
<i>S. fatalis</i>	Merriam & Stock, 1932		282.00	28.20						
<i>S. fatalis</i>	Merriam & Stock, 1932		264.00	25.70						
<i>S. fatalis</i>	Merriam & Stock, 1932		241.00	27.90						
<i>S. fatalis</i>	Merriam & Stock, 1932		239.00	25.10						
<i>S. fatalis</i>	Merriam & Stock, 1932		241.00	25.70						
<i>S. fatalis</i>	Merriam & Stock, 1932								61.20	
<i>S. fatalis</i>	Merriam & Stock, 1932								59.40	
<i>S. fatalis</i>	Merriam & Stock, 1932								52.80	
<i>S. fatalis</i>	Merriam & Stock, 1932								44.60	
<i>S. fatalis</i>	Merriam & Stock, 1932						106.80			
<i>S. fatalis</i>	Merriam & Stock, 1932						96.70			
<i>S. fatalis</i>	Merriam & Stock, 1932						79.40			
<i>S. fatalis</i>	Berta, 1995		252.00	24.50						
<i>S. gracilis</i>	Berta, 1995		226.00	20.80						
<i>S. gracilis</i>	Berta, 1995			22.60					41.80	37.00
<i>S. gracilis</i>	Berta, 1995			20.80	41.90	34.80				
<i>S. gracilis</i>	Berta, 1987				64.14	36.85				
<i>S. gracilis</i>	Berta, 1987								42.40	37.90
<i>S. gracilis</i>	Berta, 1987								39.50	36.20
<i>S. gracilis</i>	Berta, 1987								37.60	40.40
<i>S. gracilis</i>	Berta, 1987								46.70	41.10
<i>S. gracilis</i>	Berta, 1987						68.40			
<i>S. gracilis</i>	Berta, 1987						66.10			
<i>S. gracilis</i>	Berta, 1987						69.00			
<i>S. gracilis</i>	Berta, 1987						72.90			
<i>S. gracilis</i>	Berta, 1987						60.10			
<i>S. gracilis</i>	Berta, 1987						65.60			
<i>S. gracilis</i>	Berta, 1987						72.20			
<i>S. gracilis</i>	Berta, 1987						71.50			
<i>S. gracilis</i>	Berta, 1987						78.50			
<i>S. populator</i>	MACN Pv 1460			23.26						
<i>S. populator</i>	MACN Pv 1183			33.17						
<i>S. populator</i>	MACN Pv 6221		271.50				99.76	77.39		
<i>S. populator</i>	MACN Pv 6204						107.13	88.12		
<i>S. populator</i>	MACN Pv 6203						96.63	74.69		
<i>S. populator</i>	MACN Pv 16690						89.04	72.07	50.25	35.71
<i>S. populator</i>	MACN Pv 9649								56.90	41.58
<i>S. populator</i>	MACN Pv 12848						91.20	72.92	49.40	35.49
<i>S. populator</i>	MACN Pv 12607	260.55								
<i>S. populator</i>	MACN Pv 6976	270.90								
<i>S. populator</i>	MACN Pv 7378	220.80								
<i>S. populator</i>	MACN Pv 2354		285.70	24.55			92.18	66.22	49.66	31.08
<i>S. populator</i>	MACN Pv 46	262.10	267.60	33.39	67.41	48.06	104.93	82.66	55.28	42.49
<i>S. populator</i>	MLP 10-35		290.00	30.95						
<i>S. populator</i>	MLP 10-33		282.50	33.25						
<i>S. populator</i>	MLP 76-IV-27-2		281.20							
<i>S. populator</i>	MLP 55-VIII-12-1			35.20						
<i>S. populator</i>	MLP 76-XII-3-2		290.20							
<i>S. populator</i>	MMP1634 M	214.45	237.40	27.32	58.33	44.10	91.36	74.91	52.49	33.88
<i>S. populator</i>	MMP495		242.50	24.72					44.53	31.34
<i>S. populator</i>	MMP796		275.30	30.61			105.66	82.66	53.51	40.44
<i>S. populator</i>	MMP34 S						92.48	71.07	49.59	35.50
<i>S. populator</i>	MMP S/Nº	240.75	271.20	31.52	50.12	38.66	96.88	75.41	52.57	39.09

holotipo de *Smilodontidion riggii* carece de rasgos diagnósticos que lo permitan referir a ninguna de las especies reconocidas de *Smilodon*. Tam-poco es posible aceptar la validez de esta especie.

En relación a la antigüedad del espécimen, y aceptando la vaga información disponible sobre la procedencia del ejemplar tipo, no existen elementos que justifiquen la edad Chapadmalalense o Ensenadense asignada en el pasado, ni tampoco reconocer la antigüedad del resto.

Los otros ejemplares estudiados tampoco permiten sostener la presencia de la familia Felidae en niveles más antiguos que el Ensenadense.

#### AGRADECIMIENTOS

A los siguientes curadores por la ayuda brindada durante la visita a las colecciones estudiadas: Mariano Merino, Diego Verzi, Marcelo Reguero, Alejandro Kramarz, Richard Hulbert y Bruce MacFadden. A Eduardo Tonni, Mariano Bond y Leopoldo Soibelzon por la lectura crítica de una versión temprana del manuscrito. Ascanio Rincón nos facilitó bibliografía y fotografías de ejemplares depositados en colecciones de museos del exterior. A Amelia Chemisquy por la ayuda brindada con algunas citas bibliográficas. A Ceci Morgan por su ayuda con el inglés. A la Comisión de Investigaciones Científicas de la provincia de Buenos Aires (CIC) y al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) por el apoyo económico brindado. Esta es una contribución a los proyectos UNLP N-336, UNLP N-441 y PICT 8395. A los árbitros Álvaro Mones y Mariano Bond por las oportunas sugerencias y correcciones.

#### BIBLIOGRAFIA

- Ameghino, F. 1889. Contribución al conocimiento de los mamíferos fósiles de la República Argentina. *Actas de la Academia Nacional de Ciencias en Córdoba*, 6: 1-1027.
- F. 1904. La perforación astragaliana en los mamíferos no es un carácter originariamente primitivo. *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires* (3)4: 349-460.
- 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. Inédito].
- Berta, A. 1985. The status of *Smilodon* in North and South American. *Contributions to Science, Natural History Museum of Los Angeles County* 379: 1-15.
- 1987. The Sabercat *Smilodon gracilis* from Florida and a discussion of its relationships (Mammalia, Felidae, Smilodontini). *Bulletin of the Florida State Museum, Biological Sciences* 31(1): 1-63.
- 1995. Fossil carnivores from the Leisey Shell Pits, Hillsborough County, Florida. *Bulletin of the Florida Museum of Natural History* 37(2): 463-499.
- Berta, A. & L. G. Marshall. 1978. South American Carnivora, pp. i-viii, 1-48. In: F. Westphal (ed.), *Fossilium catalogus, I: Animalia* 125: ix + 1-48. Dr. W. Junk b.v. Publishers, The Hague.
- Bowdich, T. E. 1821. *An Analysis of the Natural Classifications of Mammalia for the Use of Students and Travelers*. J. Smith, Paris, 115 p.
- Burt, W. H. 1931. *Machaerodus catocopsis* Cope from the Pliocene of Texas. *University of California Publications, Bulletin of the Department of Geological Sciences* 20(7): 261-292.
- Churcher, C. S. 1967. *Smilodon neogaeus* en las barrancas costeras de Mar del Plata, Provincia de Buenos Aires. *Publicaciones del Museo Municipal de Ciencias Naturales de Mar del Plata* 1(4): 245-262.
- 1984. The status of *Smilodontopsis* (Brown, 1908) and *Ischyrosmilus* (Merriam, 1918). *Royal Ontario Museum, Life Science Contribution* 140: 1-59. Cione, A. L. & E. P. Tonni. 2005. Bioestratigrafía basada en mamíferos del Cenozoico superior de la provincia de Buenos Aires, Argentina. *16º Congreso Geológico Argentino (La Plata), Relatorio*: 183-200.
- Evans, H. E. 1993. *Miller's Anatomy of the Dog (third edition)*. W. B. Saunders Company, Philadelphia, 1113 pp.
- Fischer, G. 1817. *Adversaria Zoologica. Mémoire Société Impériale Naturelle* 5: 368-428.
- Kraglievich, L. J. 1947. Sobre el tipo de *Smilodon crucians* Amegh. *Comunicaciones del Museo Argentino de Ciencias Naturales «Bernardino Rivadavia», Serie Ciencias Zoológicas* 3:1-6.
- 1948. *Smilodontidion riggii*, n. gen., n. sp.: un nuevo pequeño esmilodonte en la fauna Pliocena de Chapadmalal. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales (Ciencias Zoológicas)* 1(3): 1-44.
- 1952. El perfil geológico de Chapadmalal y Miramar, Provincia de Buenos Aires. *Revista del Museo Municipal de Ciencias Naturales y Tradicionalista de Mar del Plata* 1: 8-37.
- 1934. La antigüedad de pliocena de las faunas de Monte Hermoso y Chapadmalal, deducidas de su comparación con las que le precedieron y sucedieron. Pp. 17-133. *El Siglo Ilustrado*, Montevideo.
- Kurtén, B. & L. Werdelin. 1990. Relationships between North and South American *Smilodon*. *Journal of Vertebrate Paleontology* 10 (2): 158-169.
- Lund, P. 1842. Blik paa Brasiliens Dyreverden för Sidste Jordomvaeltning. Fjerde Afhandling: Fortsaettelsen af Pattedyrene. *Det kongelige Danske Vindenskabernes Selskabs naturvidenskabelige og matematiske, Afhandlinger* 9: 190-193.
- Martin, L. D., J. P. Babiarz, V. L. Naples & J. Hearst. 2000. Three ways to be a saber-toothed cat. *Naturwissenschaften* 87: 41-44.
- Meade, G. E. 1961. The saber-toothed cat, *Dinobastis serus*. *The Museum of the University of Texas* 2(2): 23-60.
- Merriam, J. & C. Stock. 1932. The Felidae of Rancho

- La Brea. *Carnegie Institution of Washington Publication* 422: 1-231.
- Mones, A. & A. Rinderknecht. 2004. The first South American Homotheriini (Mammalia: Carnivora: Felidae). *Comunicaciones Paleontológicas del Museo Nacional de Historia Natural y Antropología* 35(2): 201-212.
- Morgan, G. S. & K. L. Seymour. 1997. Fossil history of the panther (*Puma concolor*) and the cheetah-like cat (*Miracinonyx inexpectatus*) in Florida. *Bulletin of the Florida Museum of Natural History* 40(2): 177-219.
- Patterson, B. & R. Pascual. 1972. The fossil mammal fauna of South America. En: A. Keast, Erk, F. C. & Glass, B. (eds.), *Evolution, Mammals, and Southern Continents*, State University of New York Press, Albany, pp. 247-309.
- Prevosti, F. J., A. Dondas & F. I. Isla. 2004. Revisión del registro de *Theriodictis* Mercerat, 1891 (Carnivora, Canidae) y descripción de un nuevo ejemplar de *Theriodictis platensis* Mercerat, 1891 del Pleistoceno de la provincia de Buenos Aires (Argentina). *Ameghiniana* 41(2): 245-250.
- Rawn-Schatzinger, V. 1992. The scimitar cat *Homotherium serum* Cope. Osteology, functional morphology and predator behavior. *Illinois State Museum Report of Investigations* 47: 1-80.
- Rusconi, C. 1929. *Enumeración sistemática de las especies de mamíferos procedentes del piso Ensenadense hallados por el autor*. M. L. Rano, Buenos Aires, 15 pp.
- Schaub, S. 1925. Ueber die Osteologie von *Machaerodus cultridens* Cuvier. *Eclogae Geologicae Helvetiae* 19 (1): 225-266.
- Tonni, E. P., M. T. Alberdi, J. L. Prado, M. S. Bargo & A. L. Cione. 1992. Changes of mammal assemblages in the pampean region (Argentina) and their relation with the Plio-Pleistocene boundary. *Palaogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 95: 179-194.
- Van Valkenburgh, B., F. Grady & B. Kurtén. 1990. The Plio-Pleistocene cheetah-like cat *Miracinonyx inexpectatus* of North America. *Journal of Vertebrate Paleontology* 1(4): 434-454.
- Vizcaíno, S. F., R. A. Fariña, M. A. Zarate, M. S. Bargo & P. Schultz. 2004. Palaeoecological implications of the mid-Pliocene faunal turnover in the Pampean Region (Argentina). *Palaogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 213: 101-113.
- Webb, S. D. 1974. The status of *Smilodon* in the Florida Pleistocene, pp. 149-153. En: Webb, S. D. (ed.), *Pleistocene Mammals of Florida*, The University Presses of Florida, Gainesville. pp. x + 1-270.
- Zárate, M. A. 1989. [*Estratigrafía, y geología del Cenozoico tardío aflorantes en los acantilados marinos comprendidos entre Playa San Carlos y el Arroyo Chapadmalal, partido de General Pueyrredón, provincia de Buenos Aires*]. Tesis, Doctoral Facultad de Ciencias Naturales y Museo (UNLP), 221 pp. (Inédita).
- Zetti, J. 1967. Carnivora, pp. 146-150. En: Pascual, R. (ed.), *Paleontografía Bonaerense Fascículo IV, Vertebrata*, Comisión de Investigaciones Científica de la Provincia de Buenos Aires, pp. xx + 1-202.

Recibido: 26-XII-2006

Aceptado: 11-VI-2007