

## NOTA PALEONTOLOGICA

Sobre el *status* sistemático de *Felis longifrons* Burmeister, 1866 (Carnivora: Felidae)Lucas H. POMI<sup>1</sup> y Francisco J. PREVOSTI<sup>2</sup>

## Introducción

La familia Felidae estuvo representada durante el Cenozoico tardío en la región pampeana (Argentina) por tres especies de gran tamaño: *Smilodon populator* Lund, *Panthera onca* Linnaeus y *Puma concolor* Linnaeus. De ellas *S. populator* es la única que se extingue a finales del Pleistoceno, en tanto que, para Berman (1994) *Pu. concolor* y *Pa. onca* se registran con seguridad a partir del Ensenadense (Pleistoceno temprano-medio), criterio no compartido por Seymour (1989) y Arroyo-Cabrales (2002). Estos autores consideran que el registro de *Pa. onca* en América del Sur comienza en el Pleistoceno tardío.

Hacia finales del siglo XIX y comienzos del XX fueron descritas varias especies de grandes felinos extintos, siendo posteriormente sinonimizadas con *Pa. onca* y *Pu. concolor*. Sin embargo, la especie *Felis longifrons*, nominada por Burmeister (1866), fue considerada válida por otros autores de la época y por los revisores posteriores. En esta nota se reevalúa el *status* sistemático de *F. longifrons*, se redescrive el único ejemplar conservado del sintipo y se lo compara con otros grandes felinos sudamericanos y norteamericanos sobre la base de caracteres cualitativos y cuantitativos. El reestudio de este material nos permite asignarlo a la especie *Pa. onca* y no a *Pu. concolor* como sugirió Berman (1994).

En 1866 Burmeister describe *F. longifrons* sobre la base de un cráneo incompleto y un extremo distal de húmero. El cráneo fue encontrado en las cercanías de la plaza de la ciudad de San Nicolás, a aproximadamente 3,3 m de profundidad (Burmeister, 1866: 139), pero no hay datos sobre la procedencia del húmero. Estos dos especímenes constituyen el sintipo de *F. longifrons*, aunque el húmero actualmente se encuentra perdido. Burmeister (1866) también asigna tenta-

tivamente a esta especie los restos postcraneos descritos por Gervais (1855). En una nota de pie de página, Burmeister (1866:141) menciona por error que el material tipo incluye un cúbito, pero en realidad está haciendo referencia al húmero previamente descrito. En 1879, Burmeister (1879: 132-135), vuelve a describir el cráneo sin agregar nuevos caracteres a la diagnosis ni asignar nuevos especímenes a la especie.

Gervais y Ameghino (1880: 14-16) incluyen con dudas en *F. longifrons* a *Felis meganthereon* Bravard (*lapsus pro F. megantereon* Bravard, 1828), sin justificar esta sinonimia. Posteriormente Ameghino (1881a: 320; 1881b: 295, 320) menciona que *F. longifrons* sólo se conoce por un cráneo recogido por D.M. Eguía en San Nicolás, en arcillas rojas pero a una mayor profundidad (5 m) que lo citado por Burmeister (1866). Basándose en estos datos, infiere que el sedimento portador se depositó durante el Pampeano superior, antes de "la época de los grandes lagos" (Lujanense) y no en el Pampeano inferior como asume Burmeister (1879: 214). Ameghino (1889: 327-329) traduce la descripción de Burmeister (1879), considerando válida a la especie y, a diferencia de las citas previas (Burmeister, 1866, 1879; Gervais y Ameghino, 1880; Ameghino, 1881a,b), indica que el cráneo fue encontrado en "...un desmonte del terreno en el pueblo mismo de San Nicolás de los Arroyos, sobre la barranca del río Paraná", en lugar de la plaza de la ciudad de San Nicolás, en sedimentos del Bonaerense. En esta obra, Ameghino (1889: 342) al igual que Burmeister (1879: 135), considera que *F. longifrons* estaría emparentada con *Pu. concolor*, señalando que la especie fósil es de mayor tamaño y "más avanzada". Sin embargo, en 1898 (Ameghino, 1898: 628) considera que *F. longifrons* sería el predecesor de *Pu. concolor*.

Cabrera (1933: 13) se refiere brevemente a *F. longifrons* como una especie claramente distinguible de *Pa. onca*. Berta y Marshall (1978: 23-24) incluyen en la lista sinónima de *F. longifrons* a *F. megantereon*, siguiendo a Gervais y Ameghino (1880: 14-16) y citando a Blainville (1864: 129). Estos autores indican que el cráneo fue encontrado en las barrancas del río

<sup>1</sup>Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata. [lucas\\_eolo@yahoo.com.ar](mailto:lucas_eolo@yahoo.com.ar)

<sup>2</sup>LATYR, Museo de La Plata, Paseo del Bosque S/Nº, 1900 La Plata. Becario de la Comisión de Investigaciones Científicas de la provincia de Buenos Aires (CIC). [protocyon@hotmail.com](mailto:protocyon@hotmail.com)

Paraná, tomando probablemente este dato de Ameghino (1889). El último análisis del cráneo de *F. longifrons* lo efectúa Berman (1994), quien lo sinonimiza con *Pu. concolor*, argumentando que los caracteres señalados por Burmeister presentan alta variabilidad y que la especie fósil se encuentra dentro del rango de variación de los ejemplares actuales de *Pu. concolor*.

Por último, en cuanto al año de publicación, varios autores (e.g. Berman, 1994; Berta y Marshall, 1978) indican que esta especie fue publicada en el año 1864. Sin embargo, no se conoce en qué año (o años) se publicó el primer volumen de los Anales del Museo Público de Buenos Aires. Mones (1985 [1988]) señala que la entrega 3 de los Anales del Museo Público de Buenos Aires corresponde a diciembre de 1866 y, en consecuencia, la descripción original de *F. longifrons* data de ese año.

## Materiales y métodos

Las medidas se efectuaron con un calibre manual con un error de 0,05 mm y se expresan en milímetros. Las medidas de los ejemplares fósiles norteamericanos de *Pa. onca* fueron tomadas de Kurtén (1973) y Jefferson (1983); las de los ejemplares fósiles de *Panthera atrox* Leidy, de Merriam y Stock (1932). Se midieron los ejemplares actuales de *Pu. concolor* y *Pa. onca* depositados en las siguientes colecciones: MLP-Ma, MACN-Ma, MZUSP y CML.

**Abreviaturas.** MACN-Ma: Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", Colección Nacional de Mastozoología; MACN-Pv: Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", Colección Nacional de Paleovertebrados; MLP: División Paleontología Vertebrados, Museo de La Plata; MLP-Ma: Sección Mastozoología, División Zoología Vertebrados, Museo de La Plata; PVL: Colección de Paleontología Vertebrados, Instituto Miguel Lillo; CML: Colección de Mastozoología del Instituto Miguel Lillo; MZUSP: Museo de Zoología de São Paulo, Universidad de São Paulo. I: incisivo superior; C: canino superior; P: premolar superior; L: diámetro anteroposterior; A: diámetro transversal; ASIS: ancho de la serie incisiva superior; ARC: ancho del rostro sobre los caninos; ACP: ancho de la constricción postorbitaria.

## Paleontología sistemática

Orden CARNIVORA Bowdich, 1821  
Familia FELIDAE Fischer De Waldheim, 1817

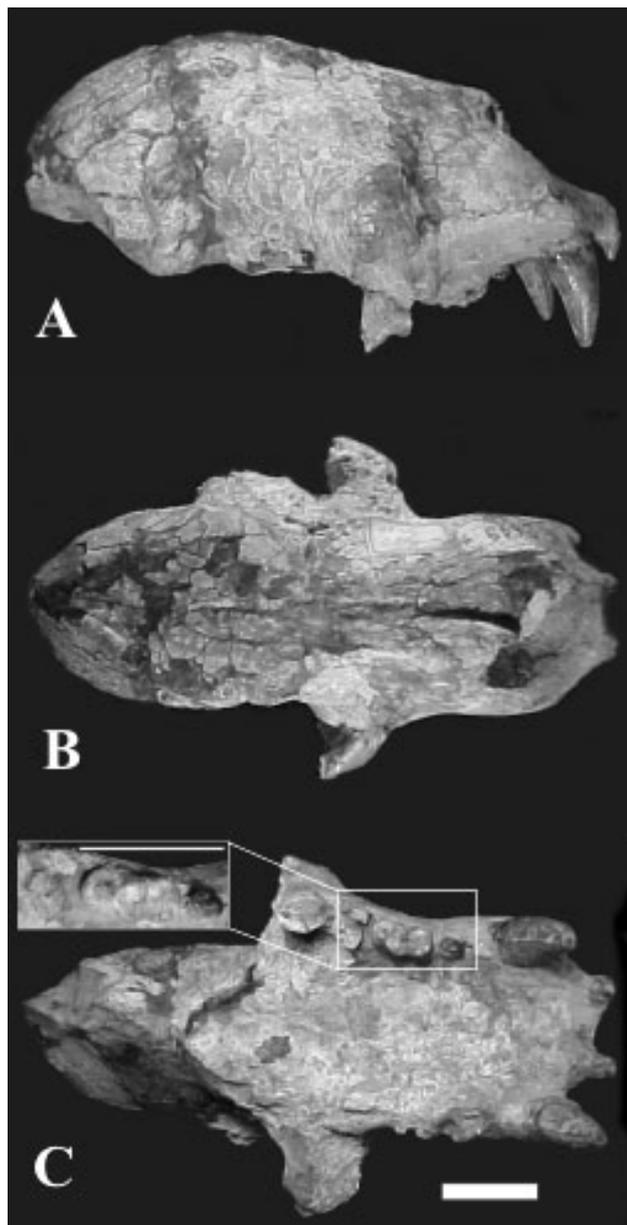
Género *Panthera* Oken, 1816

Especie tipo. *F. pardus* Linnaeus, 1758.

*Panthera onca* (Linnaeus, 1758)

Figuras 1-2, tabla 1

AMEGHINIANA 42 (2), 2005



**Figura 1.** Cráneo de "*Felis longifrons*" / Skull of "*Felis longifrons*" (MACN-Pv 2649). **A**, vista lateral / lateral view; **B**, vista dorsal / dorsal view; **C**, vista palatal / palatal view. Escala gráfica / (Graphic scale: 4 cm.

*Felis longifrons* Burmeister, 1866: 138.

*Felis longifrons* Ameghino 1881a: 313 (lapsus pro *F. longifrons*, Burmeister, 1866).

*Felis palustris* Ameghino, 1888: 6.

*Felis onca fossilis* Ameghino, 1889: 330.

*Felis palustris antiqua* Ameghino, 1889: 331 (non *F. antiqua* Cuvier). *Iemisch listai* Roth, 1899: 442.

*Felis listai* (Roth, 1899) Roth, 1904: 37.

*Felis proplatensis* Ameghino, 1904: 273.

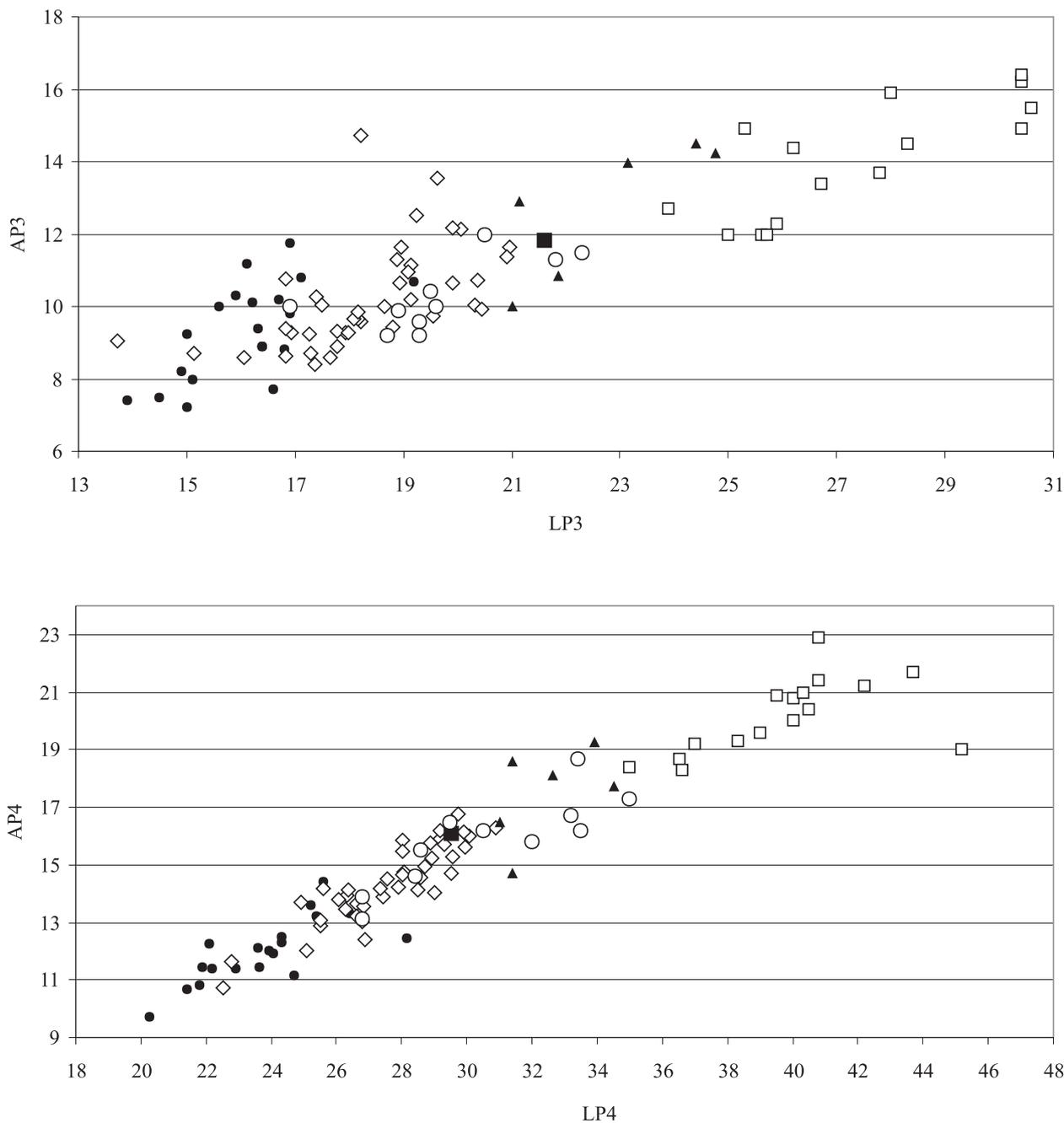
*Machairodus neogaeus*: Spillmann, 1931: 53; 1938: 373 (partim).

*Panthera onca mesembrina* Cabrera, 1933: 25.

*Panthera onca palustris* (Ameghino, 1888) Cabrera, 1933: 27.

*Panthera onca andina* Hoffstetter, 1952: 158.

*Panthera onca peruviana*: Royo y Gómez, 1960: 156.



**Figura 2.** Gráfico bivariado del largo y el ancho del P3 (A) y P4 (B) en mm. Círculos negros: *Pu. concolor*; rombos blancos: ejemplares actuales de *Pa. onca*; triángulos negros: ejemplares fósiles sudamericanos de *Pa. onca*; círculos blancos: ejemplares fósiles norteamericanos de *Pa. onca*; cuadrados blancos: *Pa. atrox*; cuadrado negro: “*F. Longifrons*” (MACN-Pv 2649)/ *Bivariated graphic of P3 (A) and P4 (B) length and width, in mm. Black circles: Pu. concolor; white rhombus: recent specimens of Pa. onca; black triangles: South American fossils of Pa. onca; white circles: North American fossils of Pa. onca; white squares: Pa. atrox; black square: “F. longifrons” (MACN-Pv 2649).*

**Material referido.** MACN-Pv 2649, parte del sintipo de *F. longifrons* Burmeister, 1866: un cráneo incompleto con ambos I3 y C y los P2-P4 derechos, este último con la corona fragmentada en su porción anterior.

**Procedencia geográfica.** Ciudad de San Nicolás (33° 19' S, 60° 13' O), provincia de Buenos Aires, República Argentina.

**Procedencia estratigráfica.** Pleistoceno medio-tar-

dío. Según Ameghino (1889: 329) las arcillas rojas donde fue encontrado este ejemplar pertenecen a la base del “Bonaerense”, sin embargo hay pocos elementos que permitan ubicar la edad de este fósil dentro de los esquemas bioestratigráficos/cronoestratigráficos actuales. En la región, los niveles Ensenadenses sólo constituyen la base de las barrancas (Nabel, 1993; Prevosti *et al.*, 2004), por lo que es posi-

ble -dada la escasa profundidad donde fue hallado- que provenga de sedimentos bonaerenses o lujanenses.

**Descripción.** El MACN-Pv 2649 es un fragmento craneano con el rostro casi completo, la región frontal y las raíces anteriores de los arcos cigomáticos, pero sin el basicráneo y gran parte de la caja craneana, ya que se encuentra roto aproximadamente a la altura de la sutura fronto-parietal. El tamaño de este ejemplar es mayor que el de los ejemplares estudiados de *Pu. concolor* y similar a los ejemplares de *Pa. onca*. Los procesos postorbitarios están rotos, así como el borde anterior de los arcos cigomáticos. De la dentición sólo se conservan actualmente ambos I3 y C, además de los P2-P4 derechos. Está muy fragmentado, por lo que hace difícil observar la mayoría de las suturas. El rostro ha sufrido una deformación plástica durante su historia tafonómica, estando el maxilar derecho transversalmente comprimido y desplazado dorsalmente. El rostro está parcialmente reconstruido, especialmente en el borde alveolar del maxilar derecho y los premaxilares, por lo que la posición de los C, I3 y del P2 derecho no es la original. Se observa, por ejemplo, en la serie dentaria superior derecha el P2 muy separado del C, y en la izquierda, el C mesialmente inclinado con respecto al C derecho. El foramen infraorbitario se encuentra sobre la mitad anterior del P4. La constricción postorbitaria es proporcionalmente ancha y las líneas temporales convergen posteriormente sin llegar a formar la cresta sagital. Los I3 son grandes, de sección subcircular y presentan una pequeña cúspide distomedialmente a la cúspide principal. Los C presentan dos fuertes surcos longitudinales labiales y otros dos linguales menos marcados, además, en el ápice se observa una superficie de desgaste horizontal. El P2 está bien desarrollado, es subtriangular y unicuspidado. El P3 posee una cúspide accesoria distal bien desarrollada, que está separada del cingulo posterior y se ubica algo labialmente. La cúspide principal está desgastada y rota en su borde anterior. Este premolar presenta dos pequeñas cúspides mesiolinguales ("parastilo"). Del P4 sólo están presentes el metastilo y las dos raíces anteriores. Según la posición de la raíz mesiolingual, el protocono debió estar bien desarrollado y dirigido medialmente.

## Discusión

Burmeister (1866, 1879) diagnostica a la nueva especie sobre la base de los siguientes caracteres: gran tamaño, en especial cuando se la compara con *Pu. concolor*; rostro largo; abertura nasal ancha; nasales poco extendidos posteriormente que sólo llegan hasta la altura del foramen infraorbitario; líneas tempo-

rales de disposición separada y paralelas a lo largo del frontal, que luego se curvan "en forma de S", formando posteriormente una cresta sagital ancha y poco elevada; constricción postorbitaria poco marcada; frente menos convexa que en *Pu. concolor*; dentición robusta.

El estado de conservación en que se encuentra el MACN-Pv 2649, hace imposible la observación de varios de estos caracteres (e.g. extensión de los nasales, forma de la abertura nasal y forma de la cresta sagital), sin embargo, éstos tienen poca relevancia sistemática ya que son altamente variables (Cabrera, 1961; Larson, 1997). En este sentido, el cráneo actualmente sólo conserva parte de la dentición, lo que contrasta con la mención de Burmeister (1866, 1879) de que la dentición estaba "casi completa". Esto podría deberse al deterioro que ha sufrido el material desde su descripción original.

En vista dorsal (figura 1.B) se observa que el rostro es proporcionalmente largo como lo indica Burmeister (1866, 1879). Esto se debe a que la base de los arcos cigomáticos y parte del rostro están rotos (*vide supra*), lo que hace que el ancho del rostro a este nivel sea más angosto, creando así un efecto visual que sobredimensiona su largo.

Otros caracteres señalados por Burmeister (1866, 1879) (*i.e.* mayor tamaño, frente poco convexa, dentición robusta), lo diferencian de *Pu. concolor* pero están presentes en *Pa. onca*. Los escasos caracteres cualitativos que pudimos observar en el ejemplar MACN-Pv 2624 también lo acercan a *Pa. onca*. El más conspicuo de ellos se refiere a la posición del foramen infraorbital, que se ubica en *F. longifrons* al nivel del P4 al igual que en *Pa. onca*. Esta condición lo separa claramente de *Pu. concolor*, donde se dispone a la altura del P3 (Parodi, 1930). El P3 posee dos cúspides mesiolinguales ("parastilo"), que fueron observadas en varios ejemplares de *Pa. onca*. Salles (1992) indica que esta cúspide se halla bien desarrollada en *Pa. onca* y está ausente en *Pu. concolor*. Sin embargo, varios ejemplares de *Pu. concolor*, estudiados durante la realización de este trabajo, presentan una pequeña cúspide mesiolingual.

Todas las medidas que se pudieron tomar en el MACN-Pv 2649 se encuentran por encima del rango de variación observado en los ejemplares actuales de *Pu. concolor* (véase tabla 1, figura 2). Algunas de estas medidas (LP3; LP2; AP2; ASIS; LP4-C; ARC; ACP) también escapan al rango de los ejemplares actuales de *Pa. onca*, sin embargo, la mayoría quedan incluidas si tenemos en cuenta a los ejemplares sudamericanos fósiles de esta especie. En este sentido se puede observar (figura 2), que el MACN-Pv 2649 se ubica junto a otros jaguares fósiles (incluyendo a los especímenes norteamericanos de *Pa. onca*), muy cerca de los jaguares actuales. Puede observarse también

**Tabla 1.** Medidas craneodentarias (mm) de "*F. longifrons*" (MACN-Pv 2649), comparadas con ejemplares actuales y fósiles de *Pa. onca*. X: media; DS: desvío estándar; n: tamaño de la muestra / *Craneodentary measurements of "F. longifrons" (MACN-Pv 2649), and recent and fossil specimens of Pa. onca. X: mean; DS: standard deviation; n: sample size.*

	<i>Pa. onca</i> actuales					<i>Pa. onca</i> fósiles					<i>"F. longifrons"</i>
	X	±	DS	(Rango)	(n)	X	±	DS	(Rango)	(n)	MACN-Pv 2649
ARC	69,85	±	6,922	(56,10-82,66)	(41)	82,07	±	6,475	(74,00-88,40)	(4)	83,20
LP4	27,69	±	1,944	(22,51-30,90)	(42)	32,47	±	1,459	(31,00-34,50)	(6)	29,51
AP4	14,37	±	1,366	(10,73-16,76)	(42)	17,47	±	1,643	(14,70-19,25)	(6)	16,10
LP3	18,4	±	1,561	(13,73-20,97)	(42)	22,71	±	1,631	(21,00-24,75)	(6)	21,60
AP3	10,23	±	1,408	(8,40-14,74)	(41)	12,73	±	1,891	(10,00-14,50)	(6)	11,83
LC	18,52	±	1,788	(14,56-22,84)	(36)	22,26	±	1,846	(20,25-24,20)	(4)	22,20
AC	14,71	±	1,611	(10,91-18,50)	(36)	18,00	±	1,583	(15,70-19,30)	(4)	17,70
ASIS	31,52	±	3,514	(16,60-35,74)	(28)	41,70	±	1,027	(40,52-42,30)	(3)	38,10
ACP	49,03	±	5,740	(39,20-61,70)	(17)	59,80	±	5,584	(55,30-66,05)	(3)	73,01
LP4-C	77,35	±	6,296	(66,70-86,90)	(17)	93,79	±	4,353	(87,45-98,45)	(6)	98,99

que los jaguares fósiles forman un continuo entre *Pa. atrox* y los ejemplares actuales de *Pa. onca*. Sólo en dos medidas excede en tamaño a los ejemplares fósiles de *Pa. onca*: LP4-C y ACP. El LP4-C es apenas mayor que el ejemplar fósil PVL 3866 (véase tabla 1), mientras la diferencia del ACP es conspicuamente mayor. El alto valor del LP4-C medido en el MACN-Pv 2649 puede deberse a la reconstrucción de esta parte del cráneo. Este no es el caso para el ACP, aunque el escaso número de ejemplares fósiles conocidos podría enmascarar el rango de variación intraespecífica de este carácter.

Los materiales publicados por Gervais (1855; véase Burmeister, 1866) son elementos postcraneos (e.g. metacarpianos, metatarsianos; Gervais, 1855: 19-11, lám. 4), pertenecientes aparentemente a diferentes individuos provenientes del Pleistoceno de Tarija. Según puede observarse en la lámina 4 de Gervais (1855), varios de estos ejemplares (e.g. un calcáneo [fig. 9], metacarpianos 2, 4-5 [figs. 6-8]) pueden ser referidos tentativamente a *Smilodon* sp.

### Conclusiones

Los caracteres cualitativos y cuantitativos observados en el cráneo del ejemplar de *F. longifrons*, permiten confirmar que, contrariamente a la opinión de Berman (1994), el MACN-Pv 2649 no pertenece a la especie *Pu. concolor*. Dichos caracteres tampoco permiten sustentar la validez de la especie propuesta por Burmeister (1866), ya que lo agrupan con otros grandes jaguares fósiles, siendo escasas y poco significativas las diferencias que presenta con los ejemplares actuales de *Pa. onca*. Por lo tanto se sinonimiza "*F. longifrons*" con *Pa. onca*.

### Agradecimientos

A M. Reguero, S. Bargo, A. Kramarkz, O. Vaccaro, D. Flores y M. De Vivo por la colaboración brindada durante el estudio de las colecciones que se encuentran bajo su cuidado. Damián Voglino aportó útiles comentarios. A E. Tonni, A. Mones y M. Bond por la lectura crítica de una versión temprana del manuscrito. Los árbitros A. Carlini y F. Goin brindaron importantes comentarios que contribuyeron a mejorar el manuscrito.

### Bibliografía

Ameghino, F. 1881a. *La formación pampeana o estudio sobre los terrenos de transporte de la cuenca del Plata*. G. Masson-Igon Hnos. París-Buenos Aires, 376 pp.

Ameghino, F. 1881b. *La antigüedad del hombre en el plata*. Tomo 2. G. Masson-Igon Hnos. París-Buenos Aires, 557 pp.

Ameghino, F. 1888. *Rápidas diagnosis de algunos mamíferos fósiles nuevos de la República Argentina*. P.E. Coni, Buenos Aires, 17 pp.

Ameghino, F. 1889. Contribución al conocimiento de los mamíferos fósiles de la República Argentina. *Actas de la Academia Nacional de Ciencias* (Córdoba) 6: 1-1027, 98 Pls.

Ameghino, F. 1898. Sinopsis geológico-paleontológica. 2º Censo de la República Argentina 1: 111-255.

Ameghino, F. 1904. Nuevas especies de mamíferos cretáceos y terciarios de la República Argentina. *Anales de la Sociedad Científica Argentina* 58: 35-291.

Arroyo-Cabrales, J. 2002. Registro fósil del jaguar. En: R. Medellín, C. Equihua, C. Chetkiewicz, P. Crawshaw Jr., A. Rabinowitz, K. Redford, J. Robinson, E. Sanderson y A. Taber (eds.), *El jaguar en el nuevo milenio*, Fondo de Cultura Económica, Universidad Nacional Autónoma de México, Wildlife Conservation Society, México, pp. 343-354.

Berman, W.D. 1994. [Los carnívoros continentales (*Mammalia, Carnivora*) del Cenozoico en la provincia de Buenos Aires. Tesis N° 618, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata. La Plata, 412 pp. Inédito].

Berta, A. y Marshall, L.G. 1978. South American Carnivora, i-viii, 1-48, pars 125. En: W. Junk (ed.), *Fossilium catalogus, I: Animalia*, The Hague, Boston y London, 48 pp.

Blainville, H. 1864. *Ostéographie ou description iconographique comparée du squelette et du système dentarie des cinq classes d'animaux*

- vertébrés récents et fossiles pour servir de base à la zoologie et à la géologie. A. Bertrand. Paris, 63 pp.
- Bravard, A. 1828. Monographie de la Montagne de Perrier près d'Issoire (Puy-de-Dome) et de deux espèces fossiles du genre *Felis*, découvertes dans l'une de ses couches d'alluvion. E. D'Ocagne. Paris, 147 pp.
- Burmeister, G. 1866. Lista de los mamíferos fósiles del terreno diluviano. *Anales del Museo Público de Buenos Aires* 1: 121-232.
- Burmeister, G. 1879. *Description physique de la République Argentine d'après des observations personnelles étagères 3 (animaux vertébrés, 1: Mammifères vivants et éteints)*. P.E. Coni, 555 pp.
- Cabrera, A. 1933. Los yaguas vivientes y extinguidos de la América austral. *Notas Preliminares del Museo de La Plata* 2: 9-39.
- Cabrera, A. 1961. Los Félidos Vivientes de la República Argentina. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales, Ciencias Zoológicas* 6: 163-247.
- Gervais, P. 1855. Recherches sur les mammifères fossiles de l'Amérique du Sud. En: F. de Castelnau: Expédition dans les parties centrales de l'Amérique du Sud, de Rio de Janeiro à Lima, et de Lima au Para; exécuté par ordre du Gouvernement français pendant les années 1843 à 1847 sous la direction du comte Francis de Castelnau. *Zoologie* 7: 1-63.
- Gervais, H. y Ameghino, F. 1880. *Los mamíferos Fósiles de la América Meridional/Les mammifères fossiles de l'Amérique du Sud*. F. Savy, Paris, 225 pp.
- Hoffstetter, R. 1952. Les mammifères pléistocènes de la République de l'Equateur. *Mémoires de la Société Géologiques de France (nouvelle série)* 66: 1-391.
- Jefferson, G. 1983. First record of the Jaguar from the Late Pleistocene of California. *Bulletin of the Southern California Academy of Science* 82: 95-98.
- Kurtén, B. 1973. Pleistocene Jaguars in North America. *Commentationes Biologicae, Societas Scientiarum Fennica* 62: 3-23.
- Larson, S. 1997. Taxonomic Re-evaluation of the Jaguar. *Research Articles, Zoo Biology* 16: 107-120.
- Linnaeus, C. 1758. *Systema Naturae per regna tri naturae secundum clasiss, ordines, genera, species cum characteribus, differentiis synonymis locis*. (Décima edición). Laurentii Salvii. Stocolmo, 824 pp.
- Merriam, J. y Stock, C. 1932. The Felidae of Rancho La Brea. *Carnegie Institution of Washington Publication* 422: 1-231.
- Mones, A. 1985[1988]. La fecha de publicación de los "Anales del Museo Público de Buenos Aires". *Historia Natural* 5: 231-232.
- Nabel, P. 1993. The Brunhes-Matuyama boundary in Pleistocene sediments of Buenos Aires province, Argentina. *Quaternary International* 17: 79-85.
- Parodi, R. 1930. Contribución a la osteología de los Grandes felinos vivientes de la Argentina. *Physis* 10:74-84
- Prevosti, F.J., Dondas A. y Isla, F.I. 2004 (2004). La importancia bioestratigráfica de *Theriodictis Mercerat*, 1891 (Carnivora, Canidae), Con descripción de un nuevo ejemplar de *Theriodictis platensis Mercerat*, 1891 del Pleistoceno de la provincia de Buenos Aires (Argentina). *Ameghiniana* 41: 245-250.
- Roth, S. 1899. Descripción de los restos encontrados en la caverna de Última Esperanza. *Revista del Museo de La Plata* 9: 381-388.
- Roth, S. 1904. Nuevos restos de mamíferos de la caverna Eberhardt en Última Esperanza. *Revista del Museo de La Plata* 11: 37-52.
- Royo, A. y Gómez, J. 1960. El yacimiento de vertebrados pleistocenos de Muaco, Estado Falcón, Venezuela, con industria lítica humana. *Report of the 21st Session, International Geological Congress (Copenhagen, 1960)*, 21: 154-157.
- Salles, L. 1992. Felid Phylogenetics: Extant Taxa and Skull Morphology (Felidae, Aeluroidea). *American Museum Novitates* 3047: 1-62.
- Seymour, K. 1989. *Panthera onca*. *Mammalian Species* 340: 1-9.
- Spillmann, F. 1931. *Die Säugetiere Ecuadors im Wandel der Zeit*. Universidad Central, Quito, 112 pp.
- Spillmann, F. 1938. Die fossilen Pferde Ekuadors der Gattung *Neohippus*. *Paleobiologica* 6: 372-393.

**Recibido:** 21 de noviembre de 2003.

**Aceptado:** 19 de agosto de 2004.