

PRIMER REGISTRO DE *Dusicyon gymnocercus* (FISHER, 1814) (CARNIVORA: CANIDAE) EN EL PLEISTOCENO DE ENTRE RÍOS (ARGENTINA)

Francisco Juan PREVOSTI¹, Jorge Ignacio NORIEGA², César Mariano GARCÍA ESPONDA³ y Brenda Soledad FERRERO²

¹Departamento Paleontología Vertebrados, Museo de La Plata, Paseo del Bosque s/n, 1900 La Plata, Buenos Aires, Argentina. CONICET. prevosty@hotmai.com

²Laboratorio de Paleontología de Vertebrados, CICYTTP-CONICET, Matteri y España, 3105 Diamante, Argentina, brendaferro@yahoo.com.ar, cidnoriega@infoaire.com.ar

³Cátedra de Anatomía Comparada, Facultad de Ciencias Naturales y Museo (UNLP), calle 64 n° 3, 1900, La Plata, Argentina, cesponda@fcnym.unlp.edu.ar

Prevosti, F. J., Noriega, J. I., García Esponda, C. M. & Ferrero, B. S. 2005. Primer registro de *Dusicyon gymnocercus* (Fisher, 1814) (Carnivora: Canidae) en el Pleistoceno de Entre Ríos (Argentina). [First record of *Dusicyon gymnocercus* (Fischer, 1814) (Carnivora: Canidae) from the Pleistocene of Entre Ríos (Argentina).] *Revista Española de Paleontología*, **20** (2), 159-167. ISSN 0213-6937.

ABSTRACT

The first fossil record of *Dusicyon gymnocercus* (Fischer, 1814) from Entre Ríos province in Argentina is described from the Arroyo Feliciano Formation (Lujanian; Late Pleistocene-Early Holocene). The specimen (CICYTTP-PV-M-22) is a nearly complete skull without mandibles. The morphology and size of the dentition and skull is indistinguishable from the recent species *Dusicyon gymnocercus*. The multivariate analysis performed agrees with this assignation. This skull is the first fossil record of a canid in Entre Ríos province and the Argentinian Mesopotamia, and expands the geographic distribution of *Dusicyon gymnocercus* during the Lujanian.

Keywords: Canidae, *Dusicyon gymnocercus*, Arroyo Feliciano Formation, Late Pleistocene-early Holocene, Argentina.

RESUMEN

Se reporta el primer registro paleontológico de *Dusicyon gymnocercus* (Fischer, 1814) procedente de la Formación Arroyo Feliciano (Edad Lujanense; Pleistoceno Tardío-Holoceno Temprano) de la provincia de Entre Ríos, Argentina. El ejemplar (CICYTTP-PV-M-22) consiste en un cráneo completo sin mandíbula cuya morfología cráneo-dentaria es indistinguible de la especie viviente *Dusicyon gymnocercus*. El tamaño general del cráneo y las medidas cráneo-dentarias tomadas se encuentran dentro del rango de variación de *Dusicyon gymnocercus*. Los análisis multivariados permitieron llegar a la misma conclusión. Este constituye el primer registro de un cánido para el Lujanense de Entre Ríos y la Mesopotamia Argentina y amplía la distribución geográfica de *Dusicyon gymnocercus* durante el Lujanense.

Palabras claves: Canidae, *Dusicyon gymnocercus*, Formación Arroyo Feliciano, Pleistoceno tardío-Holoceno temprano, Argentina.

INTRODUCCIÓN

Dusicyon gymnocercus (Fischer, 1814), conocida vulgarmente como zorro pampa, es un especie relativamente común, que habita actualmente los “pastizales” y otros

ambientes abiertos de gran parte de Argentina, Uruguay, Paraguay, el sur de Brasil y el este de Bolivia (Cabrera, 1957; Ginsberg & Macdonald, 1990; Macdonald & Sillero-Zubiri, 2004). En la República Argentina se distribuye desde el río Negro, hasta Misiones, Formosa, Jujuy y

Salta (Cabrera, 1957; Jayat *et al.*, 1999). Es una especie oportunista, que posee una dieta omnívora compuesta principalmente por pequeños y medianos mamíferos, insectos y frutos (Crespo, 1971). Los restos fósiles más antiguos de *D. gymnocercus* corresponden al Pleistoceno Temprano-Medio (Ensenadense) de la región Pampeana (Buenos Aires, Argentina) y Tarija (Tarija, Bolivia) (Kraglievich, 1930; Berman, 1994). Durante el Pleistoceno Tardío (Lujanense) se lo registra en la provincia de Buenos Aires, Minas Gerais (Brasil) y Uruguay (Winge, 1895; Kraglievich, 1930; Ubilla & Perea, 1999).

El estatus genérico de los zorros sudamericanos fue revisado por numerosos autores (e.g. Kraglievich, 1930; Cabrera, 1931; Osgood, 1934; Langguth, 1975; Clutton-Brock *et al.*, 1976; Van Gelder, 1978; Berta, 1987; Zunino *et al.*, 1995) quienes utilizaron diferentes nombres genéricos (e.g. *Pseudalopex* Burmeister, 1856; *Dusicyon* Hamilton Smith, 1839; *Lycalopex* Burmeister, 1854) para agrupar a las especies de zorros de campo [i.e. *D. sechurae* (Thomas, 1900); *D. culpaeus* (Molina, 1792); *D. gymnocercus*; *D. australis* (Kerr, 1792); *D. griseus* (Gray, 1837); *D. vetulus* (Lund, 1842), y *D. fulvipes* (Martin, 1837)]. Según un análisis filogenético llevado a cabo por Tedford *et al.* (1995), sobre la base de caracteres osteológicos y dentarios, este grupo es parafilético, motivo por el cual los autores restringen *Dusicyon* para *D. australis*, *Lycalopex* para *L. vetulus*, *Pseudalopex* para *P. culpaeus*, quedando el resto en “*Pseudalopex*”. Recientemente estos datos fueron combinados con otra evidencia morfológica, más caracteres de comportamiento, historia de vida y moleculares (Zrzavý & Řičánková, 2004). En este último estudio las especies mencionadas constituyen un grupo monofilético, por lo que siguiendo los principios de la clasificación cladística deben ser incluidas en un mismo taxón, siendo *Dusicyon* el nombre que corresponde por prioridad.

Por otra parte, Zunino *et al.* (1995) consideran que *D. griseus* y *D. gymnocercus* son sinónimos. Sin embargo, esta hipótesis no fue debidamente contrastada ni seguida por autores posteriores (Wayne *et al.*, 1997; Wang *et al.* 2004; Macdonald & Sillero-Zubiri, 2004), para lo cual sería necesario aumentar el número de ejemplares y localidades, así también como la utilización de técnicas moleculares (ADN). La sistemática de los zorros fósiles todavía no ha superado la etapa tipológica, ya que no tiene en cuenta la variación (geográfica, ontogenética, sexual) existente en las especies vivientes. Esto queda reflejado en los caracteres utilizados para diagnosticarlas (e.g. Berman, 1994; *vide infra*).

En este trabajo se describe un nuevo cráneo de un zorro del Pleistoceno Tardío, discutiendo su asignación taxonómica. Se realizaron estudios morfológicos descriptivos, métricos y estadísticos de las tres especies que actualmente viven en la Argentina (*D. culpaeus*, *D. griseus*, *D. gymnocercus*), con el objetivo de identificar con mayor confianza taxonómica el material fósil, teniendo en cuenta la variación observada en las especies vivientes. Estos análisis permitieron asignar el fósil a *D. gymnocercus*, que constituye el primer registro de un cánido de antigüedad Pleistocena para la provincia de Entre Ríos en Argentina.

MATERIALES Y MÉTODOS

El ejemplar fósil fue comparado con 62 ejemplares de *D. gymnocercus*, 25 de *D. griseus* y 22 de *D. culpaeus* (véase Apéndice). Sobre este material se tomaron 17 medidas craneanas, en milímetros, utilizando calibre digital, con una precisión de 0,01 mm, según se indica en la Tabla 1.

Se realizó un análisis de componentes principales a partir de la matriz de varianza-covarianza utilizando el programa Statistica

Abreviatura	Descripción
LCB	Longitud condilobasal, desde el margen anterior del foramen magno hasta la parte más anterior de los premaxilares, tomada en el plano sagital.
LCr	Longitud del cráneo, desde el extremo anterior de los premaxilares hasta el punto de intersección de las suturas sagital y lambdaoidea.
LP	Longitud palatal, desde el extremo anterior de los premaxilares hasta el margen posterior del paladar.
LR	Longitud del rostro, desde el extremo anterior de los premaxilares hasta el borde de la órbita al nivel de la sutura lacrimo-yugal.
LB	Longitud de la bulla, entre el foramen rasgado medio y la sutura bulla-apófisis paraoccipital.
AIO	Ancho interorbitario mínimo, entre los frontales a nivel de las órbitas, por delante de los procesos postorbitarias.
CPO	Ancho mínimo de la constricción postorbitaria.
APPO	Ancho máximo entre procesos postorbitarios.
AR	Ancho del rostro entre los maxilares a nivel de los alvéolos de los caninos.
AM	Ancho del paladar entre el borde labial de los alvéolos de los M1.
ACO	Ancho máximo entre los cóndilos occipitales.
SDS	Largo de la serie dentaria superior, entre el borde anterior del C y el margen posterior del M2 a nivel alveolar.
LC	Longitud anteroposterior del canino superior a nivel alveolar.
LP4	Longitud anteroposterior del P4 a nivel alveolar.
AP4	Ancho del P4 a nivel alveolar.
LM1	Longitud anteroposterior del M1 a nivel alveolar M1.
AM1	Ancho máximo del M1 a nivel alveolar.

Tabla 1. Medidas cráneo-dentarias utilizadas en este estudio. *Skull and tooth measurements used in this study.*

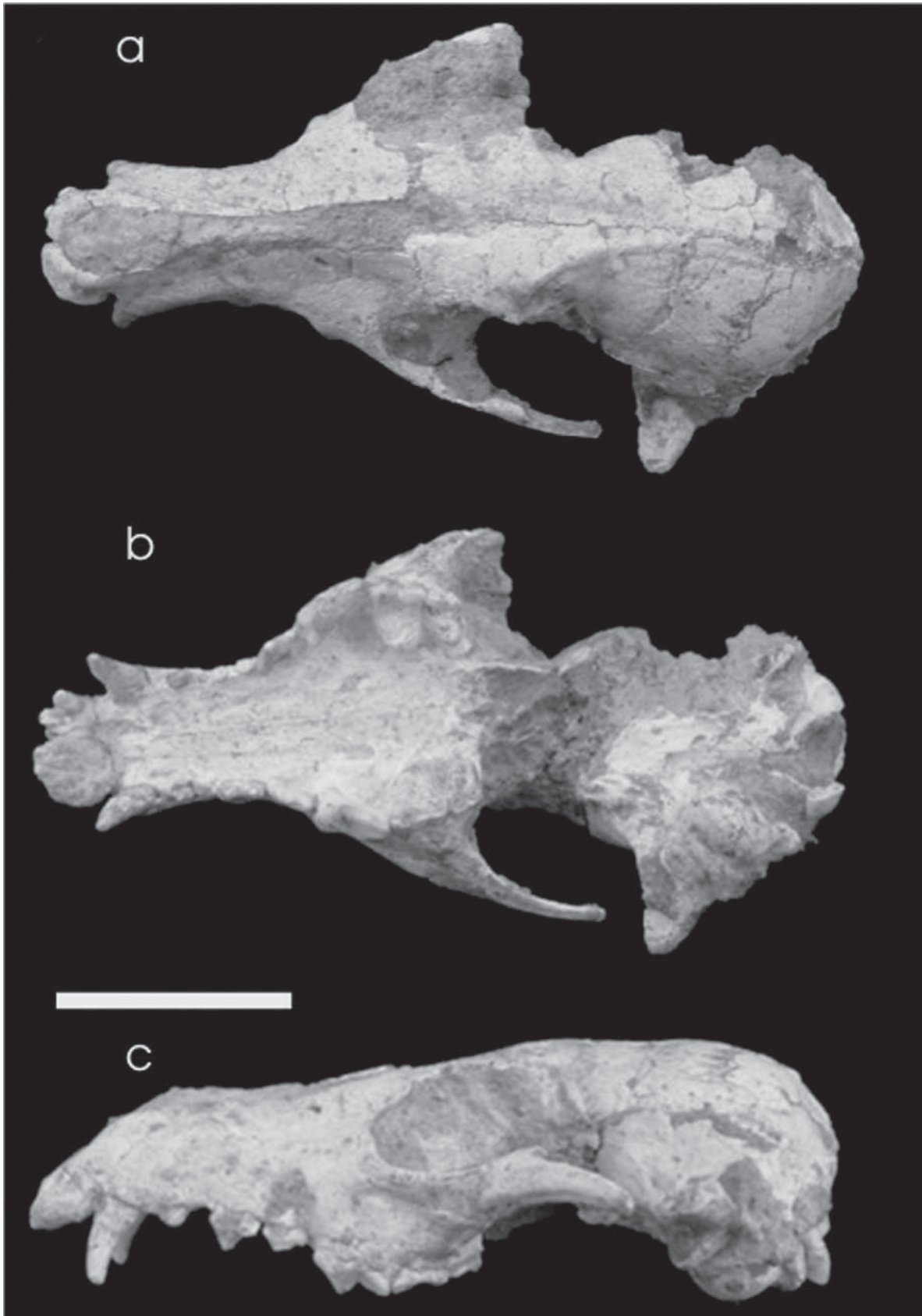


Figura 1. Cráneo de *Dusicyon gymnocercus* (Fisher, 1814) (CICYTTP-PV-M-22) encontrado en el Pleistoceno Tardío del Arroyo Ensenada (Entre Ríos, Argentina). **a:** vista dorsal; **b:** vista ventral; **c:** vista lateral. Escala: 5 cm.
Skull of Dusicyon gymnocercus (Fisher, 1814) (CICYTTP-PV-M-22) founded in Late Pleistocene from Arroyo Ensenada (Entre Ríos, Argentina). **a:** dorsal view; **b:** ventral view; **c:** lateral view. Escala: 5 cm.

6.0 (Statsoft inc., 2001). Los datos fueron transformados a sus logaritmos naturales para homogeneizar sus varianzas. Con este programa también se hizo un análisis discriminante (AD) y un análisis canónico de la varianza (ACV). En el AD se le otorgó la misma probabilidad a todos los grupos, constituidos por las tres especies vivientes.

En los aspectos cronoestratigráficos y bioestratigráficos se siguió a Cione & Tonni (1999, 2001).

Abreviaturas: CICYTTP-PV-M: Laboratorio de Paleontología de Vertebrados del Centro de Investigaciones Científicas y Transferencia de Tecnología a la Producción de Diamante; MLP Departamento Científico de Vertebrados del Museo de La Plata, Sección Mastozoología; MACN-Ma: Colección Nacional de Mastozoología del Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia; I: incisivo superior; C: canino superior; P: premolar superior; M: molar superior.

SISTEMÁTICA PALEONTOLÓGICA

ORDEN CARNIVORA Bowdich, 1821

Familia **Canidae** Fischer, 1817

Género *Dusicyon* Hamilton Smith, 1839

Especie tipo: *Canis antarticus* Bechstein, 1799

Dusicyon gymnocercus (Fischer, 1814)

Fig. 1, Tabla 2

Material asignado: CICYTTP-PV-M-22: cráneo casi completo sin mandíbula (Fig. 1).

Procedencia geográfica y estratigráfica: El material proviene de las barrancas del arroyo Ensenada en el Departamento de Diamante de la provincia de Entre Ríos, Argentina (Fig. 2). El mismo fue colectado en sedimentos limosos loessoides, marrones claros, con abundantes intercalaciones lenticulares de conglomerados formados por concreciones carbonáticas. Esta unidad corresponde a la Formación Arroyo Feliciano y constituye la terraza más alta de los principales colectores de la provincia y de los tramos inferiores de sus afluentes (Iriondo *et al.*, 1985; Iriondo, 1996). La antigüedad asignada a la misma sobre la base de la composición de su paleomastofauna corresponde a la base del Lujanense (Pleistoceno Tardío; Noriega *et al.*, 2004).

Descripción: El cráneo se encuentra casi completo, faltando gran parte del arco cigomático derecho (Fig. 1). El proceso cigomático del escamoso y el extremo caudal del yugal se encuentran rotos

	CICYTTP-PV-M-22	<i>D. griseus</i> X +/- DS (N)	<i>D. culpaeus</i> X +/- DS (N)	<i>D. gymnocercus</i> X +/- DS (N)
LCB	140,9	121.70 +/- 5.59 (25)	166.05 +/- 7.94 (21)	137.15 +/- 6.86 (30)
LCR	143,7	125.48 +/- 6.20 (25)	174.87 +/- 7.88 (22)	141.97 +/- 7.31 (30)
LP	73,88	64.89 +/- 3.54 (25)	88.14 +/- 5.03 (22)	71.41 +/- 3.66 (30)
LR	61,4	52.60 +/- 3.09 (25)	73.82 +/- 4.01 (22)	59.6 +/- 3.49 (30)
LB	20,5	19.31 +/- 1.05 (25)	22.99 +/- 1.15 (21)	21.45 +/- 1.05 (30)
AIO	27,1	21.66 +/- 1.63 (25)	29.38 +/- 2.14 (22)	25.56 +/- 1.83 (30)
CPO	23,7	23.88 +/- 1.29 (24)	26.91 +/- 1.68 (22)	24.65 +/- 2.05 (30)
APPO	33,9	29.60 +/- 2.15 (23)	37.32 +/- 2.80 (22)	35.08 +/- 2.96 (30)
AR	26,4	18.46 +/- 1.07 (25)	28.06 +/- 1.44 (22)	22.25 +/- 1.43 (30)
AM	43,4	35.43 +/- 1.63 (25)	47.72 +/- 2.17 (22)	38.81 +/- 1.79 (30)
ACO	26,6	23.38 +/- 1.48 (24)	29.88 +/- 0.98 (21)	27.66 +/- 3.27 (30)
SDS	65,1	56.67 +/- 2.63 (25)	73.49 +/- 3.13 (22)	60.94 +/- 2.97 (30)
LC	7,2	5.52 +/- 0.68 (25)	10.00 +/- 3.13 (22)	6.42 +/- 0.65 (30)
LP4	14,5	11.36 +/- 0.57 (25)	15.62 +/- 0.97 (22)	12.18 +/- 0.81 (30)
AP4	6,8	5.36 +/- 0.44 (25)	7.22 +/- 0.57 (22)	5.91 +/- 0.54 (30)
LM1	9,3	7.70 +/- 0.84 (25)	8.57 +/- 0.74 (22)	8.12 +/- 0.63 (30)
AM1	14,4	11.65 +/- 0.59 (25)	13.85 +/- 0.62 (22)	12.05 +/- 0.87 (29)

Tabla 2. Medidas cráneo-dentarias (mm.) del ejemplar CICYTTP-PV-M-22 y de las especies vivientes *Dusicyon culpaeus* (Molina, 1782), *Dusicyon griseus* (Gray, 1837) y *Dusicyon gymnocercus* (Fisher, 1814). X: media; DS: desvío estándar; N: número de ejemplares medidos.

Craneodentary measures (mm) of the CICYTTP-PV-M-22 and the recent species *Dusicyon culpaeus* (Molina, 1782), *Dusicyon griseus* (Gray, 1837) and *Dusicyon gymnocercus* (Fisher, 1814). X: mean; DS: Standard deviation; N: simple size.

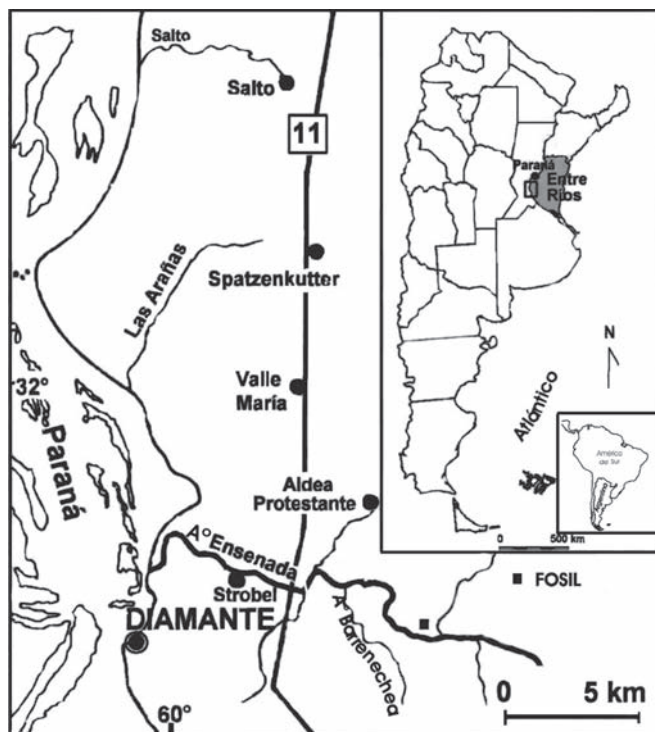


Figura 2. Mapa de la República Argentina mostrando la ubicación geográfica del yacimiento paleontológico Arroyo Ensenada.
 Location map of the Arroyo Ensenada paleontological site.

en el arco cigomático izquierdo. También está ausente una porción del lado derecho de la caja craneana que incluye a la bulla timpánica. Las crestas temporales y lambdaoidea se encuentran rotas. Este ejemplar ha sido comprimido y fracturado, posiblemente durante la diagénesis fósil. El rostro es proporcionalmente corto con relación a la caja craneana y ancho a la altura de los caninos. El borde caudal del paladar se extiende hasta la mitad de los M2. Los procesos postorbitarios del frontal son pequeños y puntiagudos. La constricción postorbitaria se halla inmediatamente por detrás de los procesos postorbitales y es más angosta que el ancho interorbitario mínimo.

Las crestas temporales forman una amplia área liriniforme y sólo cerca del inion se unen para formar una cresta sagital. La sutura entre el basiesfenoides y el basioccipital se encuentra totalmente obliterada.

La dentición está bien preservada, a excepción de los P1, P2 derecho e I1 derecho, que se hallan rotos. Presenta un marcado desgaste dentario en los I2-3 derechos, los caninos y las cúspides principales de los P4-M2. Una concreción de carbonato de calcio cubre a los I1-3 izquierdos. El I3 presenta una cúspide principal y carece de cúspides accesorias. Los P2-3 son birradiculados y presentan una cúspide principal, pero sólo en el P3 se observa una pequeña cúspide cingular distal. El P4 presenta un protocono grande que se dirige mesiolingualmente y sobrepasa el borde mesial del paracono. El cingulo lingual está bien marcado. Los M1-2 son proporcionalmente grandes con relación al P4. En estos molares el protocono, el hipocono y el cingulo labial están bien desarrollados. En el M1 hay un gran metacónulo que falta en el M2.

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

La obliteración completa de la sutura basioccipital-basiesfenoides y parcial de la sutura premaxilar-maxilar, así como el grado de desgaste dentario, indican que el ejemplar fósil es un adulto (Crespo, 1971).

La morfología de este cráneo presenta los caracteres que clásicamente se usaron para reconocer a *D. gymnocercus* (e.g. tamaño; desarrollo de cresta sagital; forma de la constricción postorbitaria; forma de los molares superiores; índice molar [(LM1+LM2)/LP4]) en comparación con *D. culpaeus* y *D. griseus*. (Kraglievich, 1930; Osgood, 1934). Los valores de las medidas del ejemplar CICYTTP-PV-M-22 son similares a aquellos observados por Zunino *et al.* (1995: Tabla 2, Apéndice) en poblaciones de *D. gymnocercus (sensu stricto)* de las provincias de La Pampa y Buenos Aires.

El primer componente del análisis de componentes principales explica el 84,85 % de la variación total, mientras que el segundo componente sólo el 4,55 % (Tabla 3). En el gráfico de dispersión de los dos primeros componentes (Fig. 3a), las especies vivientes se distribuyen a lo

	98145,451	98145,451
98145,451	-0,247	0,033
LCr	-0,261	0,041
LP	-0,247	0,013
LR	-0,269	0,059
LB	-0,136	0,170
AIO	-0,237	0,403
CPO	-0,092	0,340
APPO	-0,176	0,558
AR	-0,317	0,124
AM	-0,235	-0,031
ACO	-0,199	0,171
SDS	-0,213	-0,008
LC	-0,475	-0,448
LP4	-0,254	-0,206
AP4	-0,243	-0,191
LM1	-0,105	-0,183
AM1	-0,150	-0,128
Autovalor	0,277	0,015

Tabla 3. Primeros dos autovectores y autovalores del análisis de componentes principales.
 Two first eigenvectors and eigenvalues of the principal component analysis.

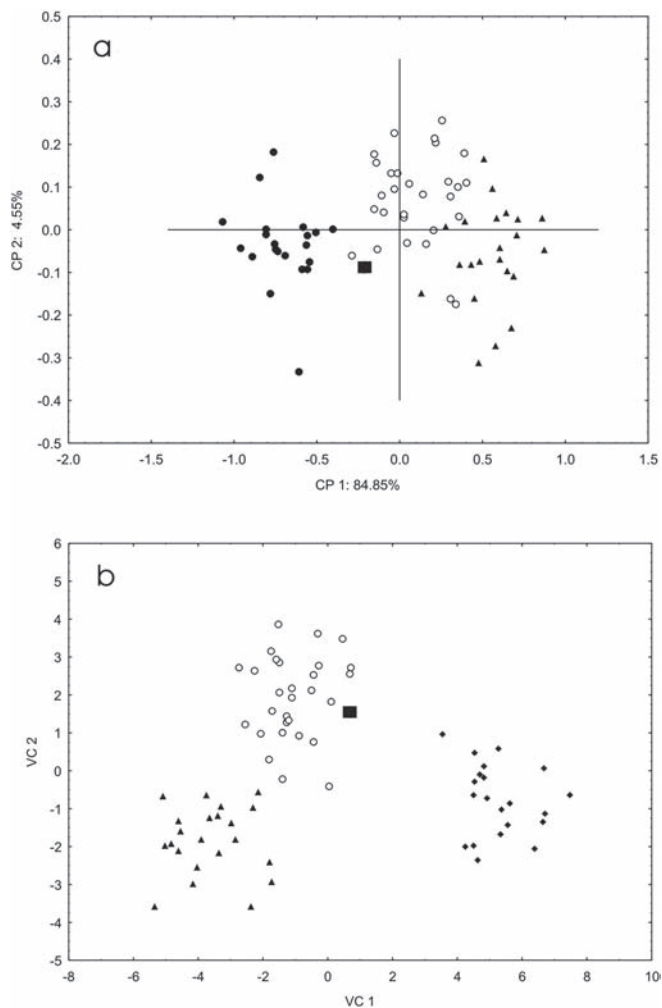


Figura 3. a: gráfico de dispersión de los primeros dos componentes principales (CP) del ACP. b: gráfico de dispersión de las dos variables canónicas (VC) del ACV. Triángulos negros: *Dusicyon griseus* (Gray, 1837); círculos vacíos: *Dusicyon gymnocercus* (Fisher, 1814); círculos negros: *Dusicyon culpaeus* (Molina, 1782); cuadrado: CICYTTP-PV-M-22.
a: biplot of the two first principal components (CP) of the ACP. **b:** biplot of the canonical variables (VC) of the ACV. Black triangles: *Dusicyon griseus* (Gray, 1837); empty circles: *Dusicyon gymnocercus* (Fisher, 1814); black circles: *Dusicyon culpaeus* (Molina, 1782); square: CICYTTP-PV-M-22.

largo del componente 1 en función de su tamaño, a pesar de que se observa una superposición parcial entre *D. griseus* y *D. gymnocercus*. Este componente es interpretado como un vector que refleja el tamaño, ya que todas las variables contribuyen en el mismo sentido y con un peso relativamente similar. A lo largo del primer componente se ubica *D. griseus* (la especie más pequeña) a la derecha y *D. culpaeus* (la especie de mayor tamaño) a la izquierda, quedando *D. gymnocercus* entre ambas. El componente 2 no permite separar a las especies vivientes ya que las mis-

	VC 1	VC 2
LCB	0,339	-17,718
LCr	34,026	-2,811
LP	1,486	15,847
LR	-15,048	-16,595
LB	-4,881	-3,218
AIO	-0,899	0,616
CPO	4,470	4,445
APPO	-2,704	-10,661
AR	5,716	-10,069
AM	3,400	1,838
ACO	1,504	-0,220
SDS	-5,414	33,464
LC	1,904	4,778
LP4	2,240	5,160
AP4	2,302	-2,661
LM1	-2,895	-1,630
AM1	-1,882	-0,681
Coficiente	-117,669	7,146

Tabla 4. Coeficientes no estandarizados de las dos primeras variables canónicas (VC).
Raw coefficients of the first two canonical variables (VC).

mas se superponen ampliamente. El CICYTTP-PV-M-22 se encuentra dentro del rango de dispersión de *D. gymnocercus*. La primera variable canónica permite separar a *D. culpaeus* y parcialmente a *D. griseus* de *D. gymnocercus*, aunque la segunda los separa claramente (Fig. 3b; Tabla 4). El análisis discriminante reclasificó correctamente a todos ejemplares vivientes y determinó al CICYTTP-PV-M-22 como *D. gymnocercus* con una probabilidad posterior de 0,999. En resumen, los resultados del análisis de componentes principales y del análisis discriminante sustentan la identificación taxonómica basada en los caracteres clásicamente usados para distinguir a las tres especies vivientes.

Berman (1994) fue el último revisor de las especies de zorros fósiles de la región pampeana. Este autor reconoce tres especies extintas para el Plioceno Tardío-Holoceno de la región: *D. avus* (Burmeister, 1866), *D. cultridens* (Gervais & Ameghino, 1880) y *D. ensenadensis* (Ameghino, 1888). La primera es una forma de gran tamaño con dientes carniceros proporcionalmente grandes (Caviglia, 1986; Berman & Tonni, 1987; Trejo & Jackson, 1998), que es claramente distinguible de *D. gymnocercus*. *D. cultridens*

tiene un tamaño intermedio entre *D. griseus* y *D. gymnocercus*, presentando la rama horizontal de la mandíbula grácil y el m1 proporcionalmente grande (Berman, 1994: 168-176). *D. ensenadensis* sólo es conocida a partir del holotipo (ambas hemimandíbulas con la dentición casi completa) que se caracteriza principalmente por presentar una serie dentaria cerrada (sin diastemas) y dientes proporcionalmente grandes (Ameghino, 1888; Berman, 1994:182-186). Al tratarse de restos mandibulares no es posible contrastar la identidad del CICYTTP-PV-M-22 con *D. cultridens* y *D. ensenadensis*. Sin embargo, los caracteres utilizados para distinguir a las dos últimas especies fósiles presentan una variación considerable en las especies vivientes (obs. pers.) Claramente hace falta una nueva revisión de las especies fósiles, partiendo del estudio de la variabilidad intraespecífica de las especies vivientes de escaso porte. En este sentido los métodos estadísticos multivariados podrían ser una valiosa herramienta para explorar la variación morfométrica de las especies vivientes y en la comparación con ejemplares fósiles.

El estudio del ejemplar fósil permitió asignarlo a la especie viviente *D. gymnocercus* y constituye el primer registro de un cánido para el Lujanense de Entre Ríos y la Mesopotamia Argentina. Además, amplía la distribución geográfica de *D. gymnocercus* durante el Lujanense, llenando un vacío en su distribución durante esa edad.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a R. Kemer por la donación del ejemplar estudiado; F.G. Aceñolaza (Programa de Biodiversidad del Litoral-SECYT) y PICT 11928 (ANPCYT) por el apoyo financiero. Un árbitro anónimo y R. Fariña brindaron oportunas correcciones que contribuyeron a mejorar este trabajo.

BIBLIOGRAFÍA

- Ameghino, F. 1888. *Rápidas diagnosis de algunos mamíferos fósiles nuevos de la República Argentina*. E.P. Coni, Buenos Aires, 17 pp.
- Bechstein, J.M. 1799. *Gemeinnützige Naturgeschichte Deutschlands nach allen drey Reichen*. I. Säugethiere, Leipzig, 600 pp.
- Berman, W.D. 1994. *Los carnívoros continentales (Mammalia, Carnivora) del Cenozoico en la Provincia de Buenos Aires*. Tesis Doctoral de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, 412 pp. (inédita).
- Berman, W.D. & Tonni, E.P. 1987. *Canis (Dusicyon) avus* Burmeister, 1864 (Carnivora, Canidae) en el Pleistoceno tardío y Holoceno de la Provincia de Buenos Aires. Aspectos sistemáticos y bioestratigráficos relacionados. *Ameghiniana*, **24**, 245-250.
- Berta, A. 1987. Origin, diversification, and zoogeography of the South American Canidae. *Fieldiana: Zoology*, **39**, 455-471.
- Bowdich, T.E., 1821. *An analysis of the natural classifications of Mammalia for the use of students and travelers*. J. Smith, Paris, 115 pp.
- Cabrera, A. 1931. On some South American canine genera. *Journal of Mammalogy*, **12**, 54-67.
- Cabrera, A. 1957. Catálogo de los Mamíferos de América del Sur. Parte I. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"*, *Zoología*, **4**, 1-307.
- Caviglia, S. E. 1986. Nuevos restos de cánidos tempranos en sitios arqueológicos de Fuego-Patagonia. *Anales del Instituto de la Patagonia, Serie Ciencias Sociales*, **16**, 85-93.
- Cione, A. L. & Tonni, E. P. 1999. Biostratigraphy and chronological scale of uppermost Cenozoic in the Pampean Area, Argentina. In: *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula* (Eds. J. Rabassa & M. Salemme). Quaternary vertebrate paleontology in South America, **12**, 23-51.
- Cione, A.L. & Tonni, E.P. 2001. Correlation of Pliocene to Holocene southern South America and European vertebrate-bearing units. *Bolletino della Società Paleontologica Italiana*, **40**, 167-173.
- Clutton-Brock, J., Corbet, G.B. & Hills, M. 1976. A review of the Family Canidae, with a classification by numerical methods. *Bulletin of the British Museum (Natural History)*, *Zoology*, **29**, 119-199.
- Crespo, J.A. 1971. Ecología del zorro gris *Dusicyon gymnocercus antiquus* (Ameghino) en la provincial de La Pampa. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"*, *Ecología*, **1**, 147-205.
- Fischer, G. 1814. *Zoognosia tabulis synopticis illustrata. Volumen tertium. Quadrupedum reliquorum. Cetorum et montrymatum descriptionem continens*. Nicolai Sergeidis Vsevolozky, Mosquae, 732 pp.
- Fischer, G. 1817. *Adversaria Zoologica. Mémoires de la Société impériale des naturalistes de Moscou*, **5**, 368-428.
- Ginsberg, J. & Macdonald, D. 1990. *Foxes, Wolves, Jackals, and Dogs. An Action Plan for the Conservation of Canids*. IUCN/SSC Canid Specialist Group - IUCN/SSC Wolf Specialist Group, Cambridge, 320 pp.
- Hamilton Smith, C. 1839. Dogs. Canidae or genus *Canis* of authors. In: *Jardine's Naturalist's Library*, vol 9. W.H. Lizars impresor, Edinburgh, 267 pp.
- Iriondo, M. 1996. Estratigrafía del Cuaternario de la Cuenca del Río Uruguay. In: *Actas del XIII Congreso Geológico Argentino y III Congreso de Exploración de Hidrocarburos*, **4**, 15-25.
- Iriondo, M., C. Ceruti & R. Tardivo, 1985. Geomorfología y cuaternario del tramo inferior del Arroyo Feliciano. *Revista de la Asociación de Ciencias Naturales de Litoral*, Santa Fe, **16**, 149-156.
- Jayat, J.P., R.B. Barquez, M.M. Díaz & P.J. Martínez. 1999. Aportes al Conocimiento de la Distribución de los Carnívoros del Noroeste de Argentina. *Mastozoología Neotropical*, **6**, 15-30.
- Kraglievich, L. 1930. Craneometría y clasificación de los

cánidos sudamericanos, especialmente los argentinos actuales y fósiles. *Physis*, **10**, 35-73.

Langguth, A. 1975. Ecology and evolution in the South American canids. In: *The wild canids, their systematics, behavioral ecology and evolution* (ed. M.N. Fox). Van Nostrand Reinhold, New York, 192-206.

Macdonald, D.W. & Sillero-Zubiri, C. 2004. *Dramatis personae*. In: *Biology and Conservation of Wild Canids* (eds. D. W. Macdonald & C. Sillero-Zubiri). Oxford University Press, Oxford, 3-36.

Noriega, J.I., Carlini, A.A. & Tonni, E.P. 2004. Vertebrados del Pleistoceno tardío de la cuenca del Arroyo Ensenada (Departamento Diamante, provincia de Entre Ríos). In: *Temas de la Biodiversidad del Litoral Fluvial Argentino* (Ed. F.G. Aceñolaza). Instituto Superior de Correlación Geológica, Miscelánea, **12**, 71-76.

Osgood, W.H. 1934. The genera and subgenera of South American canids. *Journal of Mammalogy*, **15**, 45-50.

StatSoft, Inc., 2001. STATISTICA 6.0 (data analysis software system). www.statsoft.com.

Tedford, R., Taylor, B. E. & Wang, X. 1995. Phylogeny of the Caninae (Carnivore: Canidae): the living taxa. *American Museum Novitates*, **3146**, 1-37.

Trejo, V. & Jackson, D. 1998. Cánidos patagónicos: identificación taxonómica de mandíbulas y molares del sitio arqueológico Cueva Baño Nuevo 1. *Anales del Instituto de la Patagonia, Serie Ciencias Humanas*, **26**, 181-194.

Ubilla, M. & Perea, D. 1999. Quaternary vertebrates of Uruguay: A biostratigraphic, biogeographic and climatic overview. In: *Quaternary vertebrate paleontology in South America* (Eds. J. Rabassa & M. Salemme). Quaternary of South America and Antarctic Peninsula, **12**, 75-90.

Van Gelder, R.G. 1978. A review of canid classification. *American Museum Novitates*, **2646**, 1-10.

Wang, X., Tedford, R., Van Valkenburgh, B. & Wayne, R.K. 2004. Ancestry. In: *Biology and Conservation of Wild Canids* (eds. Macdonald D.W. & C. Sillero-Zubiri). Oxford University Press, Oxford, 39-54.

Wayne, R. K., E. Geffen, D. J. Girman, K. P. Koepfli, L. M. Lau & C. R. Marshall. 1997. Molecular systematics of the Canidae. *Systematic Biology*, **46**, 622-653.

Winge, H., 1895. Jordfunde og nulevende rovdyr (Carnivora) fra Lagoa Santa, Minas Geraes, Brasilien. *E Museo Lundii*, **2** (4), 1-103.

Zrzavý, J. & Řičánková, V. 2004. Phylogeny of recent Canidae (Mammalia, Carnivora): relative reliability and the utility of morphological and molecular datasets. *Zoologica Scripta*, **33**, 311-333.

Zunino, G.E., Vaccaro, O.B., Canevari, M. & Gardner, A.L. 1995. Taxonomy of the genus *Lycalopex* (Carnivora: Canidae) in Argentina. *Proceeding of the Biological society of Washington*, **108**, 729-747.

Manuscrito recibido: 10 de Enero, 2005

Manuscrito aceptado: 17 de Septiembre, 2005

APÉNDICE

Especímenes y datos utilizados en los análisis multivariados; para las abreviaturas ver Tabla 1.

		LCB	LCR	LP	LR	LB	AIO	CPO	APPO	AR	AM	ACO	SDS	LC	LP4	AP4	LMI	AMI
MACN 20207	<i>D. griseus</i>	125,4	129,5	67,53	54,56	19,52	22,71	24,48		17,53	36,58	24,26	58,69	5,66	11,06	4,62	8,1	11,7
MACN 20206	<i>D. griseus</i>	116,8	120,4	60,97	51,18	19,4	20,33	23,44	27,65	17,65	33,57	21,8	54,67	5,83	10,46	4,96	6,35	11,41
MACN 20277	<i>D. griseus</i>	125,8	129,1	66,26	54,97	19,1	20,34	23,97	29,13	18,42	36,05		58,53	6,25	11,27	6,22	7,97	11,9
MACN 20208	<i>D. griseus</i>	122,2	126,8	64,74	53,14	19,18	25,03	26,87	33,52	18,59	34,7	23,8	57,32	5,3	11,07	5,02	6,81	11,65
MACN 23.19	<i>D. griseus</i>	116	120,3	61,66	49,45	18,08	21,59	23,7	30,21	17,6	34,8	21,9	55,49	4,8	10,83	5,43	7,19	12,04
MACN 20278	<i>D. griseus</i>	120,9	125,7	63,45	50,88	20,09	21,29	25,5	30,54	18,55	35,26	24,25	55,31	5,19	10,85	5,3	7,66	11,13
MACN 7.41	<i>D. griseus</i>	113,4	116,5	60,81	48,57	20,04	19,95	23,72	28,32	17,24	32,95	22,66	51,31	4,33	10,93	5,04	6,57	10,93
MACN 2479	<i>D. griseus</i>	126,9	132,1	68,76	55,14	19,63	20,82	21,24	27,97	19,78	35,59	23,52	59,97	5,25	12,42	5,39	8,88	12,02
MACN 226	<i>D. griseus</i>	117,9	120,5	63,01	50,82	18,72	20,82	23,83	29,7	17,97	35,18	23,26	56,33	4,69	10,58	5,05	7,01	11,47
MACN 24.66	<i>D. griseus</i>	124,8	127,4	64,68	54,95	20,21	20,9	23,68	29,89	18,48	36,19	23,57	58,45	5,21	12,3	5,78	7,83	11,9
MACN 223	<i>D. griseus</i>	121,7	125,2	64,65	54,45	18,89	20,55	24,09	27,76	17,13	34,79	21,51	57,1	5,18	10,99	4,72	8,07	12,2
MACN 15692	<i>D. griseus</i>	131,8	138,4	72,84	59,23	19,04	24,23	25,1	30,17	19,79	38,16	25,21	60,81	5,86	11,8	5,55	7,08	12,35
MACN 14902	<i>D. griseus</i>	116,9	120,4	61,4	49	18,69	21,45	24,6	32,38	18,8	34,3	23,09	54,85	4,94	11,67	5,22	7,29	11,58
MACN 24.51	<i>D. griseus</i>	122,4	126,4	66,41	54,16	18,97	20,62	24,54	28,67	17,7	34,27	21,76	56,53	5,4	10,66	5,31	7,23	11,42
MACN 20276	<i>D. griseus</i>	127	132,4	65,57	55,66	21,26	23,15	24,92	33,05	18,59	36,66	23,16	58,22	5,77	11,74	4,99	8,73	12,12
MACN 16321	<i>D. griseus</i>	121	125,7	64,74	52,14	19,85	23,25	25,48	29,2	20,67	37,69	24,03	57,54	6,07	12,29	5,87	7,87	11,78
MACN 20205	<i>D. griseus</i>	124,3	126,7	67,85	53,71	18,76	25,29	22,89	29,56	18,13	34,79	22,94	58,55	5,37	11,88	5,92	9,2	12,46
MACN 24.81	<i>D. griseus</i>	121,3	127,8	67,71	53,44	19,83	21,38	24,12	33,09	19,2	34	24,39	57,57	5,31	11,19	4,66	6,96	10,46
MACN 7.40	<i>D. griseus</i>	114,7	118,1	61,43	47,78	18,58	19,98	23,15	28,45	16,5	33,69	23,61	54,39	6,1	11,75	5,92	9,26	12,71
MACN 20814	<i>D. griseus</i>	130	133,6	69,53	56,13	21,94	23,04			19,65	36,98	25,66	59,99	5,5	12,27	5,77	7,99	12,68
MACN 3.63	<i>D. griseus</i>	110	113,8	57,92	47,82	18,21	21,14	24,54	27,43	17,04	32,65	20,16	50,6	4,6	10,98	5,36	7,01	10,76
MLP S/Nº	<i>D. griseus</i>	132,3	134,9	69,72	56,41	20,22	23,29	23,08	31,99	20,48	38,92	26,76	59,29	7,52	11,68	5,99	9,18	11,52
MLP S/Nº	<i>D. griseus</i>	121	123,5	66,78	52,96	19,69	21,18	22,64	30,4	18,6	34,22	21,4	55,96	5,36	10,95	5,04	7,68	10,76
MLP S/Nº	<i>D. griseus</i>	120,5	125,7	64,13	50,48	18,04	19,99	21,56	25,35	19,43	37,15	24,47	57,14	6,64	11,12	5,74	7,99	11,16
MLP 4-VIII-98-4	<i>D. griseus</i>	118	116,1	59,86	48	16,87	19,35	22	26,44	18,1	36,79	24,06	52,18	5,89	11,41	5,21	6,81	11,3
MLP S/Nº	<i>D. culpaeus</i>		180,1	93,37	77,19		30,82	27,23	37,05	30,65	51,02		75,19	12,28	16,95	8,2	9,46	14,97
MLP S/Nº	<i>D. culpaeus</i>	162,3	173	86,26	71,98	21,3	25,65	23,21	31,46	26,44	43,76	27,15	68,79	11,36	15,52	7,54	8,23	13,51
MLP S/Nº	<i>D. culpaeus</i>	158,3	164,7	84,38	69,89	21,53	26,22	27,4	35,04	27,17	47,31	30,17	72,09	9,04	15,95	6,48	8,38	14,21
MLP 1264	<i>D. culpaeus</i>	172,6	178,2	93,72	76,29	25,63	33,01	29,22	41,19	28,82	50,51	30,87	76,14	9,69	14,9	7,17	9,52	13,74

MLP 5-III-36-9	<i>D. culpaeus</i>	160,9	169,3	83,7	70,63	24,03	27,76	29,3	37,77	26,99	47,37	29,78	72,36	10,4	15,73	7,05	8,9	14,34
MLP 27-X-97-19	<i>D. culpaeus</i>	170,9	179,1	91,65	75,4	23,37	32,42	27,3	41,77	28,38	48,93	30,92	75,82	11,87	17,75	7,99	8,4	13,95
MLP 1749	<i>D. culpaeus</i>	186,5	195,5	101,3	82,07	24,43	32,84	28,47	42,06	30,39	51,02	29,82	77,36	11,65	16,96	7,49	8,75	14,46
MLP 27-X-97-10	<i>D. culpaeus</i>	168,4	178,1	89,95	76,7	22,68	31,2	24,87	37,72	27,6	47,46	30,09	73,51	10,67	14,62	6,93	8,63	13,67
MLP 1265	<i>D. culpaeus</i>	155,4	164,3	83,29	67,92	21,6	28,38	26,55	36,41	26,51	46,26	30,2	69,44	10,13	15,55	7,05	8,29	13,57
MLP 1266	<i>D. culpaeus</i>	174	179,9	93,35	79,32	23,94	29,36	26,88	38,73	29,27	48,91	30,63	78,89	10,8	16,67	7,11	9,26	14,3
MLP 1267	<i>D. culpaeus</i>	157,7	166,3	83,83	69,42	22,15	29,22	27,33	35,56	26,2	44,74	27,99	71,97	9,03	14,87	6,51	7,84	13,71
MLP S/Nº	<i>D. culpaeus</i>	164	174,5	86,93	72,85	23,83	31,93	26,43	38,55	30,17	49,3	31,38	71,38	10,6	16,68	7,17	7,96	13,45
MACN-Ma 15035	<i>D. culpaeus</i>	168,1	177,6	89,54	74,94	23,9	28,9	25,85	41,03	29,12	48,96	31,07	76,6	9,55	15,69	7,84	9,39	14,68
MACN-Ma 15044	<i>D. culpaeus</i>	168,5	179,5	90,14	76,97	22,31	32,17	31,14	40,73	29,75	49,71	29	76,05	9,36	15,16	7,28	5,99	14,8
MACN-Ma 15059	<i>D. culpaeus</i>	159,1	167,5	85,29	69,28	22,13	28,33	27,36	38,06	28,08	48,05	29,93	68,31	8,39	15,76	7,26	9,05	14,33
MACN-Ma 15056	<i>D. culpaeus</i>	167,2	175	87,51	74,06	23,86	27,41	26,88	35,88	28,51	48,09	29,25	75,16	9,98	16,41	8,74	9,18	14,15
MACN-Ma 15045	<i>D. culpaeus</i>	165,4	172,9	84,69	72,8	24,06	27,03	27,31	34,83	26,64	46,13	29,38	73,84	8,91	14,23	6,93	8,88	13,4
MACN-Ma 15024	<i>D. culpaeus</i>	162,7	169,7	84,29	71,95	21,81	27,65	26,1	33,27	27,43	46,49	29,83	72,49	9,18	14,99	6,87	8,48	13,07
MACN-Ma 15050	<i>D. culpaeus</i>	161,2	170,8	84,79	72,25	22,69	28,74	26,13	35,61	27,26	45,81	29,98	71,17	8,85	15,34	6,5	8,58	13,36
MACN-Ma 15049	<i>D. culpaeus</i>	154,1	163	78,23	66,8	21,71	28,55	24,95	37,08	25,41	43,41	29,63	68,05	8,96	13,77	6,48	8,19	12,43
MACN-Ma 15082	<i>D. culpaeus</i>	177,9	187,3	92,98	79,83	23,19	29,15	26,8	34,74	28,12	49,94	30,24	77,42	9,19	15,53	7,31	8,65	13,01
MACN-Ma 15092	<i>D. culpaeus</i>	172,2	181,1	89,9	75,59	22,79	29,71	25,33	36,53	28,46	46,81	30,34	74,75	10,14	14,73	7	8,53	13,78
MLP 15760	<i>D. gymnocercus</i>	131,4	136,9	68,3	57,1	20,4	22,8	23,3	33,6	20,7	35,7	25,3	57,3	5,6	11,2	5,1	6,9	10,2
MACN-Ma 15761	<i>D. gymnocercus</i>	132,7	136,6	69,6	57,7	21,1	24,6	24,5	34,1	21,2	36,4	23,8	58,6	5,3	10,2	5	7,9	10,7
MACN-Ma 15762	<i>D. gymnocercus</i>	134,1	138,1	70,3	57,6	21,5	25,9	27,3	36,3	22,3	38,9	23,8	60,5	5,7	11	5,8	7,7	11,2
MACN-Ma 15763	<i>D. gymnocercus</i>	131,6	135,4	70,4	57,1	19,4	23,2	25,4	33,7	21	37,3	25,3	58,8	5,7	11,6	5,7	7,5	10,9
MACN-Ma 15764	<i>D. gymnocercus</i>	136,5	138,9	71,7	59,2	21,2	27,2	22,7	38,3	22,8	37,7	26,1	60,7	6,9	12	5,9	7,3	11,6
MACN-Ma 15757	<i>D. gymnocercus</i>	148,2	153,7	76,2	64,8	23,4	25,5	23,9	35,2	23,4	38,5	27,5	64,1	7	13,2	5,7	8,4	12,2
MACN-Ma 15758	<i>D. gymnocercus</i>	133,6	139,3	70,5	56,6	21,8	23,1	21,6	33,8	22,8	35,8	27	59,2	6,6	11,9	5	7,9	12
MACN-Ma 15759	<i>D. gymnocercus</i>	130,6	137,4	68,5	57,6	19,9	27,5	27,1	38	21,2	37,5	24,4	59	5,9	11,9	5,8	7,3	11,2
MACN-Ma 15765	<i>D. gymnocercus</i>	138,7	142,1	73,2	59,3	22,1	24,2	24,3	33	22,8	38,4	25,1	63,7	6,7	13,6	6	7,7	12,3
MACN-Ma 15766	<i>D. gymnocercus</i>	132,1	135,2	68	55,2	22,2	21,5	19,4	28	20,7	39	25,6	57	6,2	12	5,3	7,9	11,4
MLP 8-X-92-15	<i>D. gymnocercus</i>	142,6	150,2	75,4	62,8	21,3	26,9	24,9	40,6	24,2	40,9	32,9	64,4	7	12,2	6,3	8	12,2
MLP 13-IV-99-28	<i>D. gymnocercus</i>	127,8	133,2	66,2	55,6	20,8	25,7	24,4	32	21,1	37,2	29,6	56,7	5,5	11,9	5,6	7,6	12
MLP 1-III-95-1	<i>D. gymnocercus</i>	138,6	142,3	71,5	61,1	22	27,4	27,7	39	22,4	39	32,8	60,6	6,1	12,8	6,3	8,5	12,6
MLP 13-IV-99-18	<i>D. gymnocercus</i>	139,2	144	71,6	60,9	21,4	25,5	23	35,3	21,4	38,2	29,6	61	6,8	12,1	6,4	7,9	12,2
MLP 8-IV-99-3	<i>D. gymnocercus</i>	138,1	143,5	73,6	60,4	22,4	26,7	25,8	33	23,6	39,7	33	61,6	6,4	12,4	6,1	8,9	12
MLP 16-III-99-24	<i>D. gymnocercus</i>	148	155	77,8	67	23,4	28,2	25,5	38,9	24,2	41,8	34,1	66,4	7,5	13,9	6,7	9,4	
MLP 26-V-95-4	<i>D. gymnocercus</i>	141,2	144,2	73,7	60,1	21,3	25	24	36,7	21,9	40,1	31,1	63	7,4	13,4	7	8,9	13,4
MLP 16-III-99-18	<i>D. gymnocercus</i>	143,9	150,1	76	62,6	21,6	27,7	25,6	37,7	23,8	41,2	32,9	63,5	6,8	12,5	5,8	8,7	13
MLP 16-III-99-14	<i>D. gymnocercus</i>	148,6	157	77,1	64,8	21,7	27,6	24,4	33	23,1	41	32,8	65,5	7	12	5,9	9,3	12,7
MLP 8-IV-99-8	<i>D. gymnocercus</i>	148,1	153,1	76,4	66,5	22,5	25,9	22,8	35,2	25,6	42,6	30	66,1	8,1	12,5	7	8,8	13,1
MACN-Ma 15927	<i>D. gymnocercus</i>	128,1	131,6	65,4	56,2	20,4	24,2	24,3	32,3	19,8	36	24,5	57,6	5,9	11,7	5,7	7,7	10,7
MACN-Ma 15928	<i>D. gymnocercus</i>	125,6	129,8	66,3	53,5	20,8	23,5	27	33,3	21,1	37,2	25,9	56,3	5,7	11,2	5,3	8,2	12
MACN-Ma 15929	<i>D. gymnocercus</i>	138,7	143,8	72,3	61,8	22,8	24,2	20,5	31,4	20,9	37,5	26,6	62,6	6,1	11,9	6,3	7,6	11,3
MACN-Ma 15938	<i>D. gymnocercus</i>	124,9	131,4	64,8	54,7	19,1	22,4	22,8	30,2	20	39,1	24,6	55,8	6,5	12,1	5,9	7,9	13,2
MACN-Ma 15939	<i>D. gymnocercus</i>	134,9	138,8	70	58,5	20,1	25,6	26,5	33,8	22,4	38,8	26,3	61,2	6,2	11,9	5,5	8,2	12,9
MACN-Ma 15923	<i>D. gymnocercus</i>	130,6	136,4	66,4	56,4	22,7	26,7	26	38,1	21,2	38,8	25,7	59	5,8	11,2	5,2	7,4	11,1
MACN-Ma 15924	<i>D. gymnocercus</i>	137,8	141,7	69,8	58,2	22,2	27,9	26,8	38	24	41	26,7	60,8	6,6	12,3	6,7	8,6	12,9
MACN-Ma 15925	<i>D. gymnocercus</i>	141,5	146	74,5	62,4	21,4	26,1	26,7	38,9	22,1	39,7	25,3	63,6	6,4	12,9	6	8,2	13
MACN-Ma 15926	<i>D. gymnocercus</i>	143,7	147,2	73,2	61,6	21,3	26,5	24,3	34,6	21,7	39,7	26	61,7	6,4	12,7	5,8	9,1	12,8
MACN-Ma 15930	<i>D. gymnocercus</i>	143,2	146,4	73,8	60,7	21,4	27,6	27,2	36,6	24,3	39,8	25,7	62	7	13,3	6,5	8,3	12,7