

Capítulo III.

III. Materiales y métodos

III.1 Revisión Sistemática y descripción de los taxones

III.1.1 Pasos seguidos durante la realización del presente trabajo

- a) Recopilación bibliográfica.

- b) Reunión de material perteneciente a las especies vivientes, procedente de colecciones oficiales nacionales e internacionales (MACN, MLP, MNHNP, LIL) y de viajeros particulares luego ingresadas en la colección mastozoológica del MLP. Debido a esto último, se triplicó la colección de pecaríes depositados en la institución mencionada.

- c) Búsqueda de materiales tipo y restos fósiles en museos e instituciones oficiales y colecciones particulares de las provincias de Buenos Aires, Corrientes y Entre Ríos (CECOAL, CICYTTP, Ctes- PZ UNNE, CPI, GREP, MACN, MCA, MHRA, MLP, MMH, MMP, MMTA, MMM).

- d) Estudio de los materiales tipo y de gran cantidad de restos fósiles de las especies registradas en América del Norte, depositados en el AMNH y FLMNH.

- e) Participación en campañas científicas a distintas localidades fosilíferas argentinas del lapso Plioceno tardío- Pleistoceno tardío, con los siguientes objetivos: realizar prospecciones geopaleontológicas de yacimientos fosilíferos continentales, obtener nuevos ejemplares y revisar los estratotipos de la costa.

- f) Realización de estudios anatómicos (rasgos craneales, mandibulares, dentarios y postcraneales, morfométricos y morfológicos) que permitieron comprender la diversidad y variabilidad del grupo.

- g) Ilustración de los caracteres estudiados.

- h) Formación de un criterio propio para agrupar los restos estudiados en especies y géneros.
- i) Contraste y comprensión de los esquemas sistemáticos previos.
- j) Interpretación y presentación de los resultados.

III.1.2 Materiales estudiados

El conjunto de materiales estudiados incluye la totalidad de los especímenes citados a continuación y mencionados en los siguientes capítulos, con excepción de aquellos con explícita mención de no haber sido analizados por la observación directa del ejemplar. En este último caso fueron estudiados sobre dibujos y/o fotografías en las publicaciones, lo cual está indicado cada vez que corresponda.

Se confeccionaron listas con los materiales procedentes de cada colección estudiada de los mencionados museos. Para su elaboración se han tenido en cuenta, los siguientes ítems: número del ejemplar; determinación genérica y específica; identidad del colector; fecha de recolección; procedencia geográfica y estratigráfica. Estos datos han sido transcritos textualmente de los archivos de los respectivos museos (**Tablas 1 a 10**).

De algunos restos se contó con excelentes fotografías facilitadas por E.V. Oliveira, F. Prevosti, E. Soibelzon, A. Zurita, y A. Carlini. También se utilizaron en un número menor y de modo complementario, descripciones e ilustraciones de diversas publicaciones que se mencionan en el texto (**ver Capítulo V**).

A continuación se proporciona una lista de los materiales examinados según su determinación original. Los restos fósiles fueron exhumados de distintos yacimientos provenientes de América del Norte y América del Sur. La descripción de los materiales según el nuevo esquema sistemático propuesto puede consultarse más adelante (**ver Capítulo V**).

Antaodon: 1568 CECOAL; 49-M MMP.

Aptenohyus niobrarenensis: 42886 AMNH; 42888 AMNH.

Artiodactyla: 3592 CECOAL.

Brasiliochoerus: 1579 CECOAL; 418-S MMP; 419-S MMP; 41 MMP.

Catagonus sp.: 8849 MACN; 707-S MMP; 972-M MMP.

Catagonus (Interchoerus) bonaerensis: 2440 tipo MACN.

Catagonus brachydontus: 12240 FLMNH; 12942 FLMNH; 13210 FLMNH; 17400 FLMNH; 18738 FLMNH; 18739 FLMNH; 18740 FLMNH; 24676 FLMNH; 24687 FLMNH; 24688 FLMNH; 24689 FLMNH; 48000 FLMNH; 55942 FLMNH; 57273 FLMNH; 57274 FLMNH; 57275 FLMNH.

Catagonus metropolitanus: 850a tipo MACN; 850b MACN.

Catagonus stenocephalus: 8638 tipo ZMK; 8617 tipo ZMK; 306 MHN
(fotografía suministrada por Oliveira, EV.)

*Catagonus wagneri*¹: 25.III.02.1 MLP zool.; 25.III.02.2 MLP zool.; 25.III.02.3 MLP zool.; 25.III.02.4 MLP zool.; 36-695 MACN zool.; 36-719 MACN zool.; 313 LIL zool.; 1923 LIL zool.; 14670 Tipo MACN; 14671 MACN; 14672 MACN; 14673 MACN; (1) s/n MNHNP; (2) 0937 MNHNP; (3) 0939 MNHNP; (4) 0935 MNHNP; (5) s/n MNHNP; (6) 0951 MNHNP; (7) s/n MNHNP; (8) 0940 MNHNP; (9) 0950 MNHNP; (10) s/n MNHNP; (11) s/n MNHNP; (12) s/n MNHNP; (13) s/n MNHNP; (14) s/n MNHNP; (15) s/n MNHNP; (16) s/n MNHNP; (17) s/n MNHNP; (18) s/n MNHNP; (19) s/n MNHNP; (20) s/n MNHNP; (21) s/n MNHNP; (22) 0942 MNHNP; (23) 0943 MNHNP; (24) 1216 MNHNP; (25) 0936 MNHNP; (26) 0944 MNHNP; (27) 0946 MNHNP; (28) 0948 MNHNP; (29) 0941 MNHNP; (30) 0949 MNHNP; (31) 0952

MNHNP; (32) 0953 MNHNP; (33) 0935 MNHNP; (34) 0947 MNHNP; (35) 0955 MNHNP; (36) 1218 MNHNP; (37) 1220 MNHNP; (38) 1197 MNHNP.

Conohyus sindiense: 19616 AMNH; 166272 FLMNH.

Cynorca sociale: 166263 FLMNH.

Cynorca proterva: 166269 FLMNH.

Cynorca occidentale: 73660 tipo AMNH.

Dicotyles sp.: 5234 MACN; 6182 MACN; 6183 MACN; 6382 MACN; 6427 MACN; 6672 MACN; 7000 MACN.

¿*Dicotyles* sp.: 5242 MACN; 6987 MACN; 10038 MACN; 13831 MACN.

Desmathyus: 32782 AMNH; 441-3663 AMNH.

Dyseohyus fricki: 73670 AMNH.

Dyseohyus sp.: 73678 AMNH.

Dyseohyus stirtoni: 73679 AMNH; 73686 AMNH; 166252 FLMNH.

Hesperhys sp.: 289- 16236 AMNH.

Hesperhys pinensis: 12936 tipo AMNH.

Interchoerus: 8644 MACN.

¹ Los números escritos entre paréntesis corresponden al número del ejemplar estudiado e ingresado en la **Tabla 3**.

Macrogenis sp.: 113360 AMNH.

Macrogenis skinneri: 356-17 AMNH, Calco s/n FLMNH.

¿*Mylohyus* sp.: 6427 MACN; 3227 FLMNH.

Mylohyus sp.: 2514 FLMNH; 2926 FLMNH; 3224 FLMNH; 3268 FLMNH; 3279 FLMNH; 6341 FLMNH; 12494 FLMNH; 12499 FLMNH; 12516 FLMNH; 61618 FLMNH; 61620 FLMNH; 63923 FLMNH; 63945 FLMNH; 87792 FLMNH; 207296 FLMNH; 207297 FLMNH; 207304 FLMNH.

Mylohyus argentinus?: 5338 MACN; 5339 MACN; 5340 MACN.

Mylohyus browni: 11818 tipo AMNH.

Mylohyus cf. M. fossilis: 11493 FLMNH; 63293 FLMNH; 63902 FLMNH; 63903 FLMNH; 65254 FLMNH; 65954 FLMNH; 67068 FLMNH; 67184 FLMNH; 67185 FLMNH; 81312 FLMNH; 81566 FLMNH; 84753 FLMNH.

Mylohyus elmorei: 12265 FLMNH; 49081 FLMNH; 57280 FLMNH; 212796 FLMNH.

Mylohyus floridanus: 103345 tipo Calco AMNH; 18002 FLMNH.

Mylohyus fossilis: 107546 Calco FLMNH; 23504 tipo AMNH; 5691 FLMNH.

Mylohyus nasutus: 12887 AMNH; 23326 FLMNH; 23414 AMNH; 56263 AMNH; Calco s/n FLMNH; 89722 AMNH; 156970 FLMNH; 11818 tipo AMNH; 933-3232 TMM (calco en el FLMNH).

Pecari sp.: 965 MACN.

Perchoerus sp.: 1283 AMNH; 200643 FLMNH; 209487 FLMNH.

Perchoerus pristinus: 7394 AMNH.

Perchoerus probus: 9813 AMNH; 1282 TIPO AMNH.

Perchoerus rostratus: 7395 tipo AMNH.

Platygonus sp.: 52.IX.28.6 MLP; 52-IX-30-48 MLP; 86-V-10-14 MLP; 13610 MACN; 7003 MACN; 1580 CECOAL; 3479 FLMNH; 8920 FLMNH; 8922 FLMNH; 10422 FLMNH; 11102 FLMNH; 12942 FLMNH; 53857 FLMNH; 57258 FLMNH; 58359 FLMNH; 62700 FLMNH; 62702 FLMNH; 63904 FLMNH; 66679 FLMNH; 66693 FLMNH; 66694 FLMNH; 67178 FLMNH; 160650 FLMNH; 2989-90 FLMNH; 12493 FLMNH; 556-S MMP; 24-S MMP; 154-S MMP; 246-M MMP; 456-S MMP.

Platygonus alemanii: 5-1276 AMNH.

Platygonus (Antaodon) chapadmalensis: 6637 MACN; 11653 MACN.

Platygonus bicalcaratus: 10701 AMNH; 18187 FLMNH.

Platygonus (Brasiliochoerus) platensis parodii: 7114 MACN.

Platygonus compressus: 2924 FLMNH; 45715 AMNH; 45721 AMNH; 45725 AMNH; 45702 tipo AMNH; 45703 tipo AMNH; 45713 tipo AMNH; 45722 tipo AMNH; 45724 tipo AMNH; 45727 tipo AMNH; 6-90 AMNH; 45720 tipo AMNH; 40-M MMP; 41-M MMP; 42-M MMP; 43-M MMP; 44-M MMP; 45-M MMP; 46-M MMP; 47-M MMP; 48-M MMP; 49-M MMP; 50-M MMP; 51-M MMP; 52-M MMP; 53-M MMP; 54-M MMP; 100-M MMP; 101-M MMP; 102-M MMP; 103-M MMP; 104-M MMP; 105-M MMP; 106-M MMP.

Platygonus condoni: 11869 FLMNH.

Platygonus cumberlandensis: 27871 AMNH; 27872 AMNH; S/Nº material en exposición FLMNH.

Platygonus cf. Henningi: 5239 MACN.

Platygonus cf. P. vetus: 63905 FLMNH; 63906 FLMNH; 63907 FLMNH; 63908 FLMNH; 63910 FLMNH; 63911 FLMNH; 63912 FLMNH; 63913 FLMNH; 63914 FLMNH; 63915 FLMNH; 63916 FLMNH; 63917 FLMNH; 63918 FLMNH; 63919 FLMNH; 63922 FLMNH; 63924 FLMNH; 63925 FLMNH; 63927 FLMNH; 63928 FLMNH; 63929 FLMNH; 63930 FLMNH; 63931 FLMNH; 63932 FLMNH; 63933 FLMNH; 63938 FLMNH; 63939 FLMNH; 63943 FLMNH; 63945 FLMNH; 63947 FLMNH; 65255 FLMNH; 65256 FLMNH; 65257 FLMNH; 65258 FLMNH; 65260 FLMNH; 65261 FLMNH; 65263 FLMNH; 65264 FLMNH; 65267 FLMNH; 65270 FLMNH; 65271 FLMNH; 65901 FLMNH; 65903 FLMNH; 65907 FLMNH; 65910 FLMNH; 65911 FLMNH; 65912 FLMNH; 65926 FLMNH; 65931 FLMNH; 65932 FLMNH; 65935 FLMNH; 65936 FLMNH; 65937 FLMNH; 65939 FLMNH; 65940 FLMNH; 65941 FLMNH; 65942 FLMNH; 65943 FLMNH; 65944 FLMNH; 65945 FLMNH; 65946 FLMNH; 65947 FLMNH; 67177 FLMNH; 67179 FLMNH; 67180 FLMNH; 67181 FLMNH; 67182 FLMNH; 67183 FLMNH; 80139 FLMNH; 80148 FLMNH; 80177 FLMNH; 80466 FLMNH; 80510 FLMNH; 80652 FLMNH; 80758 FLMNH; 80759 FLMNH; 80822 FLMNH; 81049 FLMNH; 81170 FLMNH; 81237 FLMNH; 81240 FLMNH; 81317 FLMNH; 81551 FLMNH; 81553 FLMNH; 81554 FLMNH; 81555 FLMNH; 81562 FLMNH; 84754 FLMNH; 84755 FLMNH; 84756 FLMNH.

Platygonus kraglievichi: 5341 tipo MACN.

Platygonus marplatensis: 19725 MACN; 19726 MACN; 200-S MMP; 199 MMP; 25-S tipo MMP; 878-M MMP.

Platygonus (Parachoerus) carlesi: 1308 tipo MACN.

Platygonus (Parachoerus) rebuffoi: 1345 tipo MDC.

Platygonus scagliai: 188-S MMP; 553-S MMP; 674-S MMP; 156- S tipo MMP;
1212 MMP.

Platygonus striatus: 10018 FLMNH.

Platygonus tarijensis: 525 tipo MACN.

Platygonus texanus: 10702 AMNH.

Platygonus uquiensis: 5337 MACN.

Platygonus vetus: 57581 FLMNH; 62613 FLMNH; 220478 FLMNH; 220479
FLMNH; 221010 FLMNH; 221174 FLMNH; 221238 FLMNH; 221766 FLMNH;
221767 FLMNH; 22-109 AMNH; 2724 AMNH.

Platygonus zieglerei: 11871 FLMNH.

¿*Prosthennops* sp.: 5234 MACN; 113191 AMNH; 113316 AMNH; 166235
Calco FLMNH; 109-111 AMNH; 360-S MMP; CICYTTP-PV-M-1-107; CICYTTP-
PV-M-1-108.

Prosthennops sp.: 10512 MACN; 56080 AMNH; 184-2706 AMNH; 382-S
MMP; 436-S MMP; 11 MMP.

Prosthennops crassigenis: 113305 AMNH; 113338 AMNH; 113347 AMNH;
10882 AMNH.

Prosthennops cf. P. doello-juradoi: 10083 MACN.

Prosthennops doello-juradoi: 10465 tipo MACN.

Prosthennops edensis: 18101 AMNH.

Prosthennops kernensis: 166240 Calco FLMNH; 166241 Calco FLMNH.

Prosthennops niobrarensis: 166242 Calco FLMNH; 523-2817 AMNH.

Prosthennops rex: 166244 Calco FLMNH; 14357 tipo Calco AMNH.

Prosthennops serus: 166243 Calco FLMNH; 8511 tipo AMNH.

Prosthennops skinneri: 113244 AMNH; 113245 AMNH; 113254 AMNH;
113361 AMNH.

Prosthennops uruguayensis: 398 tipo MDC.

Prosthennops valentini: 5240 MACN.

Suidae: 3802 CECOAL.

Sus scrofa: 12.XI.02.11 MLP zool.; 3.IX.01.12 MLP zool.; 1383 MLP zool.;
10.VIII.00.27 MLP zool.; 3.IX.01.11 MLP zool.; 20.III.02.6 MLP zool.; 16.V.01.19
MLP zool.; 3.IX.01.9 MLP zool.; 8.X.02.2 MLP zool.; 9.VI.99.10 MLP zool.;
20.III.02.7 MLP zool.; 20.III.02.5 MLP zool.; 17.II.99.1 MLP zool.; 1.IX.00.2 MLP
zool.; 1.IX.00.3 MLP zool.; 233 MLP zool.*; 234 MLP zool.*; 235 MLP zool.*; 236
MLP zool.*; 237 MLP zool.*; 238 MLP zool.*; 239 MLP zool.*; 240 MLP zool.*; 241
MLP zool.*; 242 MLP zool.*; 243 MLP zool.*; 244 MLP zool.*; 245 MLP zool.*; 246
MLP zool.*; 247 MLP zool.*; 248 MLP zool.*; 249 MLP zool.*; 250 MLP zool.*; 251
MLP zool.*; 252 MLP zool.*; 253 MLP zool.*; 254 MLP zool.*; 255 MLP zool.*; 256
MLP zool.*; 258 MLP zool.*; 259 MLP zool.*; 260 MLP zool.*; 261 MLP zool.*; 262
MLP zool.*; 263 MLP zool.*; 264 MLP zool.*; 266 MLP zool.*; 271 MLP zool.*; 272

MLP zool.*; 273 MLP zool.*; 274 MLP zool.*; 275 MLP zool.*; 276 MLP zool.*; 277 MLP zool.*; 279 MLP zool.*; 281 MLP zool.*; 282 MLP zool.*; 283 MLP zool.*; 284 MLP zool.*; 285 MLP zool.*; 286 MLP zool.*; 287 MLP zool.*; 288 MLP zool.*; 290 MLP zool.*; 291 MLP zool.*; 293 MLP zool.*; 294 MLP zool.*; 318 MLP zool.*; 319 MLP zool.*; 320 MLP zool.*; 321 MLP zool.*; 336 MLP zool.*; 338 MLP zool.*; 339 MLP zool.*; 340 MLP zool.*; 341 MLP zool.*; 342 MLP zool.*; 344 MLP zool.*; 350 MLP zool.*; 351 MLP zool.*; 352 MLP zool.*; 355 MLP zool.*; 356 MLP zool.*; 357 MLP zool.*; 358 MLP zool.*; 373 MLP zool.*; 1151 MLP zool.*; 1152 MLP zool.*; 1153 MLP zool.*; 1383 MLP zool.*; 2528 MLP zool.*; s/n MLP zool.*.

Tayassu sp.: 50.X.5.18 MLP; 52.X.3.62 MLP; 52.XI.5.2 MLP; 39.XII.2.1 MLP; 60.VI.16.1 MLP; 52.X.2.53 MLP; 16631 MACN; 2099-M MMP; MCPV-PV 029.

*Tayassu pecari*¹: 1 MLP zool.; 420 MLP zool.; 1073 MLP zool.; 16.XII.98.16 MLP zool.; 4-298 MACN zool.; 4-57 MACN zool.; 7-23 MACN zool.; 25-57 MACN zool.; 29-853 MACN zool.; 32-97 MACN zool.; 35-32 MACN zool.; 36-691 MACN zool.; 48-350 MACN zool.; 39-422 MACN zool.; 39-443 MACN zool.; 48-350 MACN zool.; 48-351 MACN zool.; 49-340 MACN zool.; 49-341 MACN zool.; 49-342 MACN zool.; 225 LIL zool.; 4075 LIL zool.; (61) s/n MNHNP; (62) 0985 MNHNP; (63) s/n MNHNP; (64) 0979 MNHNP; (65) 0988 MNHNP; (66) 0977 MNHNP; (67) s/n MNHNP; (68) 0986 MNHNP; (69) 0989 MNHNP; (70) 0991 MNHNP; (71) s/n MNHNP; (72) s/n MNHNP; (73) s/n MNHNP; (74) 0983 MNHNP; (75) s/n MNHNP; (76) 1179 MNHNP; (77) s/n MNHNP; (78) 2220 MNHNP; (79) 2219 MNHNP; (80) 0992 MNHNP; (81) 0981 MNHNP; (82) 0993 MNHNP.

Tayassu cf. pecari: 86-VI-23-12 MLP.

*Tayassu tajacu*¹: 4.IV.00.1 MLP zool.; 4.IV.00.2 MLP zool.; 4.IV.00.3 MLP zool.; 4.IV.00.4 MLP zool.; 4.IV.00.11 MLP zool.; 17.V.02.1 MLP zool.; 17.V.02.2 MLP zool.; 5.IV.02.7 MLP zool.; 5.IV.02.8 MLP zool.; 27.VII.46.1 MLP zool.; 7.X.46.2 MLP zool.; 8.X.97.4 MLP zool.; 2 MLP zool.; 3 MLP zool.; 1386 MLP zool.; 1387 MLP zool.; 4-360 MACN zool.; 4-367 MACN zool.; 4-401 MACN zool.; 7-22

MACN zool.; 20-811 MACN zool.; 29-855 MACN zool.; 30-13 MACN zool.; 30-397 MACN zool.; 31-212 MACN zool.; 31-70 MACN zool.; 35-9 MACN zool.; 35-31 MACN zool.; 36-644 MACN zool.; 36-690 MACN zool.; 36-692 MACN zool.; 36-693 MACN zool.; 36-694 MACN zool.; 36-696 MACN zool.; 36-697 MACN zool.; 36-698 MACN zool.; 36-699 MACN zool.; 36-702 MACN zool.; 36-703 MACN zool.; 36-704 MACN zool.; 36-705 MACN zool.; 36-706 MACN zool.; 36-707 MACN zool.; 36-708 MACN zool.; 36-709 MACN zool.; 36-710 MACN zool.; 36-711 MACN zool.; 36-712 MACN zool.; 36-713 MACN zool.; 36-714 MACN zool.; 36-715 MACN zool.; 36-716 MACN zool.; 36-717 MACN zool.; 36-718 MACN zool.; 36-720 MACN zool.; 36-721 MACN zool.; 36-722 MACN zool.; 36-723 MACN zool.; 36-724 MACN zool.; 38-46 MACN zool.; 45-18 MACN zool.; 45-19 MACN zool.; 45-20 MACN zool.; 45-27 MACN zool.; 47-139 MACN zool.; 47-379 MACN zool.; 47-407 MACN zool.; 48-11 MACN zool.; 48-13 MACN zool.; 48-17 MACN zool.; 48-23 MACN zool.; 49-319 MACN zool.; 50-130 MACN zool.; 50-131 MACN zool.; 50-546 MACN zool.; 51-12 MACN zool.; 51.19 MACN zool.; 53 MACN zool.; 224 LIL zool.; 415 LIL zool.; 597 LIL zool.; 914 LIL zool.; 961 LIL zool.; 4074 LIL zool.; 90-XII-35-1 MLP; 9-7 MLP; (39) s/n MNHNP; (40) s/n MNHNP; (41) s/n MNHNP; (42) s/n MNHNP; (43) s/n MNHNP; (44) s/n MNHNP; (45) s/n MNHNP; (46) s/n MNHNP; (47) s/n MNHNP; (48) s/n MNHNP; (49) s/n MNHNP; (50) s/n MNHNP; (51) s/n MNHNP; (52) s/n MNHNP; (53) s/n MNHNP; (54) s/n MNHNP; (55) 1901 MNHNP; (56) s/n MNHNP; (57) s/n MNHNP; (58) s/n MNHNP; (59) s/n MNHNP; (60) s/n MNHNP.

Tayassuidae indet.: 3-54 MACN zool.; 4-135 MACN zool.; 4-255 MACN zool.; 4-340 MACN zool.; 6-16 MACN zool.; 33-79 MACN zool.; 36-680 MACN zool.; 36-490 MACN zool.; 36-642 MACN zool.; 36-643 MACN zool.; 36-645 MACN zool.; 36-646 MACN zool.; 36-647 MACN zool.; 36-648 MACN zool.; 36-649 MACN zool.; 36-650 MACN zool.; 39-442 MACN zool.; 39-454 MACN zool.; 47-401 MACN zool.; 47-408 MACN zool.; 47-410 MACN zool.; 47-411 MACN zool.; 48-314 MACN zool.;

¹ Los números escritos entre paréntesis corresponden al número del ejemplar estudiado e ingresado en la **Tabla 3**.

48-315 MACN zool.; 49-346 MACN zool.; 50-566 MACN zool.; 50-567 MACN zool.; 52 MACN zool.; 52-78 MACN zool.; 276 MACN zool.; 92.XI.28.5 MLP; 92.XI.28.1 MLP; 72.IV.3.5 MLP; 64.VI.9.8 MLP; 64.VI.9.1 MLP; 68.VI.26.1 MLP; 58.IX.3.8 MLP; 42.VI.24.30 MLP; 62-VII-27-141 MLP; 92-IV-1-1 MLP; 92-IV-5-1 MLP; 92-IV-5-1 MLP; 92-XI-25-1 MLP; 2325-614-1 MLP; 415 MLP; 90-XII-35-5 MLP; 268 MLP; 10896 MACN; 12141 MACN; 5316 MACN; 1599 CECOAL; 1603 CECOAL; 3562 CECOAL; 29073 FLMNH; 212306 FLMNH; 1617-M MMP; 1139 MMP; 555-S MMP; 479-S MMP; 751-S MMP.

III.1.3 Terminología osteológica

Para el reconocimiento de los ejemplares actuales y fósiles se analizaron esencialmente los caracteres morfológicos y morfométricos craneanos y algunos del esqueleto axial y apendicular de los distintos ejemplares.

Los caracteres morfológicos y morfométricos observados durante el transcurso del presente trabajo coinciden parcialmente con aquellos considerados por diversos especialistas en estudios sobre pecaríes sudamericanos (Rusconi, 1930, 1948; Wetzel y Crespo, 1975; Wetzel *et al.*, 1975; Olrog *et al.*, 1976; Wetzel, 1977; Ortiz Jaureguizar y López Armengol, 1984; Ortiz Jaureguizar y Prado, 1986; Menégaz y Ortiz Jaureguizar, 1995, entre otros) y norteamericanos (Colbert, 1935, 1938; Lundelius, 1960; Semken y Griggs, 1965; Woodburne, 1968, 1969a y b; Kinsey, 1974; Wright y Webb, 1984; Westgate y Messick, 1985; Wright y Eshelman, 1987; Wright, 1989, 1991, 1998, entre otros).

A su vez, se incrementó la información existente sobre caracteres cuantitativos craneales, mandibulares y dentarios, utilizándose como referente el trabajo de Von Den Driesch (1976), precisamente sobre un cráneo de *Sus scrofa*.

La utilización de un esquema de medidas sobre el cráneo de un suído como referente, se debe a lo siguiente: 1- al parentesco (ancestro común) existente entre las familias Tayassuidae y Suidae (Tyson, 1683; Romer, 1966; Gentry y Hooker, 1988; Wright, 1998; Hulbert, 2001); 2- a la presencia de caracteres comparables entre ambas familias; y 3- a la obtención de una mayor y/o mejor información morfométrica no contemplada anteriormente en la evaluación de los tayasúidos sudamericanos.

Por consiguiente, esto permitió: 1- realizar comparaciones teniendo en cuenta rasgos cuantitativos y cualitativos cráneo- mandibulares entre los integrantes de ambas familias; 2- utilizar como grupo externo (“outgroup”) en el análisis filogenético ejemplares de *Sus scrofa*; y 3- encontrar rasgos anatómicos no valorizados anteriormente por otros especialistas, y que han demostrado ser importantes a lo largo de este estudio.

Para calcular la edad relativa de los ejemplares examinados, se utilizó el método Herring (1974), que establece categorías de edades basadas en la secuencia de erupción de premolares y molares, y en el cierre de las suturas craneales.

Para el examen de los caracteres morfológicos se utilizó una lupa binocular; las mediciones se efectuaron con un calibre Vernier con una aproximación de 0.01mm, y los datos se han expresado en milímetros.

En las descripciones de las cúspides principales de premolares superiores e inferiores, los términos “paracono”, “metacono”, “protocono” e “hipocono” y “protocónido”, “metacónido”, “hipocónido” y “entocónido” respectivamente, escritos entre comillas, se utilizan para señalar posición topográfica, y no para indicar homologías seriales con las cúspides de los molares (Rusconi, 1929; Mones, 1979; Wetzel, 1977; Gasparini, 2001), dado que no hay acuerdo al respecto de eventuales homologías.

III.1.4 Medidas relevadas sobre los ejemplares vivientes y fósiles:

a- Cráneo

1- **LTC**: longitud total del cráneo, tomada desde la región occipital (cresta lambdoidea) hasta el margen anterior del premaxilar (**Figura 1**).

2- **LB**: longitud total del cráneo (cara inferior), desde la mitad del borde de la abertura intercondílea hasta el margen anterior del premaxilar (**Figura 1**).

3- **HAC**: altura de las arcadas cigomáticas, entre la sutura del yugal y el escamoso, sobre el proceso preglenoideo, trazando una línea perpendicular a partir de este proceso (**Figura 2**).

4- **ABC**: ancho bicigomático, desde el borde lateral externo del proceso preglenoideo de un lado del cráneo con su respectivo del lado opuesto (**Figura 1**).

5- **AH**: ancho del rostro, entre los bordes externos de los alvéolos de los caninos superiores (**Figura 1**).

6- **AMH**: ancho máximo del rostro, entre los bordes externos de los procesos paracaninos (**Figura 1**).

7- **AC**: ancho de la caja craneana, entre los márgenes externos de las apófisis postorbitarias del frontal (**Figura 1**).

8- **LP**: longitud del paladar, entre el borde anterior del premaxilar hasta el margen posterior alveolar del M3 (**Figura 2**).

9- **LMP**: longitud máxima del paladar, entre el borde anterior del premaxilar hasta las apófisis pterigoideas (**Figura 2**).

10- **LMP- LP**: longitud mínima del paladar, entre el margen posterior alveolar del M3 y las apófisis pterigoideas (diferencia entre los puntos 8 y 9).

11- **AP**: ancho interno del paladar, se toma entre el PM4 y el M1 (**Figura 1**).

12- **LR**: largo rostral, entre el extremo anterior del nasal y el margen anterior de la órbita (**Figura 1**).

13- **Hm2**: altura molar m2, se mide en el protocónido del m2 desde el cuello (**Figura 2**).

14- **Hm3**: altura molar m3, se mide en el protocónido del m3 desde el cuello (**Figura 2**).

15- **HAN**: altura de las aberturas nasales, en su parte más anterior (**Figura 2**).

16- **DY**: desarrollo vertical del yugal, se toma a la mitad de la órbita (cruzando en diagonal la órbita) (**Figura 1**).

b- Mandíbula

17- **Lrmh**: largo de la rama mandibular horizontal, desde la línea imaginaria que pasa por el margen posterior alveolar del m3 al borde anterior de la sínfisis (**Figura 3**).

18- **Hrmrv**: altura máxima de la rama vertical mandibular, desde el extremo superior del proceso coronoides hasta el extremo inferior del proceso angular (**Figura 3**).

19- **Hrmhm2**: altura de la parte molar del cuerpo de la mandíbula, se toma a nivel de la apófisis alveolar del m2 (**Figura 3**).

20- **Hrmv**: altura de la rama vertical de la mandíbula, se toma desde la parte ventral del gonion hasta la depresión existente entre el proceso coronoides y el cóndilo (**Figura 3**).

21- **Hrmhm3**: altura de la rama mandibular, se toma al nivel de la parte más posterior del alvéolo del m3 (externamente) (**Figura 3**).

22- **Hrmhm1**: altura de la rama mandibular, tomada a partir del margen anterior del alvéolo del m1 (**Figura 3**).

23- **Hrmhpm2**: altura de la rama mandibular, tomada a partir del margen anterior del alvéolo del pm2 (**Figura 3**).

c- Serie dentaria superior

- 24- **LDPREC**: longitud del diastema precanino superior, entre el último I y el C (**Figura 1**).
- 25- **LDPOSTC**: longitud del diastema postcanino superior, entre el C y el PM2 (**Figura 1**).
- 26- **LPM-M**: largo PM-M, tomado sobre el plano oclusal (**Figura 2**).
- 27- **LPM2- PM4**: largo PM2-PM4, tomado sobre el plano oclusal (**Figura 2**).
- 28- **LM1- M3**: largo M1-M3, tomado sobre el plano oclusal (**Figura 2**).
- 29- **LPM2**: largo máximo del PM2 en una línea paralela al plano sagital.
- 30- **APM2**: ancho máximo del PM2 en una línea perpendicular al plano sagital.
- 31- **LPM3**: largo máximo del PM3 en una línea paralela al plano sagital.
- 32- **APM3**: ancho máximo del PM3 en una línea perpendicular al plano sagital.
- 33- **LPM4**: largo máximo del PM4 en una línea paralela al plano sagital.
- 34- **APM4**: ancho máximo del PM4 en una línea perpendicular al plano sagital.
- 35- **LM1**: largo máximo del M1 en una línea paralela al plano sagital.
- 36- **AM1**: ancho máximo del M1 en una línea perpendicular al plano sagital.
- 37- **LM2**: largo máximo del M2 en una línea paralela al plano sagital.
- 38- **AM2**: ancho máximo del M2 en una línea perpendicular al plano sagital.

39- **LM3:** largo máximo del M3 en una línea paralela al plano sagital.

40- **AM3:** ancho máximo del M3 en una línea perpendicular al plano sagital.

41- **LC:** largo máximo del C en una línea paralela al plano sagital (**Figura 2**).

42- **AC:** ancho máximo del C en una línea perpendicular al plano sagital (**Figura 2**).

d- Serie dentaria inferior

43- **Lpostc:** longitud del diastema postcanino inferior, entre el c y el pm2 (**Figura 3**).

44- **Lpm2:** largo máximo del pm2 en una línea paralela al plano sagital.

45- **Apm2:** ancho máximo del pm2 en una línea perpendicular al plano sagital.

46- **Lpm3:** largo máximo del pm3 en una línea paralela al plano sagital.

47- **Apm3:** ancho máximo del pm3 en una línea perpendicular al plano sagital.

48- **Lpm4:** largo máximo del pm4 en una línea paralela al plano sagital.

49- **Apm4:** ancho máximo del pm4 en una línea perpendicular al plano sagital.

50- **Lm1:** largo máximo del m1 en una línea paralela al plano sagital.

51- **Am1:** ancho máximo del m1 en una línea perpendicular al plano sagital.

52- **Lm2:** largo máximo del m2 en una línea paralela al plano sagital.

53- **Am2:** ancho máximo del m2 en una línea perpendicular al plano sagital.

- 54- **Lm3**: largo máximo del m3 en una línea paralela al plano sagital.
- 55- **Am3**: ancho máximo del m3 en una línea perpendicular al plano sagital.
- 56- **Lpm- m**: largo pm-m, tomado sobre el plano oclusal (**Figura 3**).
- 57- **Lpm2- pm4**: largo pm2-pm4, tomado sobre el plano oclusal (**Figura 3**).
- 58- **Lm1- m3**: largo m1-m3, tomado sobre el plano oclusal (**Figura 3**).
- 59- **Lc**: largo máximo del c en una línea paralela al plano sagital (**Figura 3**).
- 60- **Ac**: ancho máximo del c en una línea perpendicular al plano sagital (**Figura 3**).

III.2 Análisis Morfométrico Multivariado

Un punto esencialmente importante para aclarar la controvertida clasificación de la familia Tayassuidae es el estudio de material craneal, a fin de obtener la mayor cantidad de caracteres óseos y dentarios posibles. Además, la cuantificación de estos caracteres resulta un aporte esencial para su documentación.

La comparación de valores posibilita referirse en forma objetiva al tamaño o la forma de un animal, realizar la comparación pertinente con miembros de la propia familia y con otros pertenecientes a otros grupos, mejorar su reconocimiento en la naturaleza, o aprender acerca de la historia de los animales.

Los motivos por los cuales se realizó un estudio morfométrico multivariado son los siguientes: 1) en líneas generales no se han utilizado rasgos cuantitativos con fines taxonómicos en el estudio de la familia de los pecaríes sudamericanos, a pesar de que existen evidentes diferencias morfométricas entre los Tayassuidae fósiles y actuales; y 2) las variables morfométricas han sido utilizadas exitosamente con fines taxonómicos en el estudio de otros artiodáctilos, como por ejemplo en la familia Suidae (*e.g.*, Made, 1999, 2004; Liu *et al.*, 2004).

La existencia de tres especies de pecaríes actuales en América del Sur no presenta ninguna duda (Mayer y Brandt, 1982; Ortiz Jaureguizar y López Armengol, 1984; Redford y Einsenberg, 1992; Menégaz y Ortiz Jaureguizar, 1995; Nowak, 1999; Parera, 2002; Gasparini *et al.*, 2006, **ver Inciso II.1**). En cambio, la sistemática y las relaciones de parentesco de las especies fósiles varían entre los distintos investigadores fundamentalmente por el carácter fragmentario del material, su escasez y por la diferente valoración de los caracteres diagnósticos.

a- Objetivos

Con el estudio de los rasgos morfométricos de los taxones actuales de Tayassuidae, se persiguieron los siguientes objetivos:

- 1- crear una base de datos craneales, mandibulares y dentarios cuantitativos de las especies vivientes de pecaríes sudamericanos;
- 2- determinar el valor diagnóstico de dichos caracteres;
- 3- examinar el grado de contribución de los caracteres morfométricos en la resolución de la sistemática de los tayasúidos;
- 4- evaluar si la procedencia geográfica de las especies actuales se puede reconocer a través de los caracteres mencionados;
- 5- establecer un modelo de comparación con las formas extintas sudamericanas y norteamericanas.

b- Pasos de Procedimiento

- 1- Selección de las Unidades de Estudio (OTUs).
- 2- Selección de caracteres

3- Procesamiento de los datos

4- Construcción de Fenogramas, Análisis de Componentes Principales y Árbol de Distancias Mínimas.

5- Evaluación de los resultados.

A continuación se explican en detalle cada uno de los pasos mencionados precedentemente.

III.2.1 Selección de las Unidades de Estudio

Para el desarrollo del análisis morfométrico multivariado se midieron ejemplares depositados en las colecciones oficiales de las siguientes instituciones: MACN zool, MLP zool y MNHNP.

No se utilizaron aquellos ejemplares incompletos y con caracteres teratológicos debido a que distorsionan los resultados finales.

Para calcular la edad relativa de los ejemplares examinados se eligió el citado método Herring (1974). Por consiguiente, se pudieron diferenciar edades y desconsiderar para los fines morfométricos multivariados, aquéllos individuos juveniles que muestran alometrías propias de su ontogenia.

Para alcanzar los resultados de este análisis, que se detallarán más adelante (**ver Capítulo IV**), se realizaron previamente diversos estudios empleando métodos de análisis multivariado (para más detalles ver Gasparini, 2001, 2002, 2004; Gasparini *et al.*, 2005) utilizando el programa NT-SYS (Rohlf, 1997).

Estos estudios previos, permitieron reducir el posible error intrínseco producto del gran tamaño del conjunto de datos y de la dimensionalidad del conjunto de información.

Luego de la depuración de los datos crudos, el análisis morfométrico multivariado se realizó sobre un total de 36 especímenes completos adultos (OTUs) correspondientes a las tres especies de pecaríes vivientes (**Apéndice 1**).

III.2.2 Selección de los caracteres

De los análisis multivariados mencionadas *at supra*, se redujo el número de variables, eliminando aquellos caracteres altamente correlacionados y conflictivos. Se seleccionaron un total de 46 caracteres multiestados cuantitativos (correspondientes a cráneos, mandíbulas y dientes superiores e inferiores; **ver Apéndice 2**) para cada OTU.

La elección de cráneos para este tipo de análisis se debe a la gran cantidad de información que ellos brindan (Woodburne, 1968; Ortiz Jaureguizar y Prado, 1986; Gasparini, 2001, 2002; Gasparini *et al.*, 2005, entre otros).

III.2.3 Procesamiento de los datos

Los datos registrados fueron volcados en una MBD de 36 OTUs por 46 caracteres (**Apéndice 3**).

Para determinar las relaciones de similitud interespecífica de los Tayassuidae vivientes, se utilizó el sistema de programas NT-SYS PC, versión 2.0 (Rohlf, 1997).

Se estandarizó la MBD por caracteres a fin de eliminar el peso diferencial que sobre las relaciones de similitud pudiesen ejercer sus diferentes dimensiones. Para ello se calculó la media aritmética y la desviación estándar de cada uno de los caracteres (**Apéndice 4**). Posteriormente, fue calculado el valor estandarizado de cada carácter para cada uno de las OTUs restando al valor de la MBD la media aritmética del carácter. Los resultados fueron volcados en una MBDS. A partir de la MBDS se analizaron las relaciones de similitud entre las OTUs por medio de fenogramas, un análisis de componentes principales (ACP) y un árbol de distancia mínimas (MST).

III.2.4 Construcción de fenogramas, análisis de Componentes Principales y árbol de distancias mínimas.

Para obtener los fenogramas se cuantificó la similitud entre cada par posible de OTUs mediante el coeficiente de distancias "*Squared Euclidean Distance*". De este modo, a partir de la MBDS se construyó una MSO de distancia. A partir de esta MSO se

obtuvo la representación de la similitud entre la totalidad de las OTUs por medio de un fenograma, utilizándose para ello el método de los ligamientos promedios no ponderados (UPGMA) (Sokal & Michener, 1958).

La distorsión existente entre el fenograma y la MSO de la cual derivó se calculó mediante el CCC (Sokal y Rohlf, 1962). Valores iguales o mayores que 0,8 son considerados indicadores de escasa distorsión (véase Sneath y Sokal, 1973; Crisci y López Armengol, 1983; Sokal, 1986).

Para determinar la influencia que el tamaño pudiese ejercer sobre los agrupamientos de las OTUs se calcularon otros dos coeficientes de distancia, denominados “coeficiente de forma” y “coeficiente de tamaño” (Penrose, 1954), los cuales eliminan, respectivamente, la influencia de la forma y de la talla del valor de similitud obtenido a partir del coeficiente de distancia “*Squared Euclidean Distance*”. El grado de similitud entre las OTUs fue también representado en fenogramas, obtenidos a partir del método UPGMA. La distorsión existente entre cada fenograma y la MSO de la cual derivó se calculó mediante el CCC.

Las relaciones de similitud entre las OTUs fueron representadas en un ACP. ACP (Blackith y Peymont, 1971). Esta técnica fue seleccionada debido a que presenta la ventaja de indicar la relativa contribución de cada carácter a cada vector. Se llegó al ACP utilizando el coeficiente de correlación momento- producto de Pearson (Michener y Sokal, 1957). El ACP fue realizado sobre una MSC, extrayéndose los correspondientes eigenvalores y eigenvectores. Los tres primeros eigenvectores (ejes) fueron retenidos para calcular posteriormente la proyección de las OTUs en el espacio tridimensional por ellos delimitado.

El MST se obtuvo a partir de la MSO de distancia entre OTUs (véase Sneath y Sokal, 1973; Crisci, 1974; Crisci y López Armengol, 1983; Rohlf, 1997). El MST fue también superimpreso en el gráfico tridimensional del ACP, a fin de detectar distorsiones locales, *i.e.*, pares de OTUs que aparecen cercanas en la representación gráfica, pero que en realidad se encuentran alejadas si se considerasen otras dimensiones (véase Rohlf, 1997).

III.2.5 Dimorfismo sexual

El análisis de una posible diferenciación sexual considerando caracteres craneales, mandibulares y dentarios, tanto cuantitativos como cualitativos, merece un párrafo aparte debido al grado de importancia observada durante el desarrollo de la presente tesis.

Resulta notoria la escasez de información sobre el sexo en los especímenes actuales depositados en instituciones oficiales, como así también la diversidad de opiniones en cuanto a los ejemplares fósiles (ver Inciso VIII.2.1).

a- Objetivos

Se abordó dicho estudio persiguiendo los siguientes objetivos:

1- crear una base de datos que involucre caracteres morfométricos craneales, mandibulares y dentarios relevados únicamente en aquéllos ejemplares pertenecientes a las especies vivientes de pecaríes, en los cuales el sexo se conoce *a priori*;

2- hallar un patrón que permita reconocer un posible dimorfismo sexual.

3- contar con una herramienta que permita explicar si las diferencias en los restos fósiles de tayasúidos sudamericanos son debidas a diversidad intraespecífica o dimorfismo sexual.

b- Pasos de Procedimiento

1- Selección de las Unidades de Estudio (OTUs).

2- Selección de caracteres

3- Procesamiento de los datos

4- Evaluación de los resultados.

A continuación se explican en detalle cada uno de los pasos mencionados precedentemente.

III.2.6 Selección de las Unidades de Estudio

Los ejemplares examinados se encuentran depositados en las siguientes instituciones: MACN zool y MNHNP.

Se analizaron ejemplares pertenecientes a la especie *Catagonus wagneri* debido a que se trata de una de las pocas especies entre los tayasúidos presentes en las colecciones referidas, que se tiene conocimiento *a priori* del sexo. Dicha información proviene de los libros de ingreso de las instituciones oficiales mencionadas. A su vez, y como carácter distintivo, el número de ejemplares sexados de esta especie reúne la cantidad necesaria y suficiente para realizar un análisis de carácter multivariado.

Se analizaron un total de 19 especímenes completos adultos (10 hembras y 9 machos; OTUs) (**Apéndice 6**).

III.2.7 Selección de los caracteres

Para llevar a cabo este análisis, se seleccionaron los siguientes caracteres:

- 1- caracteres sin datos faltantes;
- 2- caracteres que no estén correlacionados entre sí;
- 3- rasgos morfométricos considerados dimórficos en estudios previos (ver Woodburne, 1968; Herring, 1972; Wetzel, 1977; Mayer y Brandt, 1982; Wright y Webb, 1984; Mayer, 1988; Wright, 1991, 1993, entre otros);
- 4- aquellos caracteres que resultaron del análisis multivariado realizado previamente con una mayor cantidad de ejemplares pertenecientes a las tres especies de pecaríes vivientes (**ver Capítulo IV**)

Por consiguiente, un total de 25 caracteres multiestados cuantitativos (correspondientes a cráneos, mandíbulas y dientes superiores e inferiores; **ver Apéndice 7**) fueron registrados para cada OTU (**Apéndice 8**).

III.2.8 Procesamiento de los datos

En muchos casos cuando se tienen dos grupos de muestras (machos y hembras) caracterizadas por un gran número de variables, las diferencias entre los grupos se ven oscurecidas por el gran tamaño del conjunto de datos. A su vez, la discriminación de los grupos generalmente se da por complejos patrones de relación entre las variables. Estas relaciones son muy difíciles de representar en el espacio bi-dimensional.

Por las razones arriba mencionadas se utilizó un análisis discriminante. Este tipo de análisis permite identificar estos patrones, dando como resultado una combinación lineal de las variables (función discriminante) que distingue la diferencia entre los centroides (medias) de los grupos en el espacio multidimensional (Mendoza *et al.*, 2002).

Usualmente se utiliza esta técnica considerando todas las variables dentro de la función discriminante. En este caso, al utilizarse 25 variables craneales, mandibulares y dentarias, fue necesario aplicarle una metodología para poder “purgar” el conjunto de datos, o sea reducir la dimensionalidad del “pool” de información y, por consiguiente obtener las variables que realmente aporten a la caracterización de los grupos. Por este motivo se utilizó el método “*Forward Stepwise*”, usando como criterio de selección “*Wilks lambda*” (Mendoza *et al.*, 2002).

Se testearon los supuestos de homogeneidad de matrices de covarianzas y normalidad multivariada, arrojando valores no significativos, indicando de esta manera que ambos supuestos se cumplen.

Para este análisis se utilizó el programa SYSTAT v11.

III.3 Análisis Filogenético

Para llevar a cabo este análisis se utilizó la metodología de la sistemática filogenética o cladismo, propuesta originalmente por Hennig (1968) y posteriormente

formalizada por Nelson y Platnick (1981) y Wiley (1981). Esta metodología sostiene que la clasificación biológica debe estar basada en la filogenia de los grupos bajo estudio.

Para el cladismo, los únicos grupos que pueden considerarse “naturales” son aquellos que reúnen al antecesor común y a todos sus descendientes, es decir, grupos monofiléticos. Estos grupos se reconocen porque sus miembros poseen uno o más caracteres avanzados (apomorfos) en común.

El estudio filogenético llevado a cabo en esta Tesis está destinado fundamentalmente a falsar la monofilia de los Tayassuidae sudamericanos.

a- Pasos seguidos en el análisis cladístico

- 1- Selección de taxones.
- 2- Selección de caracteres.
- 3- Polarización y codificación de los caracteres.
- 4- Construcción de cladograma/s.
- 5- Evaluación del soporte de los clados.

A continuación se desarrollan los pasos arriba mencionados:

III.3.1 Taxones

a- Grupo interno (“ingroup”)

Se toma como “ingroup” a los Tayassuidae de América del Sur considerando como terminales para el análisis a once taxones: *Catagonus wagneri* (Rusconi, 1930), *Catagonus metropolitanus* Ameghino, 1904, *Catagonus bonaerensis* (Ameghino, 1904), *Catagonus carlesi* (Rusconi, 1930), *Catagonus stenocephalus* (Lund, 1838), *Tayassu pecari* (Link, 1795), *Tayassu tajacu* (Linnaeus, 1758), *Platygonus scagliai* Reig, 1952,

Platygonus chapadmalensis (Ameghino, 1908), *Platygonus marplatensis* Reig, 1952 y *Platygonus kraglievichi* Rusconi, 1930.

La especie *Platygonus cinctus* (Ameghino, 1886) no fue incluida dentro del presente análisis debido a que el material tipo se encuentra extraviado, además de no contarse con ningún material referido a este especie del cual se pueda examinar sus rasgos morfológicos (**para más detalle ver Inciso V.8**).

A continuación se mencionan los taxones reconocidos como válidos según la revisión sistemática realizada en la presente Tesis (**ver Capítulo V**) e incluidos en el análisis filogenético como “ingroup”, conjuntamente con los ejemplares utilizados como referencia.

- *Tayassu pecari*: 420 MLP zool.; 1073 MLP zool.; 16.XII.98.16 MLP zool.; 4-57 MACN zool.; 7-23 MACN zool.; 25-57 MACN zool.; 32-97 MACN zool.; 35-32 MACN zool.; 48-350 MACN zool.; 39-422 MACN zool.; 39-443 MACN zool.; 48-350 MACN zool.; 49-340 MACN zool.; 49-341 MACN zool.; 49-342 MACN zool.; 225 LIL zool.; 4075 LIL zool.; 0985 MNHNP; 0979 MNHNP; 0988 MNHNP; 0977 MNHNP; 0986 MNHNP; 0989 MNHNP; 0991 MNHNP; 0983 MNHNP; 1179 MNHNP; 2220 MNHNP; 2219 MNHNP; 0992 MNHNP; 0981 MNHNP; 0993 MNHNP.

- *Tayassu tajacu*: 4.IV.00.1 MLP zool.; 4.IV.00.2 MLP zool.; 4.IV.00.3 MLP zool.; 5.IV.02.7 MLP zool.; 5.IV.02.8 MLP zool.; 27.VII.46.1 MLP zool.; 8.X.97.4 MLP zool.; 4-360 MACN zool.; 4-367 MACN zool.; 4-401 MACN zool.; 20-811 MACN zool.; 29-855 MACN zool.; 30-13 MACN zool.; 30-397 MACN zool.; 31-70 MACN zool.; 35-9 MACN zool.; 35-31 MACN zool.; 36-690 MACN zool.; 36-692 MACN zool.; 36-693 MACN zool.; 36-694 MACN zool.; 36-696 MACN zool.; 36-697 MACN zool.; 36-698 MACN zool.; 36-699 MACN zool.; 36-702 MACN zool.; 36-703 MACN zool.; 36-704 MACN zool.; 36-705 MACN zool.; 36-706 MACN zool.; 36-707 MACN zool.; 36-708 MACN zool.; 36-709 MACN zool.; 36-710 MACN zool.; 36-711 MACN zool.; 36-712 MACN zool.; 36-713 MACN zool.; 36-714 MACN zool.; 36-715 MACN zool.; 36-716 MACN zool.; 36-717 MACN zool.; 36-718 MACN zool.; 36-720 MACN zool.; 36-721 MACN zool.; 36-722 MACN zool.; 36-723 MACN zool.; 36-724

MACN zool.; 38-46 MACN zool.; 45-20 MACN zool.; 45-27 MACN zool.; 47-379 MACN zool.; 47-407 MACN zool.; 48-23 MACN zool.; 49-319 MACN zool.; 50-130 MACN zool.; 50-131 MACN zool.; 50-546 MACN zool.; 51.19 MACN zool.; 90-XII-35-1 MLP; 9-7 MLP; 1901 MNHNP.

- *Platygonus kraglievichi*: 5341 MACN.
- *Platygonus marplatensis*: 25 tipo MMP- S.
- *Platygonus scagliai*: 156 tipo MMP; 246 MMP, 878 MMP, 553 MMP.
- *Platygonus chapadmalensis*: 6637 tipo MACN; 246 MMP.
- *Catagonus carlesi*: 1308 tipo MACN.
- *Catagonus wagneri*: 14670 tipo MACN; 14671 MACN; 14672 MACN; 14673 MACN; 25.III.02.1 MLP zool.; 25.III.02.2 MLP zool.; 25.III.02.3 MLP zool.; 25.III.02.4 MLP zool.; 36-695 MACN zool.; 36-719 MACN zool.; 0937 MNHNP; 0939 MNHNP; 0935 MNHNP; 0951 MNHNP; 0940 MNHNP; 0950 MNHNP; 0942 MNHNP; 0943 MNHNP; 1216 MNHNP; 0936 MNHNP; 0944 MNHNP; 0946 MNHNP; 0948 MNHNP; 0941 MNHNP; 0949 MNHNP; 0952 MNHNP; 0953 MNHNP; 0935 MNHNP; 0947 MNHNP; 0955 MNHNP; 1218 MNHNP; 1220 MNHNP; 1197 MNHNP.
- *Catagonus bonaerensis*: 2440 tipo MACN; 1345 MDC.
- *Catagonus metropolitanus*: 850 tipo MACN.
- *Catagonus stenocephalus*: 41 MMP; s/nº MHN¹.

¹Los caracteres de este resto fueron relevados sobre fotografías enviadas por el Lic. Oliveira, E.V.

b- Grupo externo (“outgroup”)

Para testear la monofilia de los Tayassuidae de América del Sur, se optó por *Sus scrofa* como primer grupo externo, ya que este taxón se ubica por fuera del nodo del “ingroup” en hipótesis filogenéticas previas realizadas sobre pecaríes de América del Norte (Wright, 1998).

A su vez, se incluyeron los siguientes taxones de América del Norte: *Perchoerus pristinus* (Cope, 1888), *Dyseohyus fricki* Stock, 1937, *Prosthennops crassigenis* (Gidley, 1904), *Mylohyus elmorei* (White, 1942), *Mylohyus nasutus* (Leidy, 1869), *Platygonus cumberlandensis* Gidley, 1920, *Platygonus compressus* Le Conte, 1848 y *Catagonus brachydontus* Dalquest y Mooser, 1980.

A continuación se mencionan los taxones incluidos en el análisis filogenético como “outgroup”, conjuntamente con los materiales utilizados como referencia.

- *Sus scrofa*: 12.XI.02.11 MLP zool.; 3.IX.01.12 MLP zool.; 10.VIII.00.27 MLP zool.; 3.IX.01.11 MLP zool.; 20.III.02.6 MLP zool.; 16.V.01.19 MLP zool.; 3.IX.01.9 MLP zool.; 8.X.02.2 MLP zool.; 9.VI.99.10 MLP zool.; 20.III.02.7 MLP zool.; 20.III.02.5 MLP zool.; 17.II.99.1 MLP zool.; 261 MLP zool.*; 262 MLP zool.*; 263 MLP zool.*; 264 MLP zool.*; 266 MLP zool.*; 272 MLP zool.*; 273 MLP zool.*; 274 MLP zool.*; 275 MLP zool.*; 276 MLP zool.*; 277 MLP zool.*; 279 MLP zool.*; 287 MLP zool.*; 336 MLP zool.*; 338 MLP zool.*; 339 MLP zool.*; 340 MLP zool.*; 341 MLP zool.*; 344 MLP zool.*; 350 MLP zool.*; 351 MLP zool.*; 352 MLP zool.*; 355 MLP zool.*; 356 MLP zool.*; 357 MLP zool.*; 358 MLP zool.*; 373 MLP zool.*.
- *Perchoerus pristinus*: 7394 AMNH.
- *Dyseohyus fricki*: 73670 tipo AMNH.
- *Prosthennops crassigenis*: 10882 AMNH; 113305 AMNH; 113338 AMNH; 113347 AMNH.

- *Mylohyus elmorei*: 12265 FLMNH; 49081 FLMNH; 57280 FLMNH; 212796 FLMNH.
- *Mylohyus nasutus*: 11818 tipo AMNH; 12887 AMNH; 23326 FLMNH; 23414 AMNH; 56263 AMNH; 89722 AMNH; 156970 FLMNH; 933-3232 TMM (calco en el FLMNH).
- *Platygonus compressus*: 45702 tipo AMNH; 45703 tipo AMNH; 45713 tipo; 45720 tipo AMNH; AMNH; 45722 tipo AMNH; 45724 tipo AMNH; 45727 tipo AMNH; 2924 FLMNH; 45715 AMNH; 45721 AMNH; 45725 AMNH; 6-90 AMNH; 40-M MMP; 41-M MMP; 42-M MMP; 43-M MMP; 44-M MMP; 45-M MMP; 46-M MMP; 47-M MMP; 48-M MMP; 49-M MMP; 50-M MMP; 51-M MMP; 52-M MMP; 53-M MMP; 54-M MMP; 100-M MMP; 101-M MMP; 102-M MMP; 103-M MMP; 104-M MMP; 105-M MMP; 106-M MMP.
- *Platygonus cumberlandensis*: 27871 AMNH (USNM 8152); s/n° FLMNH¹; 27872 AMNH.
- *Catagonus brachydontus*: 48000 FLMNH; 12240 FLMNH; 12942 FLMNH; 13210 FLMNH; 17400 FLMNH; 18738 FLMNH; 18739 FLMNH; 18740 FLMNH; 24676 FLMNH; 24687 FLMNH; 24688 FLMNH; 24689 FLMNH; 55942 FLMNH; 57273 FLMNH; 57274 FLMNH; 57275 FLMNH.

III.3.2 Análisis de caracteres

a- Caracteres utilizados en el presente análisis

Se analizaron 51 caracteres, de los cuales 21 fueron craneanos, 7 mandibulares y 23 dentarios.

Los caracteres fueron codificados e incluidos en una matriz de taxones por caracteres (**ver Tabla 12**).

¹Los caracteres de este material fueron relevados sobre un espécimen catalogado y depositado en la sala de exposición del Museo de Florida, pero sin número de catálogo.

La distribución de los caracteres homólogos en conjuntos restringidos (caracteres apomorfos) se determinó por medio del criterio de comparación con el grupo externo (Watrous y Wheeler, 1981).

Con el fin de determinar el grupo externo, se revisaron los caracteres que pudieran definir sinapomorfías con taxones afines a los analizados.

De los 51 caracteres 32 son binarios y 19 multiestado; 4 caracteres presentan estados polimórficos.

Para la construcción de cladogramas, se emplearon técnicas basadas en el principio de simplicidad (véase Crisci, 1982).

Para la obtención de los cladogramas se utilizó el programa TNT (Tree analysis using New Technology) (Goloboff *et al.*, 1999). Entre las hipótesis alternativas se eligió aquella con menor número de homoplasias y reversiones para explicar la distribución de los caracteres.

a.1- Comentarios sobre caracteres con datos faltantes y polimórficos

Teniendo en cuenta los análisis filogenéticos anteriores (*e.g.*, Wright, 1989, 1998; **ver Inciso VI.2**), se ha desechado información procedente de los mismos, debido simplemente a la imposibilidad de determinar *a priori* las polaridades de determinados caracteres, y debido a que éste no ha sido el criterio utilizado en el presente análisis, se han incorporado caracteres craneales, mandibulares y dentarios, usualmente no tenidos en cuenta.

Comúnmente se considera que la inclusión de taxones caracterizados por pocos caracteres en una matriz de datos es problemática para el análisis filogenético. Por consiguiente, ante la presencia de datos faltantes, se ha considerado de manera frecuente la exclusión de los taxones incompletos o de aquellos caracteres con un alto porcentaje de entradas faltantes. Esta forma de proceder arrastra consigo ciertas desventajas, ya que en el primer caso el contenido de información que un taxón puede brindar no es necesariamente proporcional a la cantidad de datos que puedan registrarse en una matriz. Por otra parte, la exclusión de caracteres puede conducir a una baja resolución en el análisis filogenético debido a que es factible excluir una potencial sinapomorfía (Gelfo, 2006 y la bibliografía allí citada).

Diversos autores (por ejemplo Kearny, 2002; Kearny y Clark, 2003 y la literatura allí citada) consideran que los datos faltantes representan estrictamente lo desconocido y no deberían ser vistos como un impedimento a la hora de considerar toda la evidencia disponible en un análisis filogenético, ni como un argumento a favor de la exclusión de caracteres o de taxones *a priori*. Además, simulaciones realizadas para explorar este problema muestran que la adición a una matriz de datos de taxones incompletos o con entradas faltantes, no afecta negativamente las relaciones de aquellos taxones con información completa (Wiens, 2003).

A base de lo mencionado anteriormente, en el presente análisis se han incluido todos los caracteres considerados relevantes que presenten un estado de carácter comparable para al menos dos de los taxones estudiados, siempre que sus homologías estén fundamentadas.

Una de las diferencias más importantes en relación a la codificación y tratamiento de los caracteres respecto a los escasos análisis y opiniones filogenéticas previas, es la utilización de polimorfismos.

Usualmente, ante la presencia de variabilidad intraespecífica la opción ha sido marginarlos del análisis filogenético o ponderar las diferencias menores como de grado específico (Gelfo, 2006). Por consiguiente, las opciones seguidas en este análisis son: 1) la retención del carácter polimórfico, y 2) la búsqueda de un método que permita su codificación. Sin embargo, la mayor parte de los autores no hacen mención explícita de los polimorfismos, ya sea porque descartan su utilización en el análisis o porque los codifican sin explicar el criterio seguido (*e.g.*, Wright, 1989, 1998). A su vez, ignorar caracteres que muestran polimorfismos en uno o más taxones terminales y que pudieran tener importancia filogenética puede conducir a la construcción de matrices de datos con información insuficiente para reconstruir la filogenia (Gelfo, 2006).

Kornet y Turner (1999) agrupan, considerando taxones a nivel específico, distintos tipos de codificación de polimorfismos en dos categorías. En la primera categoría se identifica una novedad evolutiva con el comienzo de un nuevo estado de carácter. Por consiguiente, bajo esta presunción dos tipos de reversiones pueden producirse: las denominadas “suaves”, cuando una novedad evolutiva no fija desaparece de un linaje ancestral polimórfico; y las “duras”, producto de la desaparición de una

novedad evolutiva que fue fijada en un linaje y que es reemplazada por otra indistinguible del estado ancestral.

Estas codificaciones de polimorfismos incluyen lo siguiente: 1- la codificación de cada estado como un carácter binario de presencia - ausencia; 2- considerar al polimorfismo equivalente al estado apomórfico; y 3- codificar al polimorfismo como un nuevo estado de carácter en una serie de transformación ordenada o desordenada. Este tipo de interpretación sustenta árboles incompatibles con una filogenia más parsimoniosa (Kornet y Turner, 1999) y por lo tanto no fueron utilizados en el presente análisis.

La segunda categoría comparte con la primera el hecho de considerar la fijación de una novedad evolutiva como la aparición de un nuevo estado de carácter. A diferencia del caso anterior, aquí solo se producen reversiones “duras”, lo cual disminuye considerablemente el número potencial de homoplasias del análisis. Esta es, por otra parte, la interpretación implícita en la metodología de reconstrucción filogenética debido al rol de la fijación en el concepto de especie filogenética y en la producción de restricciones históricas (Nixon y Wheeler, 1992).

Las codificaciones de los datos polimórficos que pueden considerarse dentro de esta premisa comprenden: 1- codificar el polimorfismo como desconocido (“?”); 2- considerarlo idéntico al estado plesiomórfico; y 3- considerarlo como una ambigüedad (Kornet y Turner, 1999).

Tomar a los taxones con polimorfismos como entradas faltantes o datos desconocidos (“?”) para los caracteres polimórficos, permitiría a las especies ubicarse en cualquier parte del cladograma sin un costo extra para el mencionado carácter (Gelfo, 2006). Es importante mencionar que la matriz aquí analizada se encuentra basada casi en su totalidad sobre datos del registro fósil y que, por su naturaleza incompleta, existe un gran porcentaje de entradas faltantes. Por tal motivo, se ha buscado utilizar de la mayor cantidad de datos posibles con señal filogenética. En tal sentido, la consideración de los polimorfismos como datos desconocidos restringiría en mucho las posibles fuentes de información. Por otra parte, la codificación de los polimorfismos como equivalentes al estado plesiomórfico presupone una determinación de la polaridad de los caracteres *a priori*. Debido a que en el presente análisis se ha realizado una

determinación *a posteriori* de la polaridad, el método utilizado en este trabajo para los polimorfismos, corresponde al de la codificación ambigua explicada precedentemente.

A continuación se brinda un listado comentado de los caracteres utilizados en el análisis filogenético y su codificación. Se describen y se discuten, además, algunos aspectos vinculados con la variabilidad inter e intraespecífica de los tayasúidos norteamericanos y sudamericanos. Los caracteres aparecen numerados comenzando por el “0” debido a que es el primer número considerado por la matriz en el programa TNT:

a.2- Caracteres craneales

0. Perfil lateral del cráneo, considerando los frontales y nasales: 0 = Descendente-cóncavo; 1 = descendente-recto; 2 = convexo; 3 = casi en la misma línea (**Figura 4**).

Wetzel (1977) considera como rasgo importante para caracterizar las especies de pecaríes sudamericanos, el carácter “perfil lateral del rostro”. En dicha oportunidad no brinda mayores detalles sobre las cualidades del carácter. Por consiguiente, y considerando la variabilidad observada en la familia Tayassuidae, aquí se reformula dicho carácter y se lo subdivide en dos (caracteres 0 y 1).

Catagonus y *Platygonus* son los géneros que mayor variabilidad presentan al considerar el perfil lateral del cráneo. Ambos géneros desarrollan cráneos que varían desde tener un perfil descendente-cóncavo (*e.g.*, *C. brachydonatus*, *Platygonus scagliai*, *Platygonus chapadmalensis*), descendente-recto (*e.g.*, *Catagonus carlesi* y *Platygonus cumberlandensis*) a un perfil convexo (*e.g.*, *Catagonus wagneri*, *Catagonus stenocephalus* y *Platygonus compressus*).

El resto de los géneros de tayasúidos norteamericanos y sudamericanos poseen perfiles más definidos. El género *Mylohyus* (*e.g.*, *M. elmorei* y *M. nasutus*) posee un perfil craneano descendente-cóncavo. Los géneros *Tayassu* (*T. pecari* y *T. tajacu*), *Prosthennops* (*e.g.*, *P. crassigenis*), *Hesperhys*, y el grupo externo, *Sus scrofa*, desarrollan perfiles descendente-recto. El género más primitivo de los tayasúidos, *Perchoerus* (*e.g.*, *P. pristinus* y *P. rostratus*), tiene un contorno lateral convexo.

Por otra parte, el perfil craneano del género norteamericano *Dyseohyus*, varía desde convexo (*e.g.*, *D. rostratus*) a casi horizontal (*e.g.*, *D. fricki*).

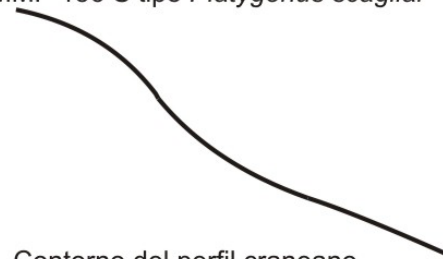
Figura 4.

Perfil lateral del cráneo, considerando los frontales y nasales



Estado 0

MMP 156 S tipo *Platygonus scagliai*

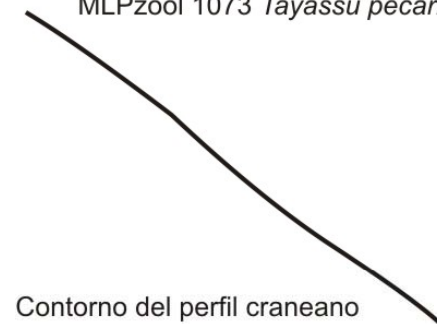


Contorno del perfil craneano



Estado 1

MLPzool 1073 *Tayassu pecari*

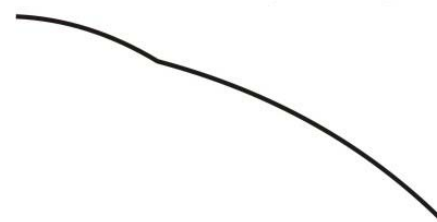


Contorno del perfil craneano

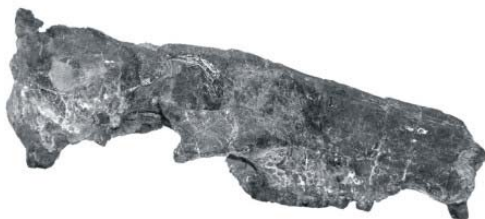


Estado 2

MNHNP 0942 *Catagonus wagneri*



Contorno del perfil craneano



Estado 3

AMNH 73670 *Dyseohyus fricki*



Contorno del perfil craneano

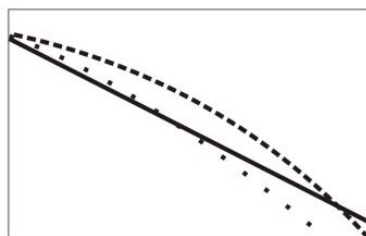
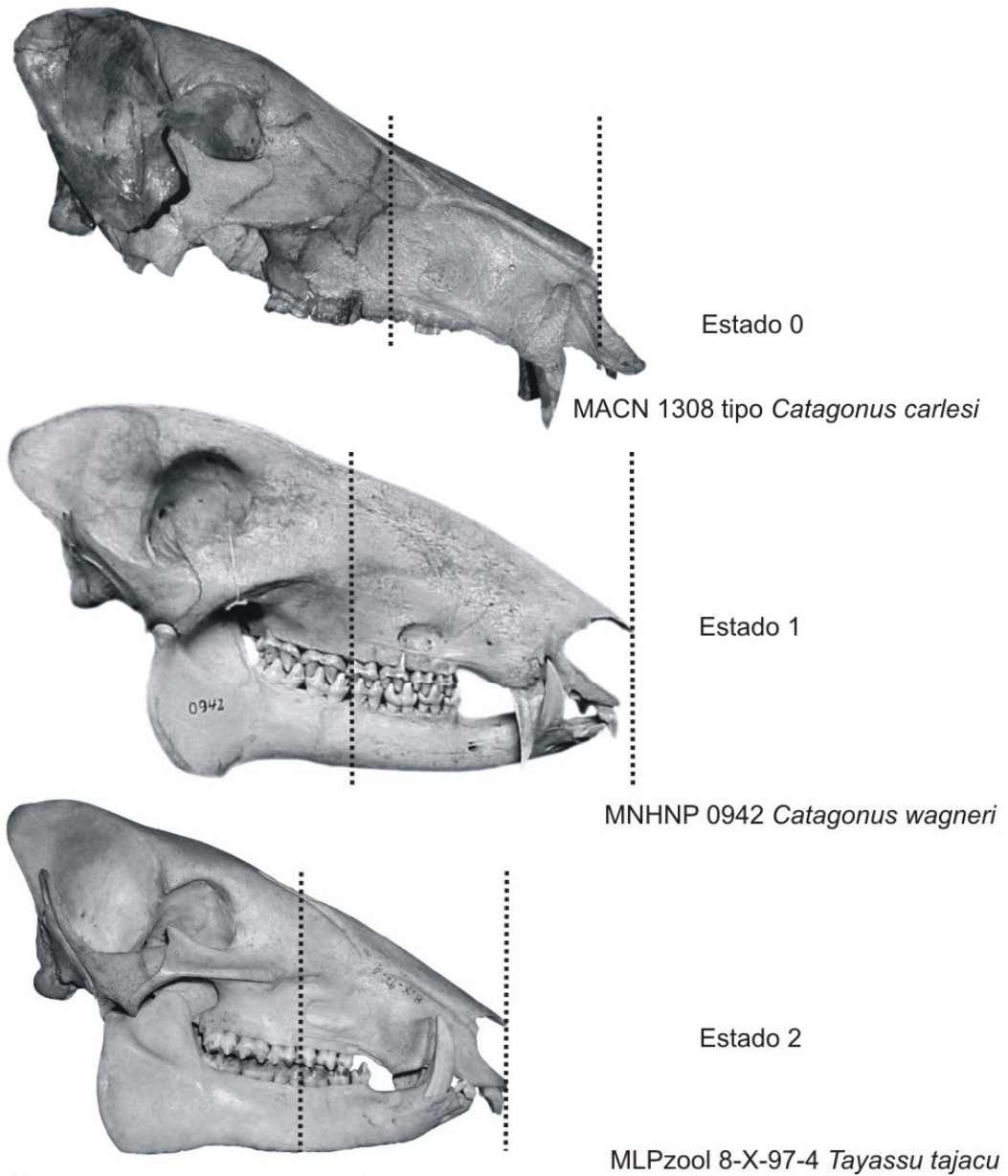
1. Perfil lateral del rostro, teniendo en cuenta únicamente los nasales: 0 = recto; 1 = pronunciadamente convexo; 2 = ligeramente convexo (**Figura 5**).

El perfil del rostro en los Tayassuidae puede ser recto o convexo. Un perfil recto lo poseen la mayoría de los géneros norteamericanos y sudamericanos.

En un perfil “convexo” se pueden diferenciar dos variedades: pronunciadamente convexo (*e.g.*, *Platygonus compressus*, *Catagonus wagneri* y *Catagonus stenocephalus*) y ligeramente convexo (*e.g.*, *Perchoerus pristinus*, *Catagonus brachydonatus*, *Platygonus chapadmalensis*, *Tayassu tajacu*).

Figura 5

Perfil lateral del rostro, considerando únicamente los nasales



Contornos de los perfiles rostrales.

- Estado 0
- - - Estado 1
- · · Estado 2

2. Dorso de los nasales en sección transversal (vista frontal): 0 = convexo; 1 = plano (Figura 6).

En sección transversal el rostro de los Tayassuidae varía de convexo a plano. Los géneros con representantes en América del Norte y América del Sur, tales como *Platygonus* y *Catagonus*, poseen un rostro convexo transversalmente. Este rasgo se desarrolla a su vez, en el género *Prosthennops* y en la especie *Perchoerus pristinus* y en *Tayassu tajacu*, entre las especies vivientes americanas.

Entre las especies de pecaríes presentes en América del Sur, la única que posee un rostro plano en sección transversal, es *Tayassu pecari*. El resto de los géneros y especies que poseen tales características rostrales, corresponden a aquellas oriundas de América del Norte: *Perchoerus* (*Perchoerus rostratus*), *Mylohyus*, *Dyseohyus*, *Hesperhys* (e.g., *H. pinensis*) y la especie de suído considerado como grupo externo (*Sus scrofa*).

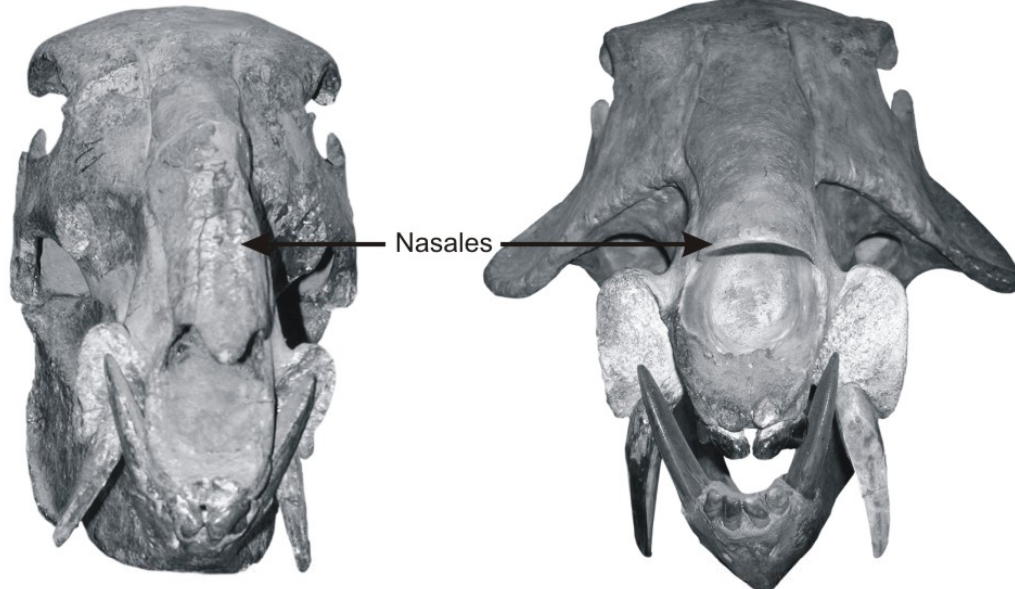
Figura 6

Dorso de los nasales en sección transversal (vista frontal).

Estado 0

MMP 41 S *Catagonus stenocephalus*

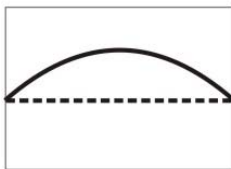
FLMNH encontrado en sala de exposición
Platygonus Cumberlandensis



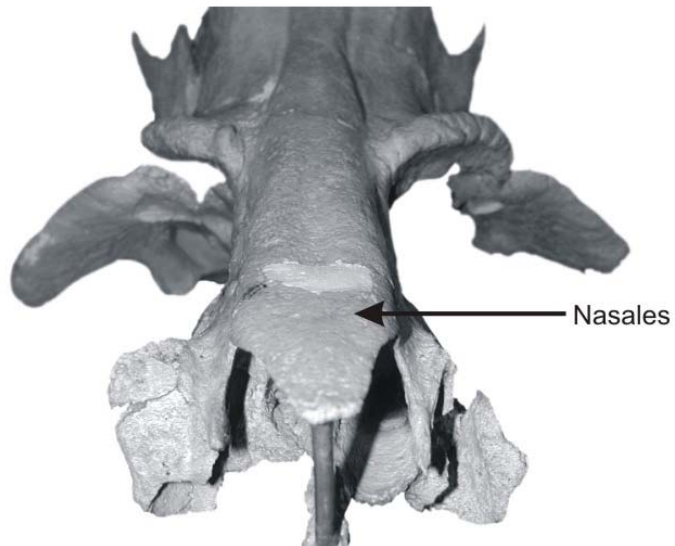
Estado 1

Contorno transversal del
dorso de los nasales

FLMNH 12265 *Mylohyus elmorei*



— Estado 0
- - - Estado 1



3. Dorso del cráneo, región parieto- frontal, por encima de las órbitas: 0 = plano; 1 = convexo (**Figura 7**).

Los géneros de tayasúidos exclusivos de América del Norte (*e.g.*, *Perchoerus*, *Hesperhys*, *Dyseohyus*, *Prosthennops* y *Mylohyus*), desarrollan una región parieto- frontal plana, salvo ciertas excepciones (*e.g.*, *Dyseohyus stirtoni*). El súido *Sus scrofa* presenta el mismo estado que los tayasúidos norteamericanos.

Los géneros con representantes a lo largo de todo el continente americano presentan un dorso craneal tanto plano como convexo. El género *Platygonus* (*Platygonus cumberlandensis*, *P. compressus* y *P. vetus*, entre las formas norteamericanas, *P. scagliai* y *P. chapadmalensis*, entre las sudamericanas) desarrolla un dorso craneal plano. Por el contrario, los géneros *Catagonus* (*C. brachydontus*, especie norteamericana, *C. wagneri*, *C. carlesi* y *C. stenocephalus*, formas sudamericanas) y *Tayassu* (*T. pecari* y *T. tajacu*) poseen una región parieto- frontal convexa.

Figura 7

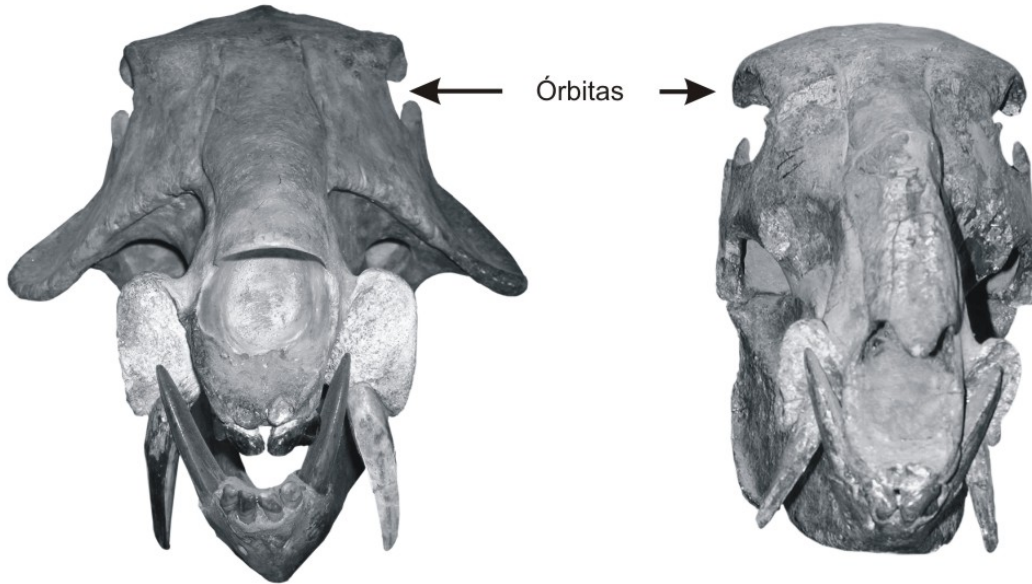
Dorso del cráneo, región parieto- frontal, por encima de las órbitas.

Estado 0

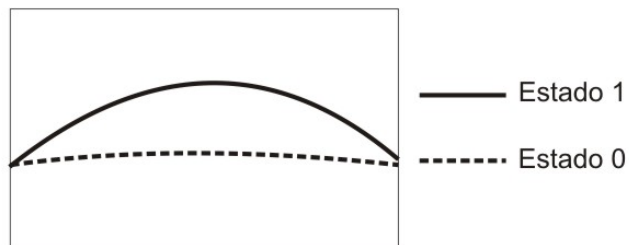
FLMNH encontrado en sala de exposición
Platygonus cumberlandensis

Estado 1

MMP 41 S *Catagonus stenocephalus*



Contorno del dorso craneano



4. Desarrollo de cámaras y senos nasales: 0 = bien desarrollado; 1 = poco desarrollado.

Un importante desarrollo de los senos y cámaras nasales se observan en las especies de géneros tales como *Prosthennops*, *Mylohyus*, *Platygonus* y *Catagonus*.

El gran desarrollo de los senos maxilares, la extensión posterior y dorsal de los senos frontales alcanzando los parietales, el desarrollo de prominentes senos suborbitales proyectados dorsalmente hasta los procesos pterigoideos y posteriormente hasta el nivel de las bulas timpánicas, y por último la extensión posterior de cámaras nasales hasta la caja cerebral, sirven como una eficiente trampa de polvo y reflejan un

sistema olfativo bien desarrollado (véase Guilday *et al.*, 1971; Finch *et al.*, 1972; Wetzel, 1977).

Por su parte, Lundelius (1960) considera que en aquellos especímenes que poseen un arco cigomático extendido lateralmente (**Figura 8**) también alcanzan un importante desarrollo los senos nasales.

5. Flexión basicraneal pronunciada: 0 = ausente; 1 = presente.

El desarrollo de una flexión basicraneal pronunciada se observa en los géneros *Catagonus*, *Platygonus*, *Prosthennops* y *Mylohyus*.

En aquellas especies con flexión basicraneal, la región basioccipital ocupa una posición marcadamente ánterodorsal, y el basiesfenoides, se aproxima a dicha vertical. Esta flexión se calcula midiendo al ángulo que describe la superficie ventral del basiesfenoides respecto a la serie dentaria. Wetzel (1977) proporciona los siguientes valores tomados en las especies vivientes de pecaríes, para explicar el grado de desarrollo de este carácter. Los valores brindados por dicho autor son 65°- 75° para *C. wagneri* y 20° para ambas especies de *Tayassu*.

Guilday *et al.* (1971: 304) asocian esta flexión basicraneal y la posición pósterosuperior de las órbitas (**Figura 12**) en *P. compressus* con una adaptación a la vida en ambientes abiertos. Wetzel (1977: 23) a su vez, considera que el desarrollo de un rostro de gran longitud, sumados a los rasgos considerados por Guilday *et al.*, en *Platygonus* y *Catagonus*, permiten su correlación con una dieta pastadora y ramoneadora.

6. Proceso cigomático: 0 = neumátizado fuertemente expandido lateralmente (marcadamente alejado de los límites de la región facial, semejando "alas"; 1 = levemente expandido lateralmente; 2 = no expandido y prácticamente de posición vertical (cercano a los límites del eje craneal) (**Figura 8**).

Formas norteamericanas del Mioceno, Plioceno y Pleistoceno (*e.g.*, *Prosthennops crassigenis*, *Prosthennops skinneri*, *Mylohyus elmorei*, *Platygonus cumberlandensis*, *Platygonus vetus* y *Catagonus brachydontus*) desarrollaron procesos cigomáticos expandidos lateralmente. El grado de desarrollo de dichos procesos varía

entre las especies mencionadas. Especies del Mioceno tales como *Prosthennops crassigenis*, *Prosthennops skinneri* y *Mylohyus elmorei* presentan procesos muy alejados de los límites de la región facial semejando “alas”, llegando en ciertos casos a pasar de una proyección látero- horizontal a una látero- vertical. Por el contrario, el resto de las especies mencionadas del Plioceno y Pleistoceno, desarrollan procesos cigomáticos extendidos lateralmente pero sin alcanzar el grado de desarrollo y complejidad de las especies más antiguas señaladas anteriormente.

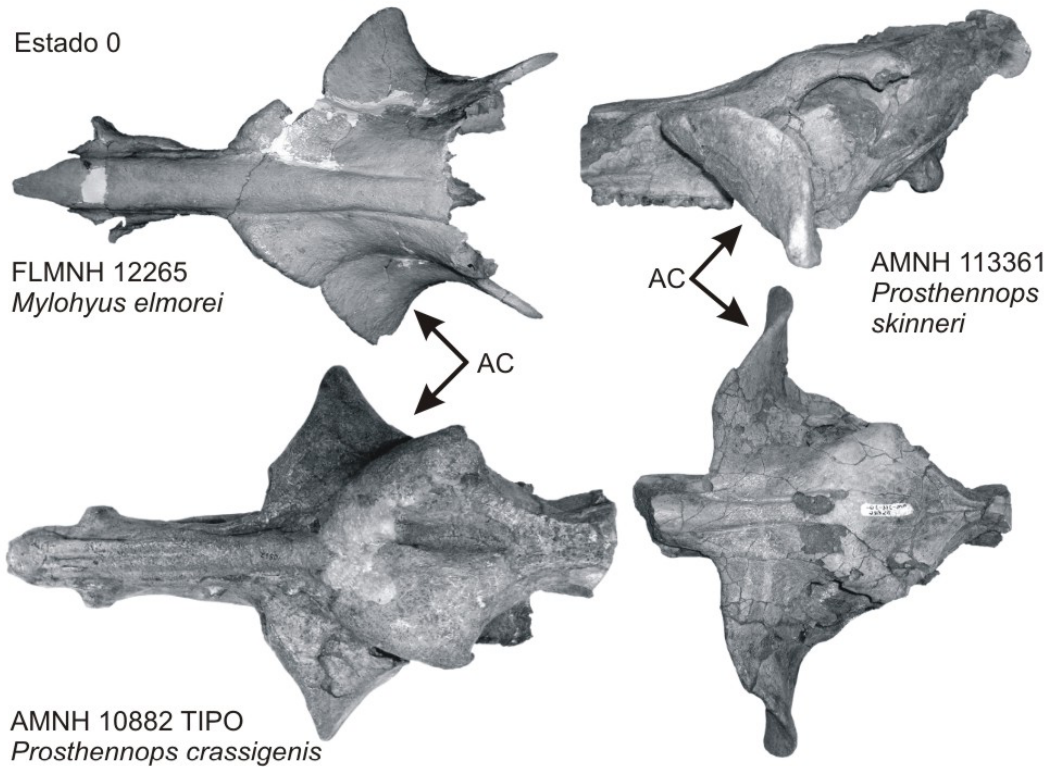
A su vez, durante el Terciario y Cuaternario de América del Norte se registran géneros y especies con procesos cigomáticos no expandidos lateralmente y prácticamente de posición vertical (e.g., *Perchoerus*, *Hesperhys*, *Dyseohyus*, *Mylohyus nasutus*, *Platygonus compressus*).

Ninguna de las especies de tayasúidos de América del Sur (fósiles o actuales) ha desarrollado dichas “alas” cigomáticas, quedando restringidas a aquellas especies del Terciario y Cuaternario de América del Norte.

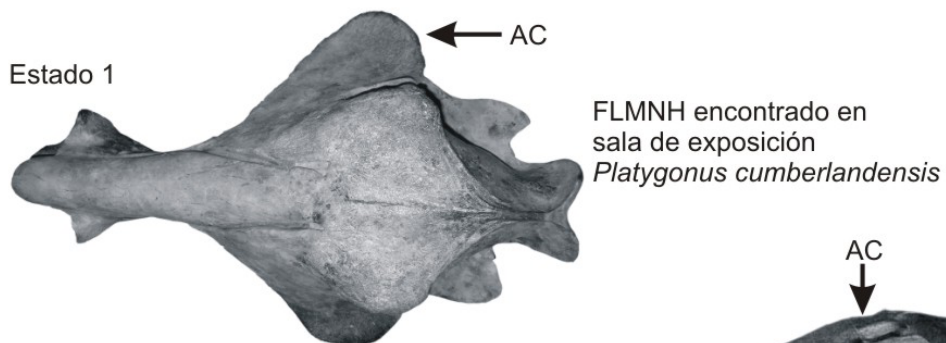
Figura 8

Desarrollo de los arcos cigomáticos (AC)

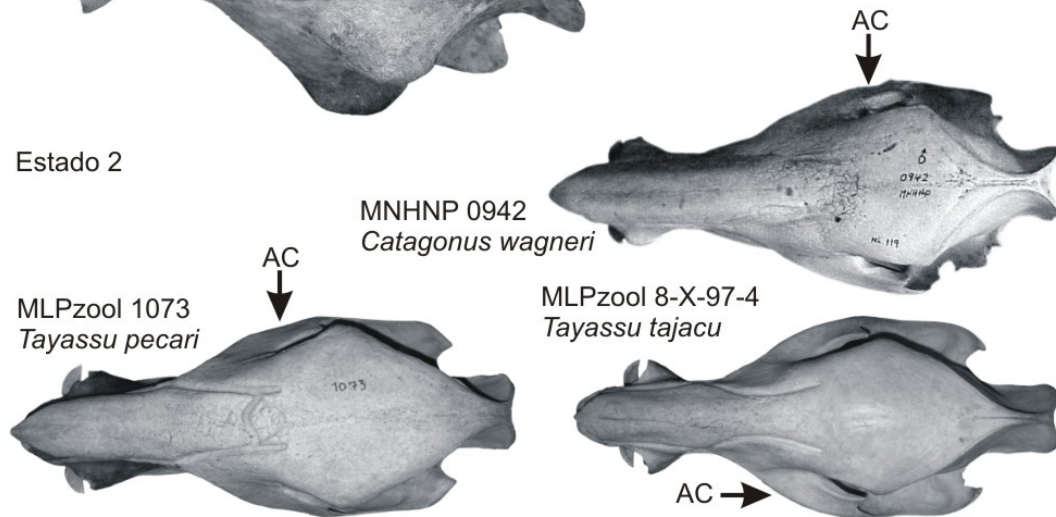
Estado 0



Estado 1



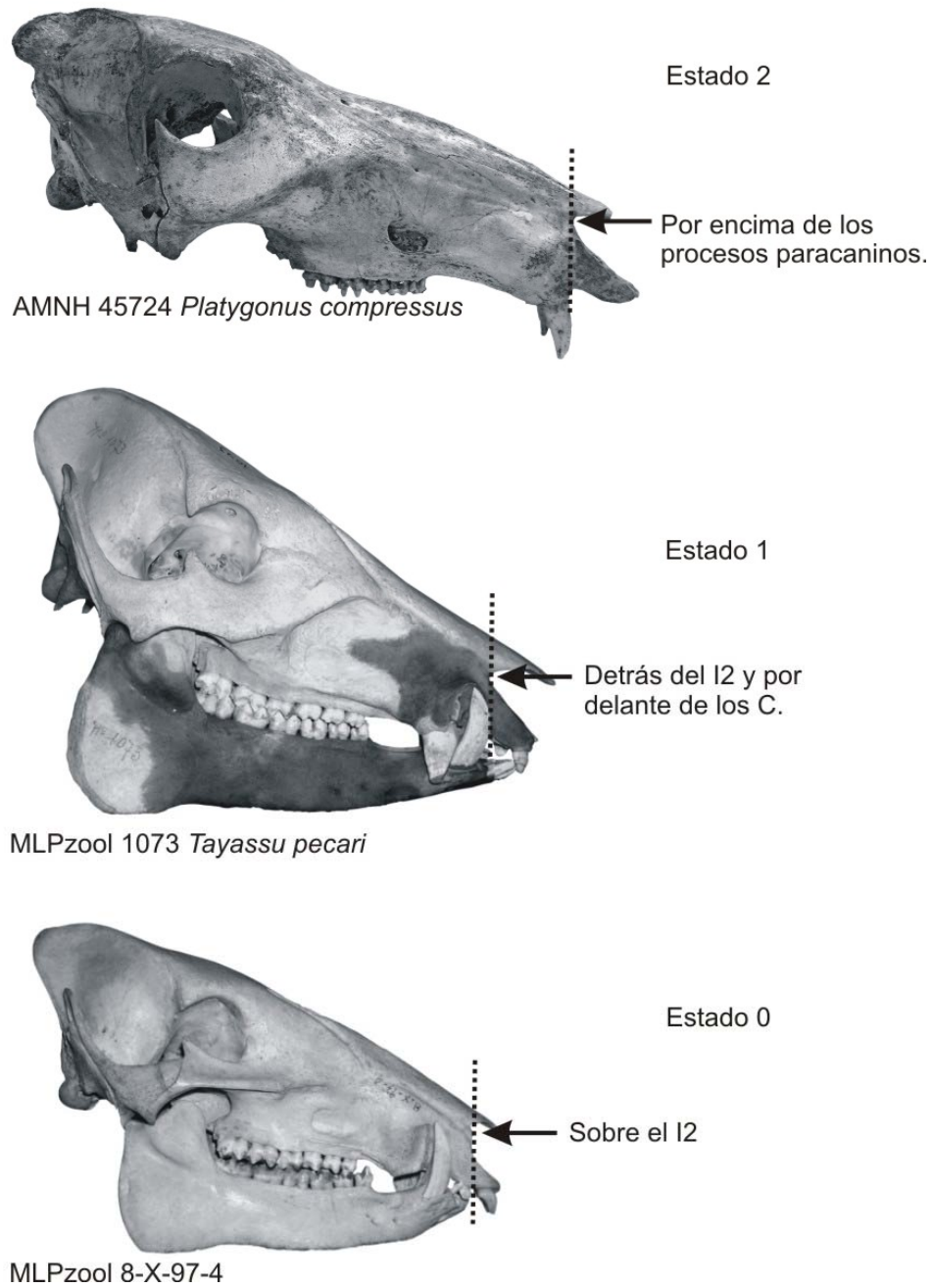
Estado 2



7. Posición de los márgenes laterales posteriores de los nasales: 0 = sobre el I2; 1 = por detrás del I2 y por delante de los caninos; 2 = por encima de los procesos paracanos (Figura 9).

La gran mayoría de los tayasúidos tanto norteamericanos como sudamericanos presentan los márgenes laterales posteriores de los nasales por detrás del I2. La localización extrema más posterior de dichos márgenes se observan en tres especies propias de América del Norte: *Mylohyus elmorei*, *Platygonus cumberlandensis* y *P. compressus*.

Las únicas excepciones corresponden a la especie actual, *Tayassu tajacu* y a un género de los pecaríes más antiguos (*Perchoerus*) cuyo biocrón es del Eoceno tardío al Mioceno temprano de América del Norte (McKenna y Bell, 1997).

Figura 9**Posición de los márgenes laterales posteriores de los nasales**

8. Posición de la cavidad glenoidea respecto al nivel del basioccipital: 0 = por debajo; 1 = por arriba (**Figura 10**).

Según Rusconi (1930: 202-204) la cavidad glenoidea no solamente se ha desplazado hacia delante en los tayasúidos, sino que en algunas especies ese movimiento se habría producido en sentido vertical. Este autor, para observar el

movimiento vertical de la cavidad glenoidea, trazó una línea horizontal, cuyo extremo posterior se encuentra debajo del cóndilo occipital y el correspondiente anterior, coincide con el borde alveolar de los incisivos.

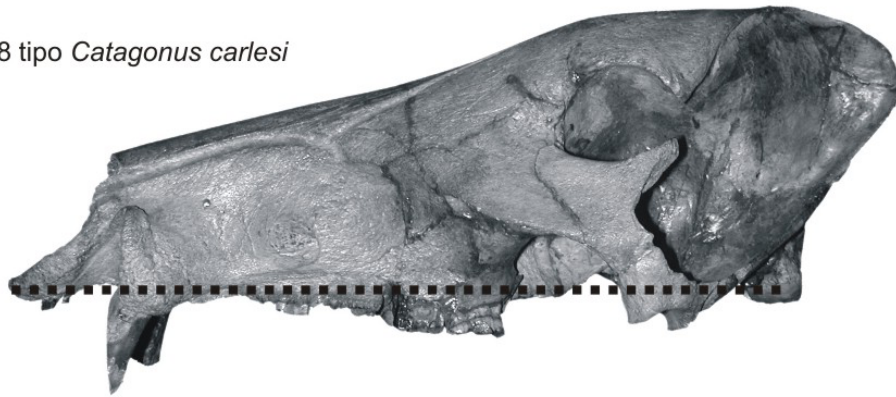
La cavidad glenoidea dispuesta dorsalmente al basioccipital la presenta el súido considerado como “outgroup” (*Sus scrofa*), y únicamente dos de los géneros más antiguos (*Perchoerus* y *Dyseohyus*) entre los tayasúidos. El resto de los tayasúidos poseen la cavidad glenoidea por debajo del nivel del basioccipital.

Figura 10

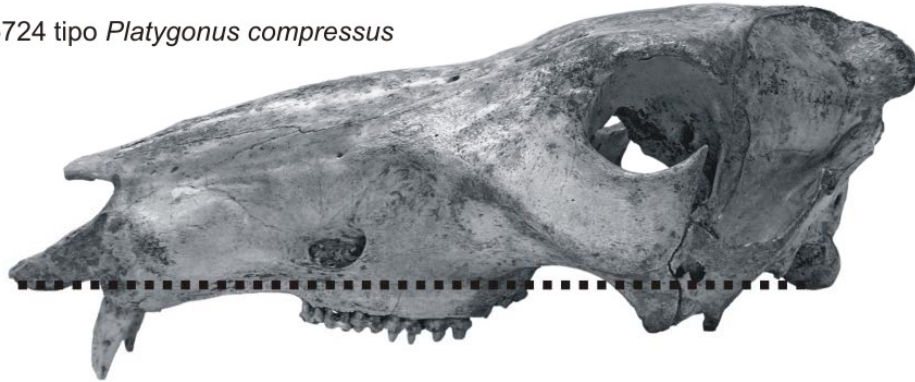
Posición de la cavidad glenoidea respecto al nivel del basioccipital

Estado 0

MACN 1308 tipo *Catagonus carlesi*



AMNH 45724 tipo *Platygonus compressus*



Estado 1

MLPzool 348 *Sus scrofa*



9. Posición del foramen infraorbitario con respecto a la serie dentaria superior: 0 = sobre el PM3; 1 = sobre el PM4- M1 (**Figura 11**).

En general, en los Tayassuidae el foramen infraorbitario se encuentra en posición variable entre el PM3, el PM4 y el M1.

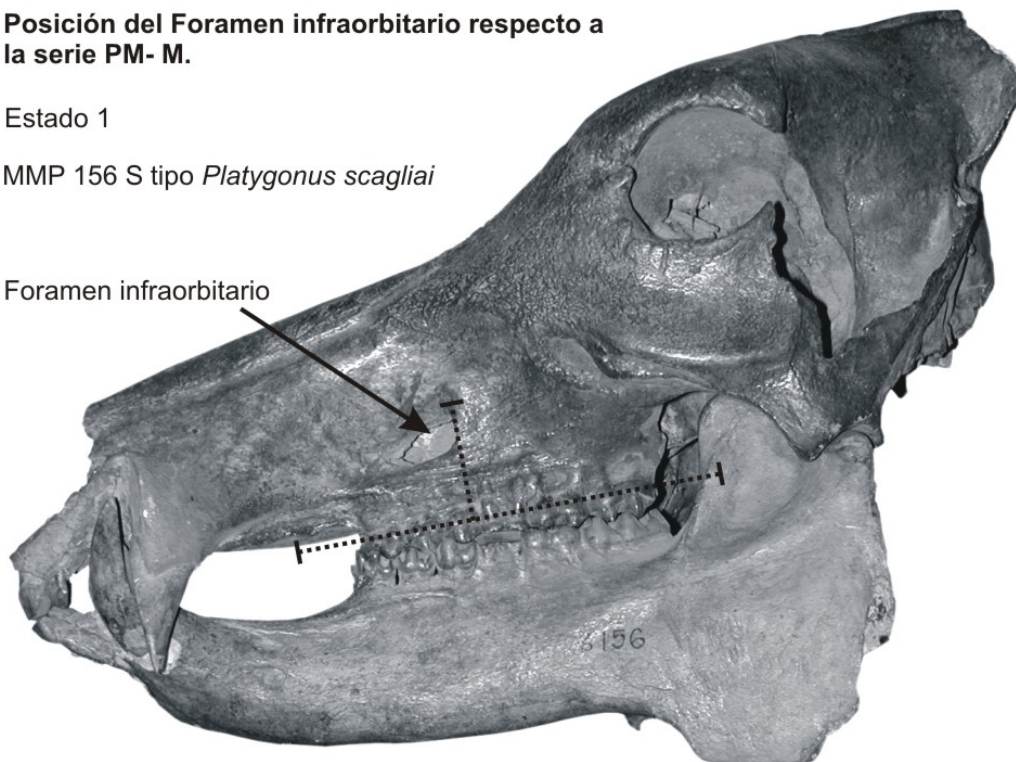
Figura 11

Posición del Foramen infraorbitario respecto a la serie PM- M.

Estado 1

MMP 156 S tipo *Platygonus scagliai*

Foramen infraorbitario



10. Posición del borde anterior de la órbita con respecto al margen posterior del M3: 0 = por delante; 1 = por detrás a una distancia menor al largo de la serie molar; 2 = por detrás a una distancia igual o mayor a la serie molar (**Figura 12**).

A base de lo expresado por Guilday *et al.*, (1971), Wetzel (1977) y Menégaz y Ortiz Jaureguizar (1995) acerca de las modificaciones craneales que acompañan las diferentes adaptaciones dentro de la familia, la ubicación posterior de las órbitas representa uno de los rasgos morfológicos correlacionados con un crecimiento del rostro, y con su capacidad para habitar zonas abiertas y secas.

En las especies del género *Mylohyus* (e.g., *Mylohyus elmorei* y *Mylohyus nasutus*) el borde preorbitario ocupa la posición más posterior entre todos los tayasúidos conocidos.

Mientras que en relación a este carácter, la única particularidad que diferencia a las especies de los géneros *Platygonus*, *Catagonus*, *Prosthennops*, *Dyseohyus* y la especie *Perchoerus rostratus*, con el género *Mylohyus*, radica en que el margen preorbitario se encuentra por detrás del margen posterior del M3, pero tan sólo a una distancia menor que el largo de la serie molar.

Por el contrario, *Tayassu*, *Hesperhys* y la especie *Perchoerus pristinus*, presentan los márgenes anteriores de sus órbitas a nivel del M2 o M3.

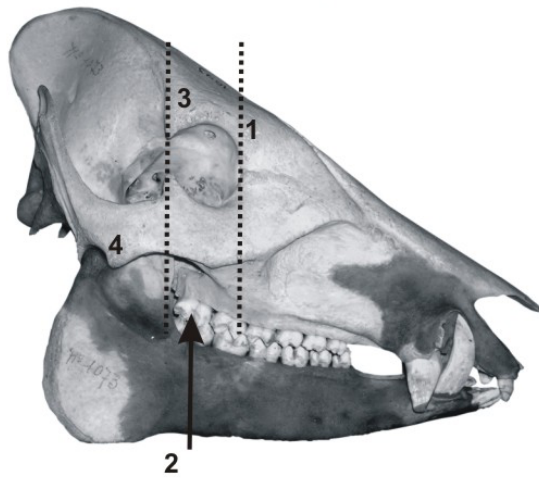
11. Posición de la apófisis infraorbitaria con respecto al proceso preglenoideo: 0 = por delante; 1 = levemente por detrás a casi dorsal; 2 = marcadamente por detrás (**Figura 12**).

Varios autores (e.g., Rusconi, 1930; Wetzel, 1977; Reig, 1981) consideran que este carácter posee valor diagnóstico en la determinación a nivel específico de los tayasúidos.

En aquellos tayasúidos cuyas órbitas están desplazadas hacia atrás en el cráneo, el proceso postorbitario cigomático puede encontrarse por detrás, casi dorsalmente al proceso preglenoideo o ubicarse marcadamente por detrás de dicho proceso. Por el contrario, en aquellos ejemplares que presentan sus órbitas ubicadas de posición más anterior, el proceso postorbitario cigomático se encuentra por delante del proceso preglenoideo.

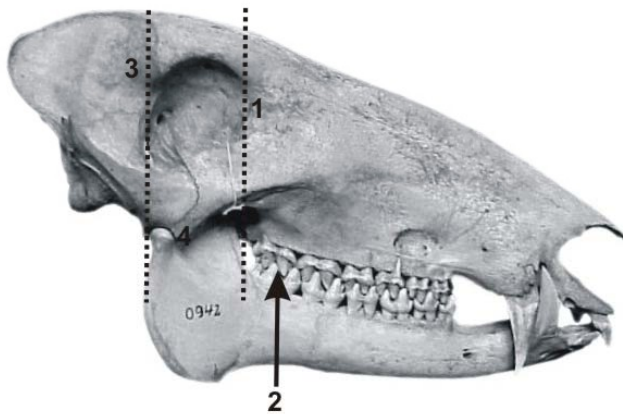
Figura 12

Posición del margen preorbitario respecto al M3 y posición de la apófisis postorbitaria respecto al proceso preglenoideo.



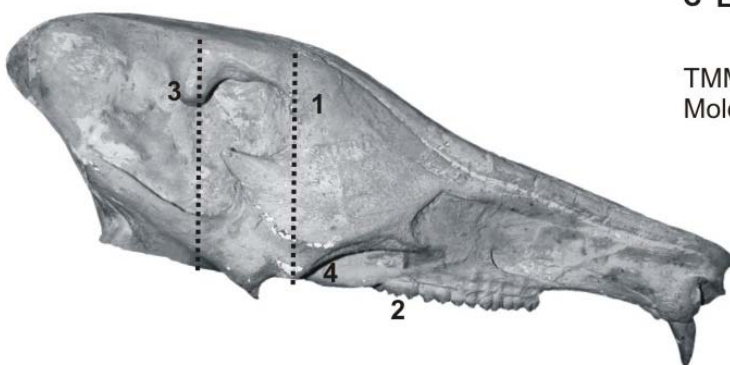
A Estado 0

MLPzool 1073 *Tayassu pecari*



B Estado 1

MNHNP 0942 *Catagonus wagneri*



C Estado 2

TMM 933-3232 *Mylohyus nasutus*
Molde.

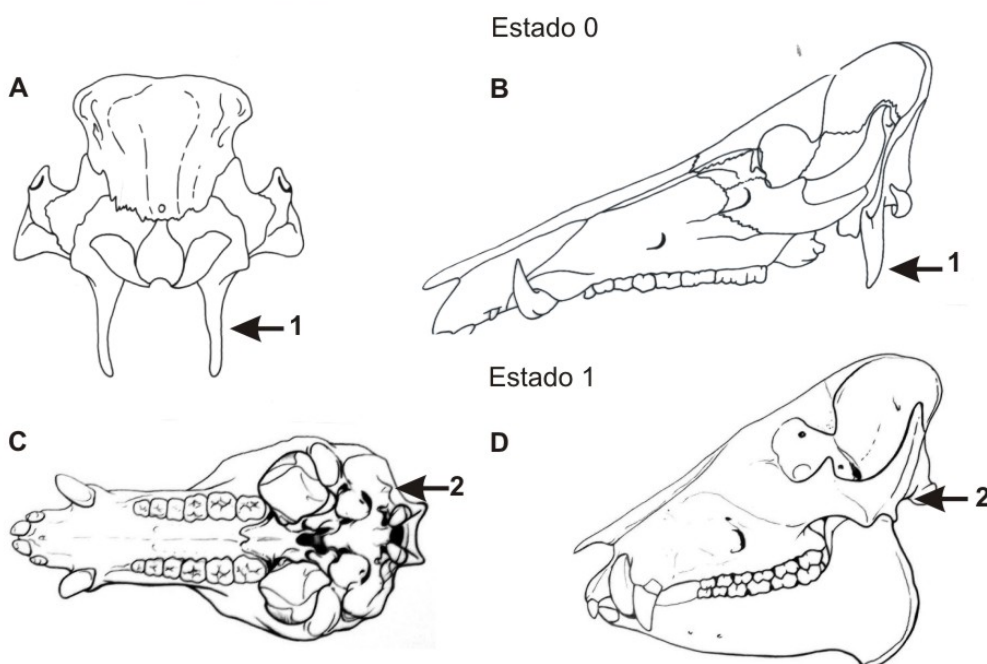
Referencias: 1: margen preorbitario; 2: M3; 3: apófisis postorbitaria; 4: Proceso preglenoideo.
A: estado 0 de los caracteres 11 y 12; **B:** estado 1 de los caracteres 11 y 12; **C:** estado 2 de los caracteres 11 y 12.

12. Procesos paraoccipitales: 0 = bien desarrollados; 1 = poco desarrollados (Figura 13)

La presencia de procesos paraoccipitales bien desarrollados diferencia a los súidos de los tayasúidos. Los procesos paraoccipitales en los súidos están muy desarrollados, llegando a superar el plano palatal. En cambio, en los tayasúidos dichos procesos siempre se encuentran por sobre el plano palatal.

Figura 13

Procesos paraoccipitales



Referencias: **A y B:** Suidae (e.g., *Sus scrofa*); **C y D:** Tayassuidae (e.g., *Tayassu pecari*).
1: procesos paraoccipitales bien desarrollados; **2:** procesos paraoccipitales poco desarrollados.

13. Forma del yugal, cara dorsal látero-externa: 0= cóncavo; 1 = plano; 2 = ligeramente convexa (Figura 14)

La inclusión de este carácter se debe a las siguientes razones: 1- existe una importante cantidad de restos fósiles correspondientes a esta porción craneal; y 2- se observaron rasgos morfológicos y morfométricos relacionados con esta región ósea, útiles en la determinación específica de los pecaríes sudamericanos como así también de los norteamericanos.

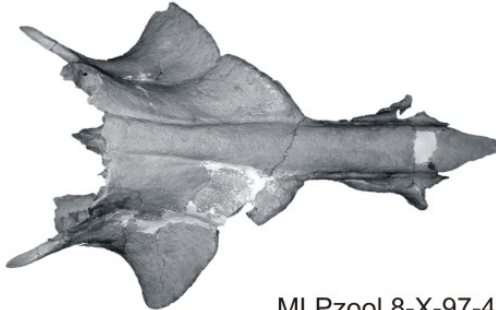
La cara dorsal látero-externa del yugal en los tayasúidos norteamericanos y sudamericanos, varía entre una superficie cóncava a una plana. La variante cóncava está íntimamente relacionada con el desarrollo de procesos cigomáticos expandidos lateralmente, como sucede en las siguientes especies norteamericanas: *Prosthennops crassigenis*, *Mylohyus elmorei*, *Platygonus cumberlandensis*, *Catagonus brachydontus* y *Platygonus vetus*. Las excepciones son la especie viviente americana, *Tayassu tajacu*, y a una de las representantes fósiles en América del Sur del género *Platygonus*, como es el caso de *P. scagliai*. Estas dos especies desarrollan procesos cigomáticos no expandidos y por consiguiente, cercanos al eje craneal, con una superficie látero-externa del yugal cóncava.

Figura 14**Morfología de la superficie dorso- látero- externa del yugal en tayasuídos.**

Distintos tipos morfológicos que indican un yugal cóncavo. Estado 0.

FLMNH 12265 *Mylohyus elmorei*

FLMNH encontrado en sala de exposición
Platygonus cumberlandensis



MLPzool 8-X-97-4 *Tayassu tajacu*



Distintos tipos morfológicos que señalan un yugal plano. Estado 1.

MLPzool 1073 *Tayassu pecari*



MACN 1308 tipo *Catagonus carlesi*



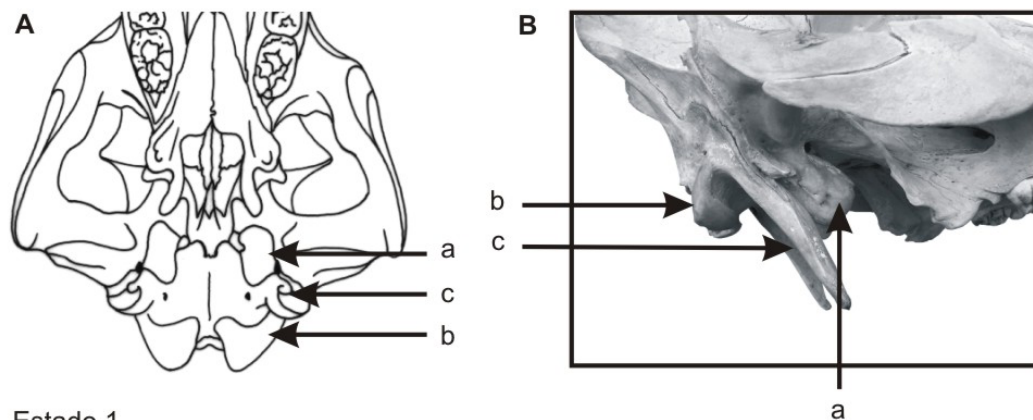
14. Bula timpánica: 0 = alargada, comprimida lateralmente, con 3/4 partes de su longitud libre; 1 = de aspecto cordiforme (**Figura 15**).

Los estados de este carácter separan a los súidos (estado 0) de los tayasúidos (estado 1).

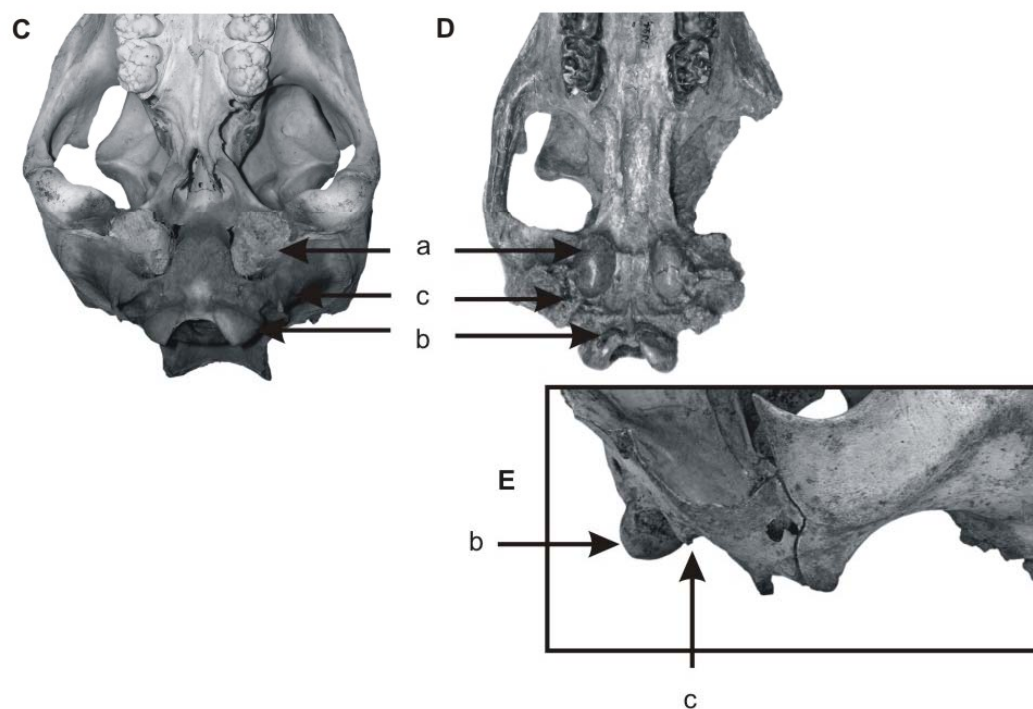
Figura 15

Conformación de la bula timpánica

Estado 0



Estado 1



Referencias: **A:** dibujo del paladar posterior y base del cráneo de un súido (e.g., *Sus scrofa*); **B:** vista lateral de porción posterior del cráneo de un súido (e.g., *Sus scrofa* MLPzool 348); **C:** vista del paladar posterior y base del cráneo de un tayasúido vivo (e.g., *Tayassu pecari* MLPzool 1073); **D:** vista del paladar posterior y base del cráneo de un tayasúido fósil (e.g., *Perchoerus pristinus* AMNH 7394); **E:** vista lateral de porción posterior del cráneo de un tayasúido (e.g., *Platygonus compressus* AMNH 47724 tipo). **a:** bula timpánica; **b:** cóndilos occipitales; **c:** procesos paraoccipitales.

15. Desarrollo procesos glenoideos: 0 = ausencia de procesos; 1 = proceso postglenoideo únicamente desarrollado; 2 = procesos pre y postglenoideos desarrollados (**Figura 16**).

Este desarrollo diferencial de los procesos glenoideos delimita tres grandes grupos bien definidos: uno de los grupos comprende aquellos con una total ausencia de procesos glenoideos (*e.g.*, *Sus scrofa*), otro grupo con aquellos que desarrollan únicamente el proceso postglenoideo como sucede con los tayasúidos más antiguos (*e.g.*, *Perchoerus*, *Hesperys* y *Dyseohyus*), y por último el grupo más numeroso, que comprende los tayasúidos con ambos procesos desarrollados (*e.g.*, *Prosthennops*, *Mylohyus*, *Platygonus*, *Catagonus* y *Tayassu*).

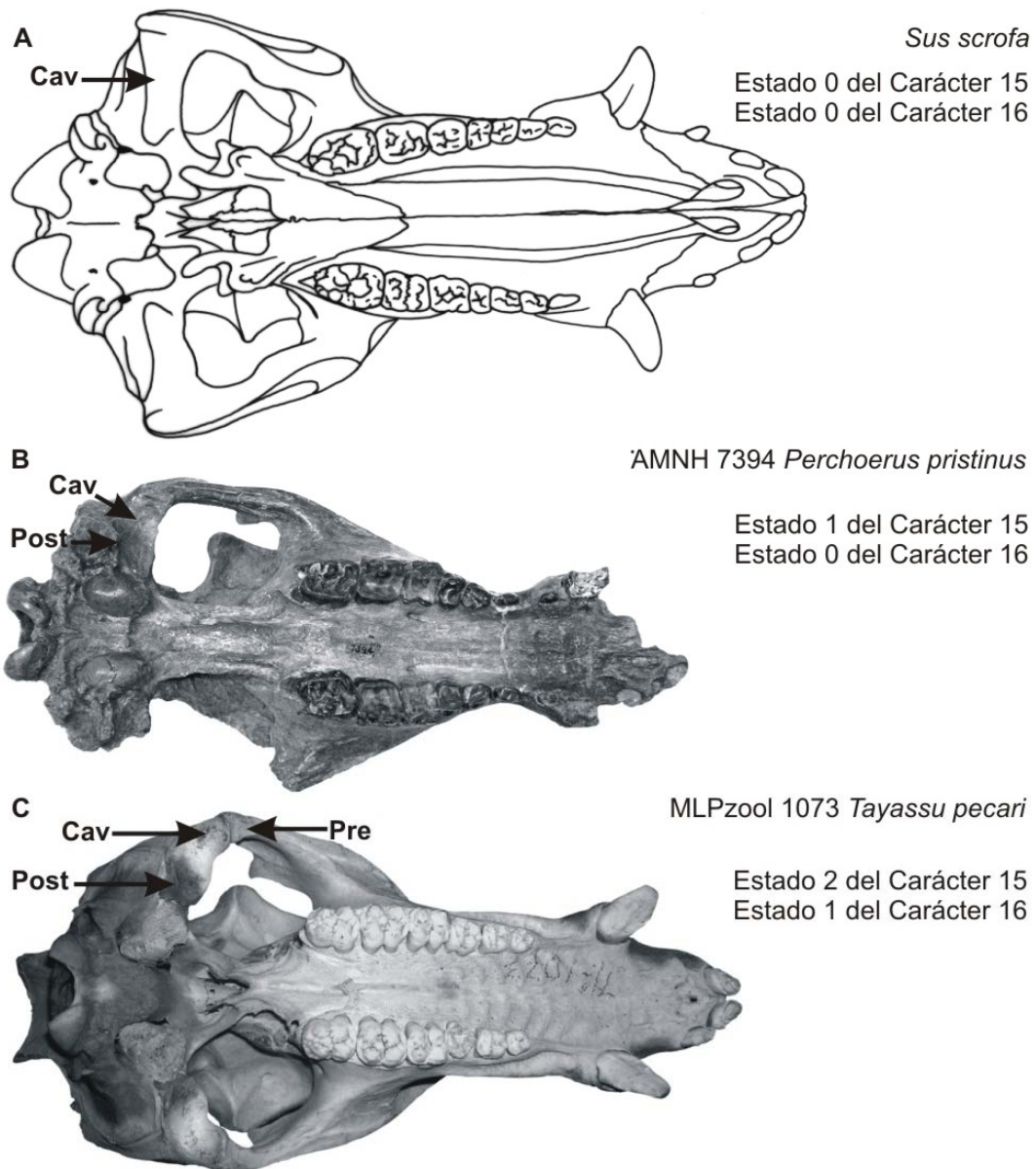
16. Cavidad glenoidea respecto a serie dentaria: 0 = perpendicular a la serie dentaria; 1 = oblicua (**Figura 16**).

La inclinación de la cavidad glenoidea varía entre los súidos y tayasúidos. En *Sus scrofa*, la cavidad glenoidea se dispone perpendicularmente respecto a la serie dentaria.

El único pecarí que posee la misma inclinación que los súidos corresponde al género *Perchoerus* que representa el registro más antiguo de un tayasúido en América del Norte (Eoceno tardío- Mioceno temprano) (véase McKenna y Bell, 1997).

Figura 16

Desarrollo de procesos glenoideos y orientación de la cavidad glenoidea respecto a la serie dentaria.



Referencias: **A:** Cavidad glenoidea sin procesos y dispuesta perpendicularmente a la serie dentaria; **B:** Cavidad glenoidea con proceso postglenoideo y orientada de manera perpendicular respecto a la serie dentaria; **C:** Cavidad glenoidea con procesos pre y postglenoideos y orientada de manera oblicua respecto a la serie dentaria. **Cav:** cavidad glenoidea; **Pre:** proceso preglenoideo; **Post:** proceso postglenoideo.

17. Ensanchamiento de la caja craneana: 0 = ausente; 1 = presente.

Numerosos autores consideraron el tamaño de la caja craneana como carácter distintivo a nivel genérico (Rusconi, 1930; Reig, 1952; Menégaz y Ortiz Jaureguizar, 1995, entre otros). Sin embargo, en ninguno de los casos se hizo mención sobre la manera de distinguir una caja craneana ensanchada de una no ensanchada. Por tal motivo, en la presente Tesis, se establece por primera vez una estimación cuantitativa del carácter. La fórmula sale de la relación entre el ancho de la caja craneana (carácter 7, **ver Inciso III.1.4.a**) y el ancho del paladar (carácter 11, **ver Inciso III.1.4.a**). Si dicha relación supera el valor de 3, implica una caja craneana ensanchada, mientras que una caja craneana no ensanchada corresponde a valores menores a 3.

18. Forma transversal de la abertura del foramen infraorbitario: 0 = ovoide; 1 = óvalo; 2 = con forma de ranura.

Según Wetzel (1977: 22), este es un carácter distintivo para reconocer las tres especies vivientes de Tayassuidae.

19. Forma de la abertura nasal: 0 = acuminada; 1 = amplia (**Figura 17**).

Una abertura nasal acuminada se encuentra en la casi totalidad de los tayasúidos fósiles, y en una sola especie viviente (*Tayassu pecari*). Las excepciones son las siguientes: *Catagonus carlesi* y *Catagonus stenocephalus*, entre los fósiles, y *Catagonus wagneri* y *Tayassu tajacu* entre las actuales.

Figura 17**Forma de la abertura nasal**

Estado 0

Estado 1

MLPzool 1073 *Tayassu pecari*MNHNP 0942 *Catagonus wagneri*

20. Forámenes premaxilares: 0 = Bien desarrollados; 1 = Poco desarrollados (**Figura 18**).

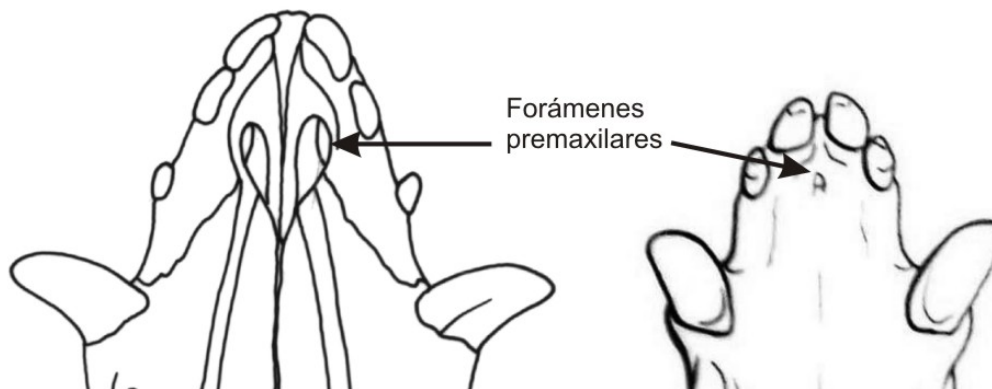
El grado de desarrollo de los forámenes premaxilares difiere entre los Tayassuidae y Suidae estudiados. En los súidos, resulta notoria la presencia de forámenes largos ubicados en el paladar óseo, abarcando los huesos premaxilar y maxilar. Por el contrario, en los tayasúidos estos forámenes están muy reducidos, conformando pequeños orificios en el paladar óseo y ubicados únicamente en el hueso premaxilar.

Figura 18**Grado de desarrollo de los forámenes premaxilares**

Estado 0

Suidae (e.g., *Sus scrofa*)

Estado 1

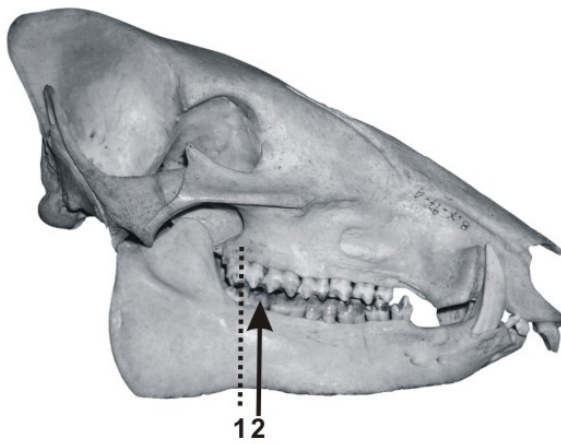
Tayassuidae (e.g., *Tayassu pecari*)**a.3- Caracteres mandibulares considerados**

21. Nacimiento de la porción anterior de la rama vertical mandibular: 0 = por la mitad del m3; 1 = por detrás del m3 (**Figura 19**).

En la mayoría de las especies de la familia Tayassuidae la rama vertical mandibular se “eleva” por detrás del m3. Las excepciones corresponden a las especies de los géneros *Tayassu*, *Prosthennops*, *Dyseohyus* y *Hesperhys*.

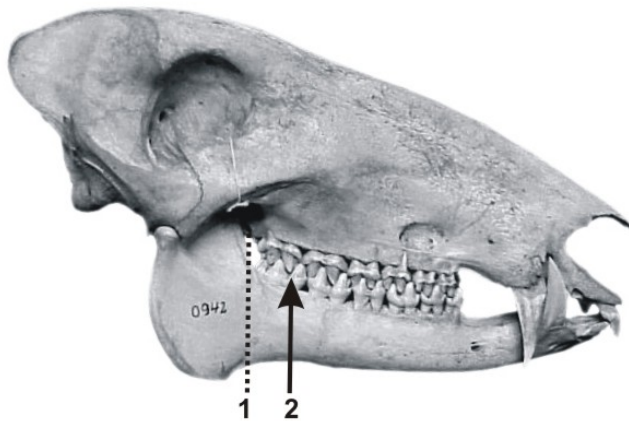
Figura 19

Nacimiento de la porción anterior de la rama vertical mandibular.



A Estado 0

MLPzool 8-X-97-4 *Tayassu tajacu*



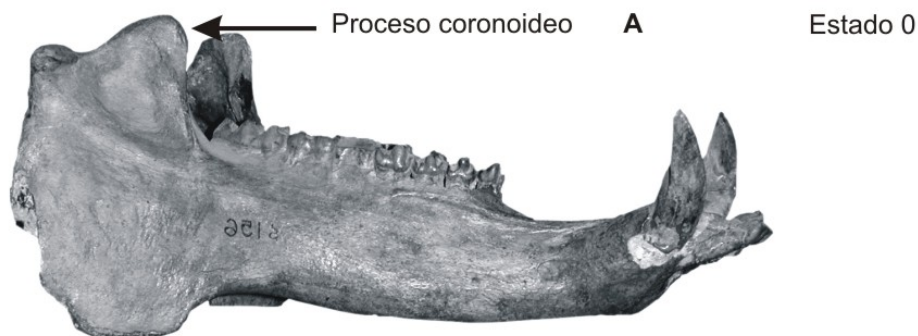
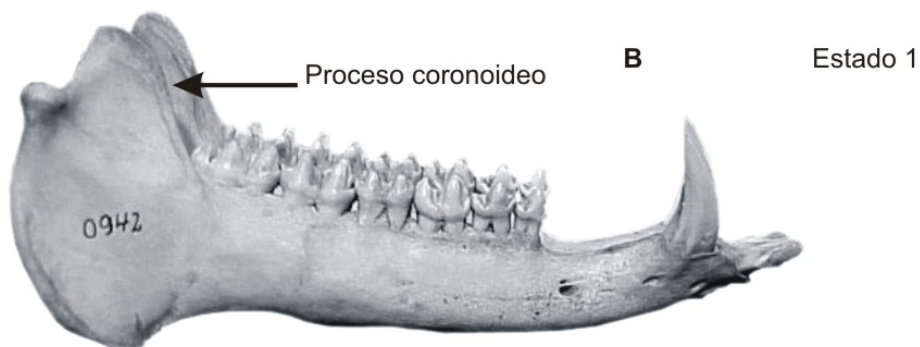
B Estado 1

MNHNP 0942 *Catagonus wagneri*

Referencias: 1: nacimiento de la porción anterior de la rama vertical mandibular; 2: m3. **A:** estado 0; **B:** estado 1.

22. Posición del proceso coronoideo: 0 = hacia delante; 1 = hacia arriba y atrás (**Figura 20**).

La única especie de Tayassuidae (entre las consideradas en este análisis filogenético) que posee un proceso coronoideo inclinado hacia delante, es *Platygonus scagliai* (Reig, 1952).

Figura 20**Posición del proceso coronoideo**MMP 156 S tipo *Platygonus scagliai*MNHNP 0942 *Catagonus wagneri*

Referencias: **A:** proceso coronoideo dirigido hacia delante; **B:** proceso coronoideo dirigido hacia atrás.

23. Proceso angular proyectado lateralmente: 0 = ausente; 1 = presente (Figura 21).

El proceso angular de la mandíbula brinda una superficie de inserción al músculo masetero lateral profundo (véase Wetzel, 1977; Menégaz y Ortiz Jaureguizar, 1995). Cuanto mayor sea la expansión lateral de este proceso mayor será el grado de desarrollo de este músculo.

Las especies de *Platygonus* conjuntamente con algunas especies de *Prosthennops* y *Mylohyus*, son las que ofrecen mayor superficie de inserción para este músculo masticatorio en la familia. El grado de desarrollo de esta proyección lateral del

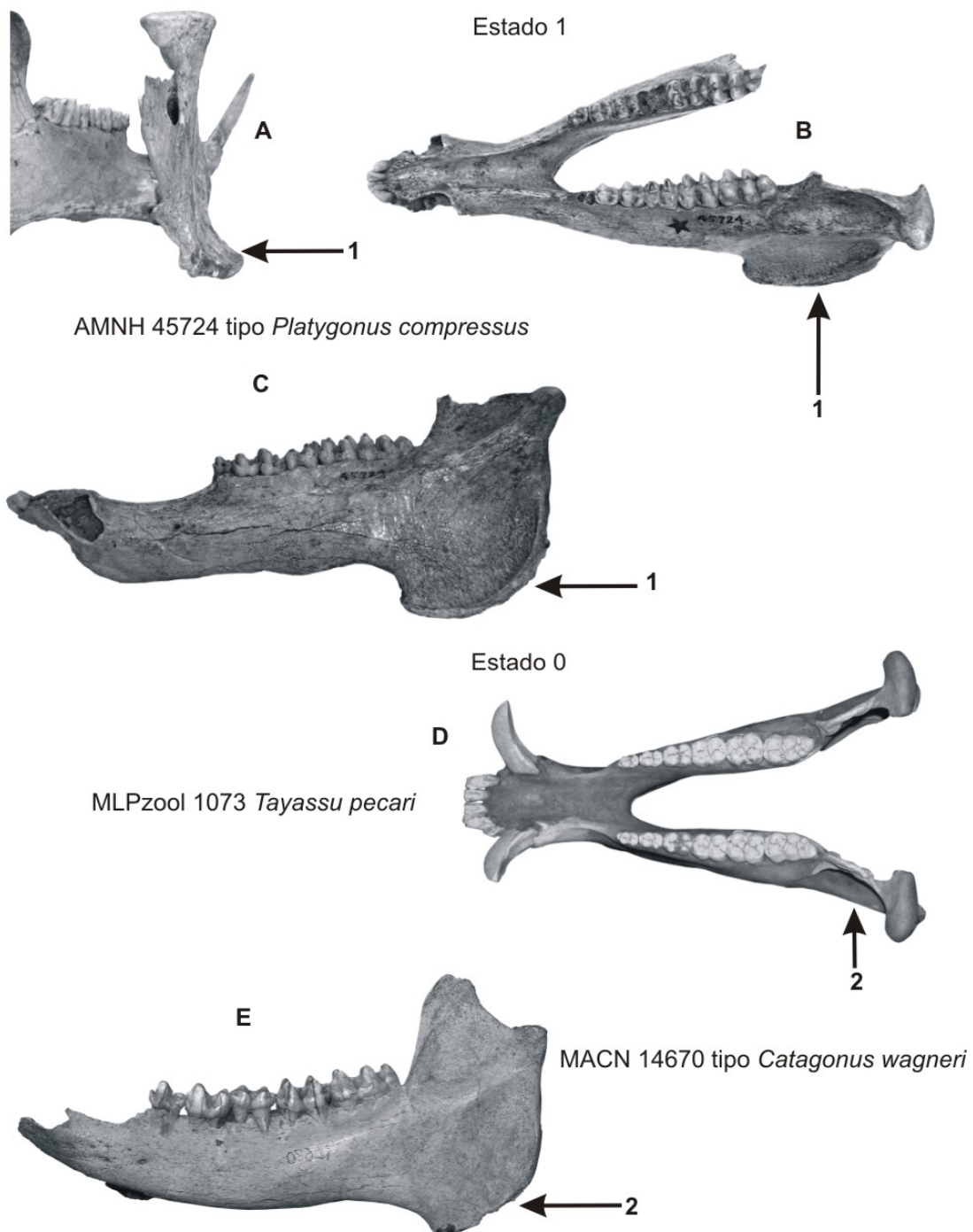
proceso angular varía entre los integrantes de estos géneros, como así también a lo largo del tiempo (véase Wetzel, 1977: 24).

La especie *Catagonus stenocephalus* posee un reborde óseo en el extremo posterior de su rama vertical con una muy leve tendencia lateral, sin ser considerada como una proyección lateral típica, como la que se observa, por ejemplo, en *Platygonus compressus*.

En cambio, hay pecaríes, tanto norteamericanos como sudamericanos, en los cuales el proceso angular no está proyectado lateralmente (*e.g.*, *Perchoerus pristinus*, *Hesperhys*, *Dyseohyus stirtoni*, *Mylohyus nasutus*, *Tayassu pecari*, *Tayassu tajacu*, *Catagonus wagneri*).

Figura 21

Proceso angular de la rama vertical mandibular.



Referencias: A, B y C mandíbula de AMNH 45724 tipo *Platygonus compressus*; D MLPzool 1073 *Tayassu pecari*; E MACN 14670 tipo *Catagonus wagneri*.
 A: vista posterior; B y D: vista dorsal; C y E: vista lateral.
 1: proceso angular proyectado lateralmente; 2: no proyectado lateralmente.

24. Posición del cóndilo mandibular con respecto al borde posterior de la mandíbula: 0 = por delante; 1 = por detrás (**Figura 22**).

En las tres especies vivientes y en *Catagonus stenocephalus* el margen posterior de la rama mandibular indica el punto óseo más extremo, a diferencia de lo que sucede en las especies norteamericanas de *Platygonus*, *Prosthennops*, y algunos *Mylohyus*. En las formas sudamericanas, existen especies de *Platygonus* con el punto óseo más posterior representado por el cóndilo (*P. kraglievich* y *P. marplatensis*) y otras las que dicho punto está representado por la propia rama mandibular (*P. scagliai* y *P. chapadmalensis*).

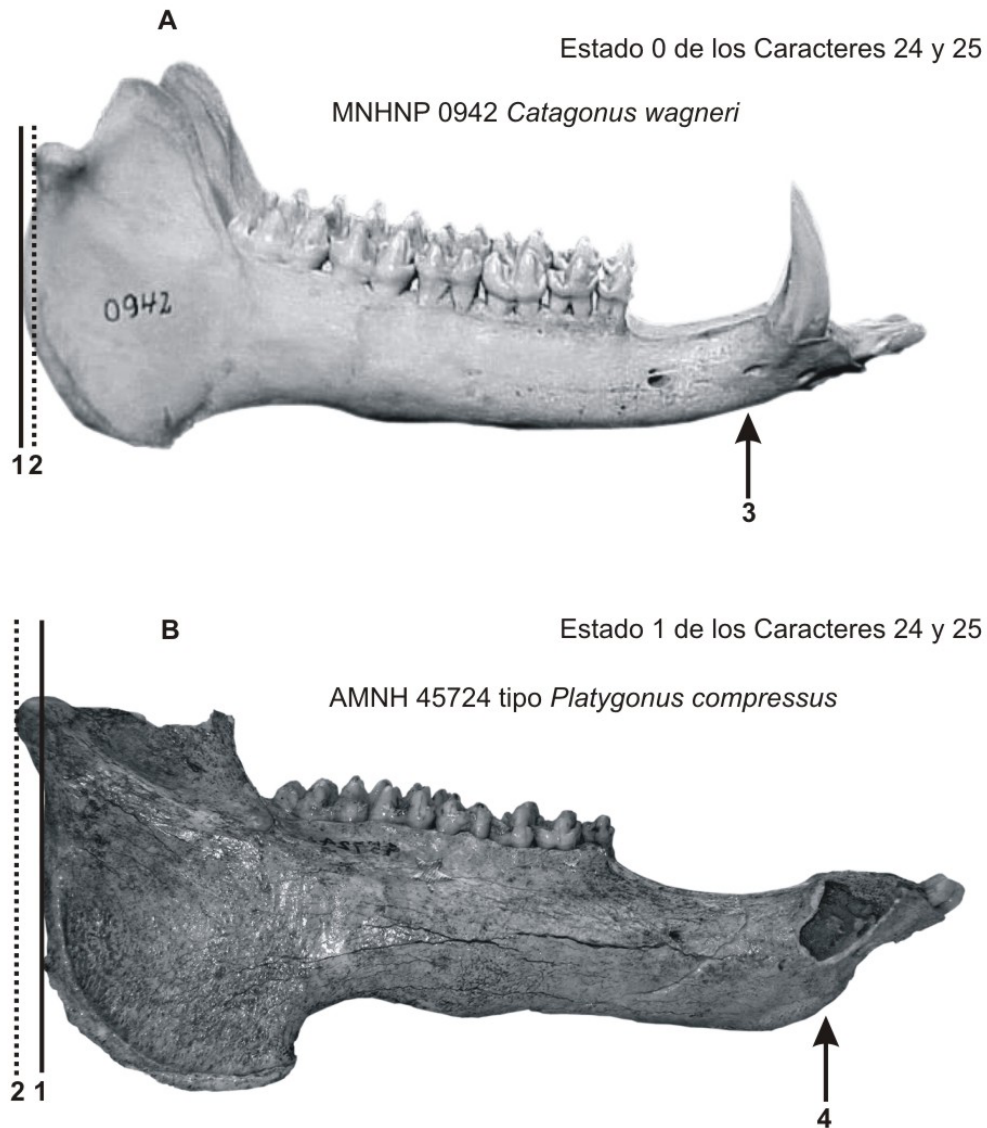
Especies miocénicas de América del Norte (*Hesperhys* y *Dysehoyus stirtoni*), comparten el mismo punto óseo posterior de la mandíbula que las especies actuales de pecaríes.

25. Desarrollo de quilla en la sínfisis mandibular: 0 = ausente; 1 = presente (**Figura 22**).

La presencia de una quilla en la sínfisis mandibular es exclusiva de *Platygonus*, alcanzando las especies del género distinto grado de desarrollo. Entre las especies norteamericanas y sudamericanas de *Platygonus*, el mayor grado de desarrollo de este carácter se ha observado en la especie norteamericana *Platygonus compressus* (Pleistoceno medio-tardío).

Figura 22

Posición del cóndilo mandibular respecto al borde posterior mandibular y desarrollo de quilla en la sínfisis mandibular.



Referencias: **A:** cóndilo mandibular por delante de margen posterior de rama vertical y ausencia de quilla en la sínfisis mandibular; **B:** cóndilo mandibular por detrás de margen posterior de rama vertical y presencia de quilla en la sínfisis mandibular. **1:** línea continua indicando posición de rama vertical mandibular; **2:** línea de puntos señalando posición de cóndilo mandibular; **3:** ausencia de quilla mandibular; **4:** desarrollo de quilla mandibular.

26. Diastema postcanino: 0 = extremadamente largo; 1 = largo; 2 = corto; 3 = extremadamente corto (**Figura 23**).

Este carácter se aplica tanto al diastema superior como al inferior.

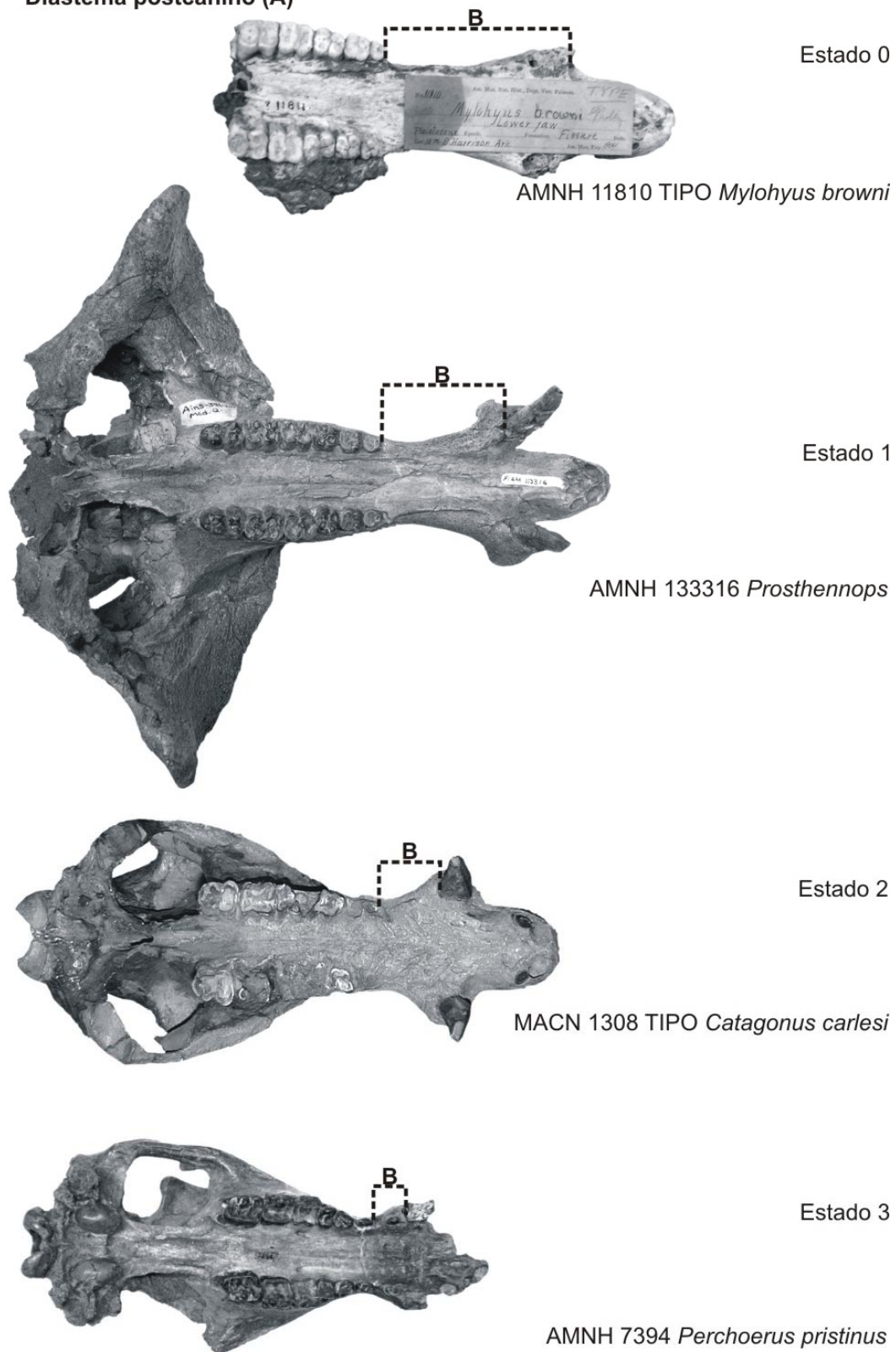
Numerosos investigadores que estudiaron a los pecaríes sudamericanos (*e.g.*, Rusconi, 1930; Wetzel, 1977, **ver Inciso II.2**), consideraron los siguientes estados para el carácter longitud del diastema postcanino: largo (mayor a la longitud de la serie premolar) y corto (menor a la longitud de dicha serie).

Por el contrario, Wright (1989, 1998) en su estudio sobre las relaciones filogenéticas de *Catagonus wagneri* y en su posterior revisión de los Tayassuidae norteamericanos, relaciona el diastema postcanino con la longitud total de la serie pré-molo-molar. Los estados considerados por dicho autor son los siguientes: muy corto (menor al 25% de la longitud de la serie pré-molo-molar) y largo (mayor a 50% del largo de la serie pré-molo-molar).

Durante el desarrollo de la Tesis se observó una mayor variabilidad morfológica en relación a la longitud del diastema que lo previamente asumido. Por consiguiente, para reflejar más acabadamente la variabilidad observada, se consideraron los siguientes estados del carácter: un diastema postcanino cuya longitud resulta mayor al 80% del largo de la serie pré-molo-molar se considera extremadamente largo (*e.g.*, *Mylohyus*); un diastema mayor al 50% es considerado largo (*e.g.*, *Platygonus* (excepto *P. kraglievichi*), *Prosthennops*, *Catagonus brachyodontus*); mayor al 30% es corto (*e.g.*, *Dyseohyus stirtoni*, *Platygonus kraglievichi*, *Catagonus wagneri*, *C. bonaerensis*, *C. carlesi*, *C. stenocephalus*, *Tayassu pecari* y *T. tajacu*); menor al 30% es extremadamente corto (*e.g.*, *Hesperhys pinensis*, *Perchoerus pristinus*, *P. rostratus*, *P. probus*, *Sus scrofa*).

Figura 23

Diastema postcanino (A)



27. Contorno del proceso coronoideo libre: 0 = forma de gancho; 1 = redondeado (Figura 24).

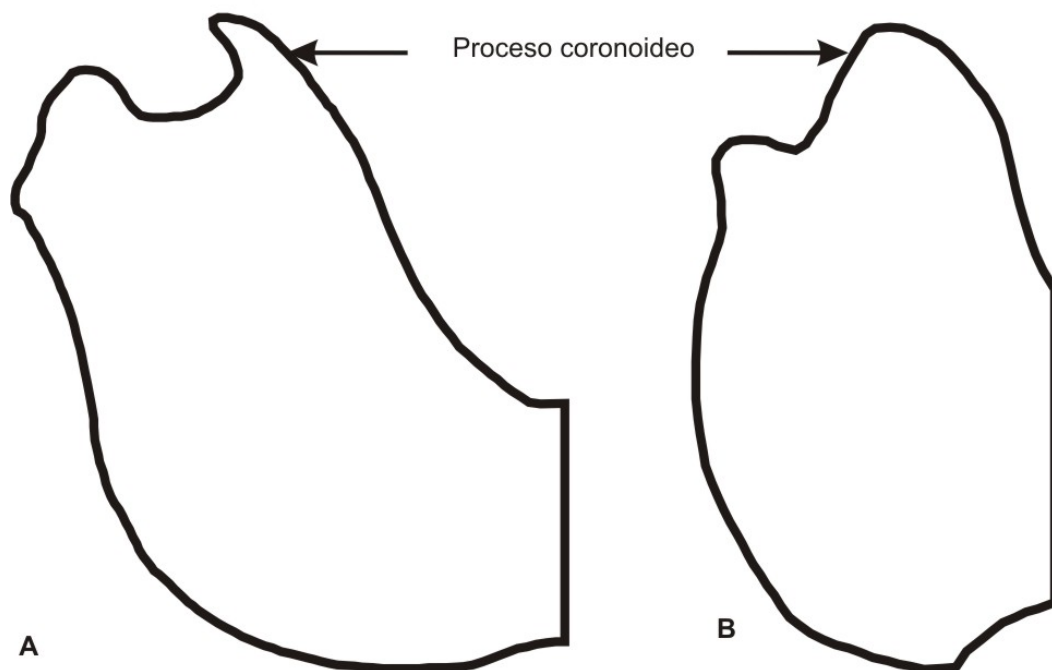
En el súido *Sus scrofa*, es característico un proceso coronoideo con forma de gancho cuyo vértice se dirige hacia atrás. En cambio, en todos los tayasúidos el proceso coronoideo presenta un contorno redondeado.

Figura 24

Contorno del proceso coronoideo

Estado 0

Estado 1



Referencias: Contornos de rama mandibular vertical. **A:** proceso coronoideo con forma de gancho (e.g., *Sus scrofa*); **B:** proceso coronoideo redondeado (e.g., Tayassuidae).

a.4- Caracteres dentarios

La morfología dental y la problemática de la variabilidad intraespecífica en los tayasúidos sudamericanos no ha sido por lo general abordada, salvo en algunas pocas contribuciones (Rusconi, 1930; Woodburne, 1968; Wetzel, 1977; Gasparini *et al.*, 2002;

Gasparini y Zurita, 2005) y mucho menos utilizada en análisis filogenéticos. A su vez, los autores que investigaron el grupo de los tayasúidos norteamericanos y sudamericanos, no han seguido una nomenclatura particular para los accidentes dentarios, como es el caso de las cúspides accesorias.

Los investigadores muestran una gran subjetividad al momento de ponderar las diferencias y las similitudes entre dos morfos, y la determinación de si estos corresponden a dos especies o a una única especie polimórfica (véase Gelfo, 2006). Este problema no solo es de grado para el caso de los caracteres continuos, sino también en los discretos tales como presencia/ ausencia (*e.g.*, Rusconi, 1930; Kraglievich, 1959; Reig, 1981). Existen casos en donde se observan variaciones morfológicas en elementos dentarios, diferencias tales como las halladas en el número de sus cúspides, en las magnitudes dentarias o en el grado de lofodontismo, justificarían una separación a nivel de especie si existieran en dos especímenes. En efecto, este problema se encuentra asociado al concepto de especie en paleontología (véase Pascual, 1995) donde la naturaleza fragmentaria del registro fósil determina que muchas veces sea interpretado como discreto un carácter que corresponde en realidad a los extremos de variabilidad de un carácter continuo (véase Gelfo, 2006).

En los escasísimos análisis filogenéticos precedentes, y que a su vez incluyen parcialmente a los tayasúidos sudamericanos (*e.g.*, Wright, 1998), como así también en las revisiones taxonómicas (*e.g.*, Rusconi, 1930, 1952; Mones, 1986, **ver Inciso II.2**) los autores han optado por el aumento del número de taxones en contra de la ponderación de la variabilidad intraespecífica. En otros casos se consideraron como diferentes taxones, elementos dentales que correspondían en realidad a dientes de diferente ubicación dentro de una misma serie dental, o a la dentición superior e inferior de un mismo taxón (*e.g.*, Rusconi, 1952).

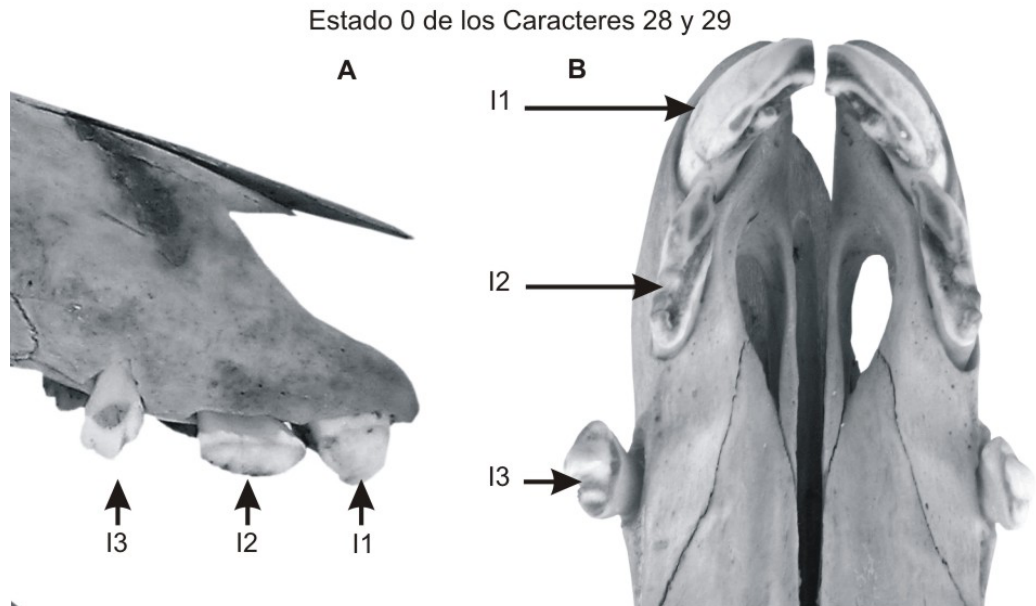
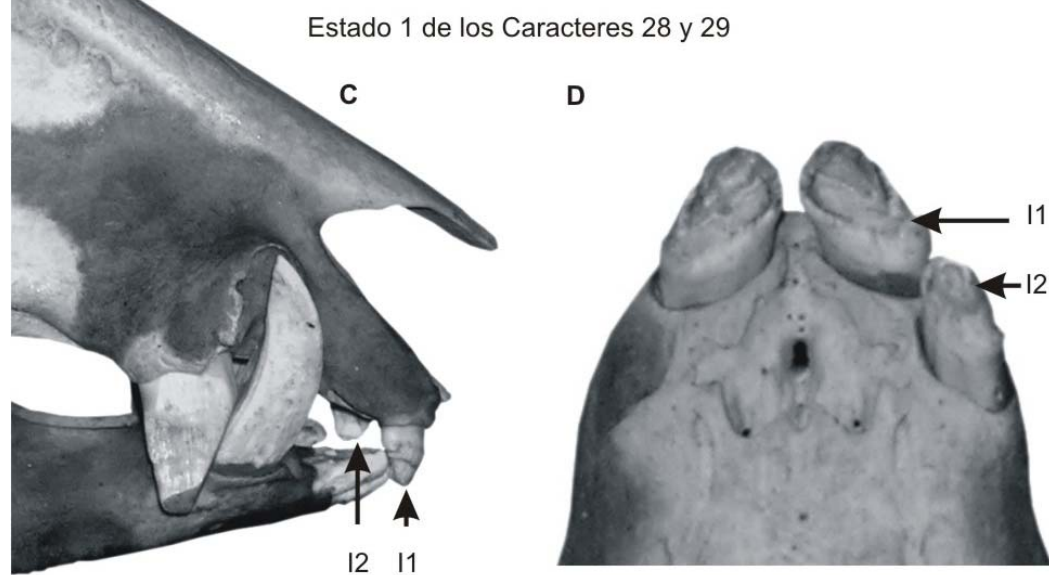
En ciertos morfos aquí estudiados existe variabilidad que no considero suficiente para sustentar la distinción en géneros y/o especies distintas (**ver Capítulo V**). En estos casos, los caracteres han sido ingresados en la matriz como polimórficos, de modo de incorporar la mayor cantidad de información posible y a fin de que la misma no quede diluida en la sinonimia.

28. I1: 0 = marcadamente curvos, cara ántero-labial redondeada y lingual cóncava; 1 = cara anterior redondeada y lingual casi plana (**Figura 25**).

La configuración coronaria del I1 separa claramente a la especie *Sus scrofa* (marcadamente curvos, cara ántero-labial redondeada) de las especies de Tayassuidae norteamericanas y sudamericanas (cara anterior redondeada y lingual casi plana).

29. I2: 0 = comprimido lateralmente, muy largo, amplia superficie cortante; 1 = espatulado, pequeño, con superficies cortantes reducidas (**Figura 25**).

La forma, tamaño y contorno del I2 son totalmente distintos al comparar suideos con tayasúidos. En los súidos el I2 presenta un largo marcadamente mayor que el ancho, ofreciendo una mayor superficie cortante. En cambio, en los tayasúidos el I2 es pequeño, espatulado y por consiguiente con superficies cortantes reducidas.

Figura 25**Configuración coronaria de los Incisivos superiores 1 y 2.**Suidae (e.g., *Sus scrofa* MLPzool 348).Tayassuidae (e.g., *Tayassu pecari*, MLPzool 1073).

Referencias: Porción anterior del cráneo: **A y C:** vista lateral; **C y D:** vista palatal. I1 de *Sus scrofa* marcadamente curvos, cara ántero-labial redondeada y lingual cóncava; I2 comprimido lateralmente, amplia superficie cortante. I1 de Tayassuidae cara anterior redondeada y lingual casi plana; I2 espatulado, pequeño y con superficies cortantes reducidas.

30. I3: 0 = presente; 1 = ausente (**Figura 26**).

Los tayasúidos poseen de manera constante los incisivos superiores 1 y 2. Generalmente el I1 es más grande que el I2, y el segundo posee crestas más cortantes que el primero. El desarrollo de un I3 no es constante en pecaríes norteamericanos y sudamericanos. Este diente puede ser caniniforme o estar ausente (Wright, 1998).

Sus scrofa presenta un I3 caniniforme, en tanto que en los Tayassuidae se observa una tendencia a su reducción y consecuente desaparición en aquellos taxones fósiles registrados en América del Sur.

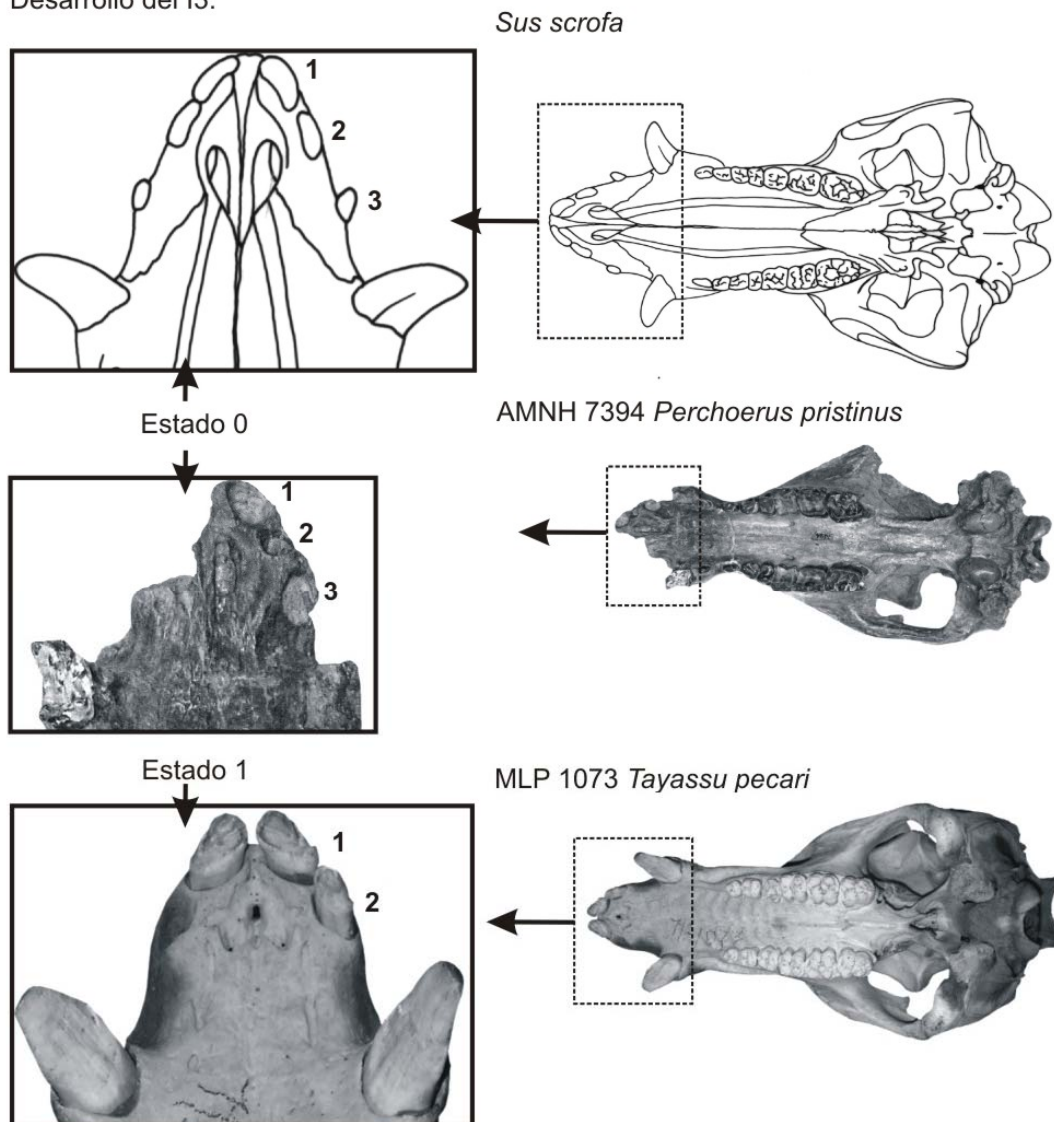
El I3 es común en géneros más antiguos de Tayassuidae, tales como: *Dyseohyus* Stock, 1937 (Mioceno temprano- medio, tardío?; América del Norte), *Hesperhys* Douglass, 1903 (Mioceno temprano- Plioceno temprano; América del Norte) y *Perchoerus* Leidy, 1869 (Eoceno temprano- Mioceno temprano; América del Norte).

Ciertos pecaríes norteamericanos (*e.g.*, algunas especies de *Prosthennops*) poseen un I3 rudimentario. Por el lado de las formas sudamericanas, su ausencia es total. En relación a *Catagonus metropolitanus*, Ameghino (1904: 74) manifiesta desconocer si el número normal de incisivos superiores era dos o tres. De la misma manera, Rusconi (1930: 209) considera que la presencia del I3 derecho puede deberse a una anomalía “reversiva” (*sic*) o indicar un carácter transitorio e individual.

Para los fines filogenéticos, se consideran los estados 0 y 1 para *C. metropolitanus*, aunque se deja planteada la idea de que la presencia del I3 derecho pueda corresponder a un estado anormal, ya que en ninguno de los ejemplares de Tayassuidae norteamericanos como sudamericanos estudiados, se observó la presencia impar del I3.

Figura 26

Desarrollo del I3.



Referencias: 1: Incisivo 1; 2: Incisivo 2; 3: Incisivo 3.

31. Tipo de morfología de la serie pré-molo-molar: 0 = bunodontes; 1 = “zygodonte”.- bunolofodontes con cúspides más redondeadas y crestas reducidas (apenas desarrolladas); 2 = bunolofodontes, con tendencia a lofos (**Figura 27**).

La morfología de la corona dentaria varía entre los Tayassuidae:

Bunodonte: cúspides bajas y redondeadas, con valles amplios, y un grueso esmalte.

“Zygodonte”: morfología coronaria que consiste de cúspides redondeadas, pero marcadamente más cortantes y de mayor altura que en un diente bunodonte, y sus crestas, producto de la unión de los pares de cúspides, resultan reducidas [*e.g.*, *Catagonus brachyodontus* Dalquest y Mooser, *Catagonus wagneri* (Rusconi); véase Wright, 1989, 1998].

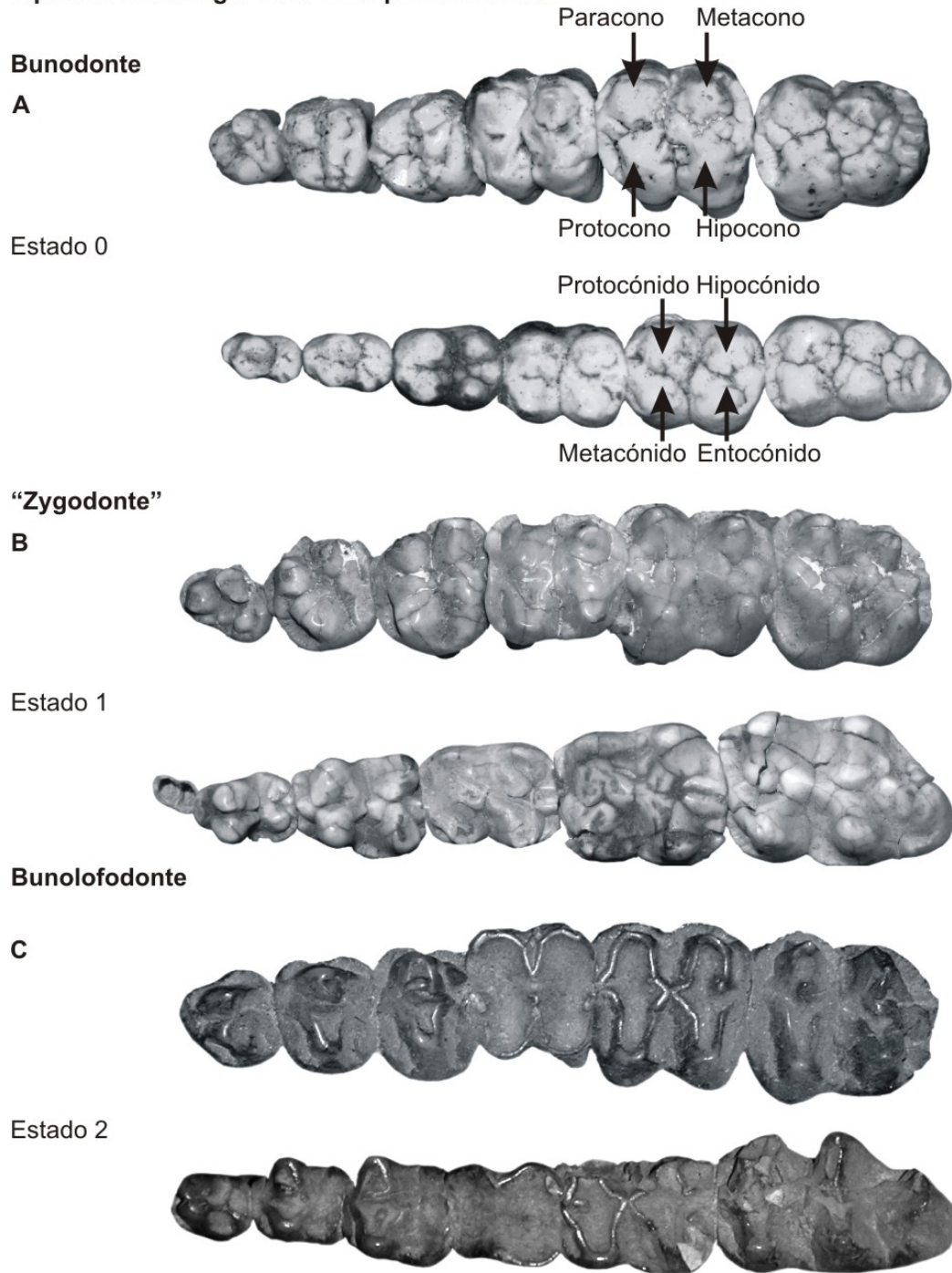
Bunolofodonte: las cúspides principales se encuentran comprimidas ánteroposteriormente y por consiguiente resultan más cortantes, y pueden estar conectadas por crestas accesorias. Estas estructuras dentarias principales no pierden su individualidad y las crestas no alcanzan el grado de desarrollo necesario para la conformación de verdaderos lofos, como ocurre en el diente lofodonte típico.

A continuación se mencionan el nombre de las cúspides principales:

Las cúspides principales de los molares superiores son las siguientes: paracono (anterior-labial), metacono (posterior-labial), protocono (anterior-lingual) e hipocono (posterior-lingual).

Las cúspides principales de los molares inferiores son: protocónido (anterior-labial), hipocónido (posterior-labial), metacónido (anterior-lingual) y entocónido (posterior-lingual). Este tipo de diente carece de paracónido.

En el presente estudio, las cúspides principales de los premolares tanto superiores como inferiores, se denominan entre comillas y con la misma nomenclatura de los molares, con el fin de mantener un mismo patrón en la terminología dentaria, aunque sin denotar homologías (**ver Inciso III.1.3**).

Figura 27**Tipos de morfología de la serie prémolo-molar**

Referencias: Serie PM- M y pm- m. **A:** MLPzool 1073 *Tayassu pecari*; **B:** MACN 14670 tipo *Catagonus wagneri*; **C:** MMP 156 S tipo *Platygonus scagliai*. Nótese los tamaños no son comparativos.

32. Tipo de crecimiento dentario: 0 = braquiodonte; 1 = mesodonte.

Los dientes de los súidos tienen un crecimiento braquiodonte. En los tayasúidos este crecimiento puede ser braquiodonte o mesodonte (véase Menégaz y Ortiz Jaureguizar, 1995).

La braquiodoncia hace referencia a un crecimiento dentario limitado, ya que las piezas dentarias desarrollan una corona baja, y un cuello y raíz definidos.

La mesodoncia implica una corona más elevada, aunque sin llegar a alcanzar las características de la hipsodoncia (véase Mones, 1979, 1982).

33. Canino superior: 0 = curvado lateralmente y arriba; 1 = curvado hacia abajo (Figura 28).

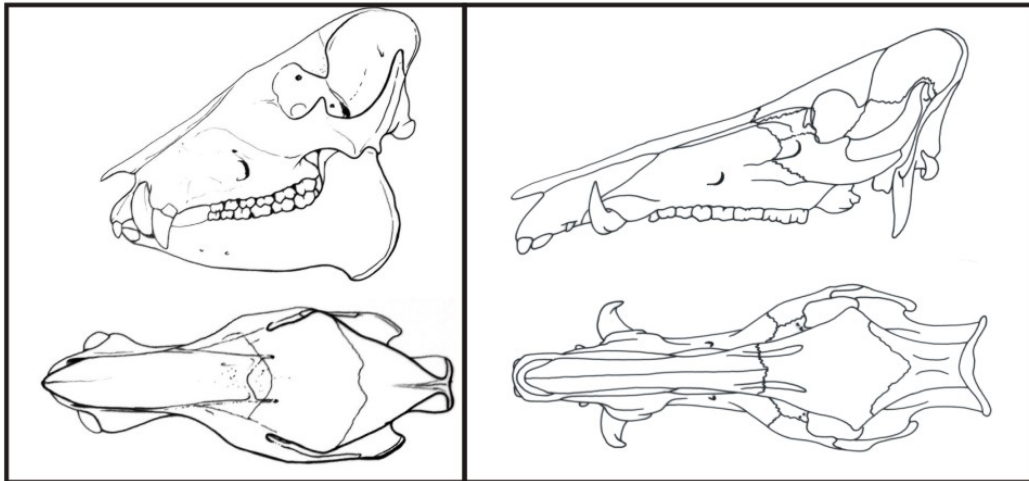
Herring (1972) considera la morfología de los caninos superiores como una de las diferencias fundamentales entre Suidae y Tayassuidae. En los pecaríes los caninos superiores son rectos lateralmente, curvados en sentido ánteroposterior y están desplazados del plano sagital, pero dirigidos hacia abajo y no orientados lateralmente y arriba, por lo tanto contactan con los caninos inferiores aún con la boca abierta. Este continuo contacto desarrolla caninos superiores e inferiores muy afilados, pero limita los movimientos laterales de la mandíbula. En los súidos por el contrario, los caninos superiores se alejan en mayor medida del plano sagital, y se dirigen lateralmente o dorsalmente, permitiendo movimientos laterales de la mandíbula aún con la boca cerrada. En esta orientación de los caninos se desarrolla filo únicamente en los inferiores (Kiltie, 1981).

Kiltie (1981) estudia ejemplares del género *Tayassu* (*T. pecari* y *T. tajacu*) provenientes de un área tropical determinada y propone una función específica para explicar la disposición entrelazada de sus caninos. Dicho autor sugiere que los caninos actúan a modo de procesos auxiliares para prevenir la dislocación de la mandíbula en el momento en que estos animales mastican su alimento, por cierto muy resistente, como es el caso de las semillas de palmeras.

Figura 28**Disposición de los caninos superiores**Tayassuidae (e.g., *Tayassu pecari*)Suidae (e.g., *Sus scrofa*)

Estado 1

Estado 0



34. PM1/pm1: 0 = presente; 1 = ausente (Figura 29).

En *Sus scrofa* el PM1 está presente de manera constante, mientras que el pm1 puede estar presente como ausente. Además se ha observado que este elemento dentario inferior puede estar separado por un pequeño diastema de la serie dentaria. Por estas razones en la presente Tesis, el desarrollo del PM1/pm1 en *Sus scrofa*, es considerado como un carácter polimórfico.

En los tayasúidos norteamericanos y sudamericanos ambas piezas dentarias desaparecen, salvo en géneros tales como *Perchoerus* y *Hesperhys*.

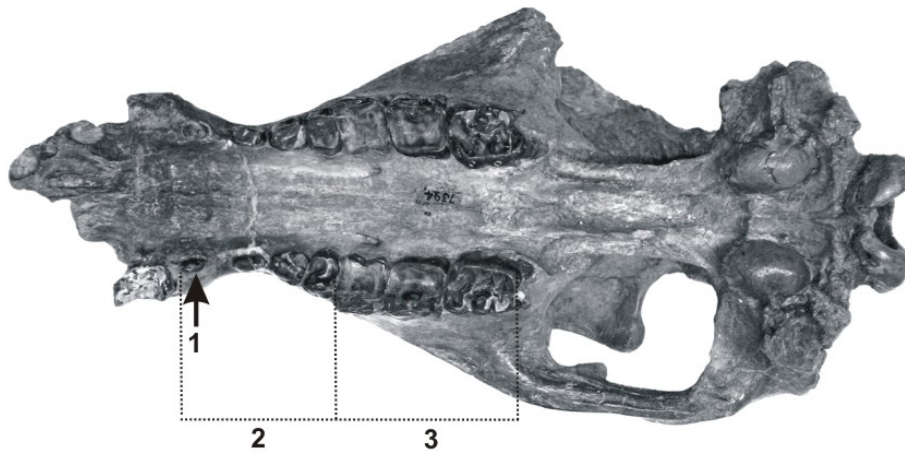
Merece un párrafo aparte el cráneo ilustrado por Winge (1906, vol. III, pág. 55, lám. VI, figs. 1- 4) y asignado por Rusconi (1930: págs. 160- 162) a la especie *Platygonus (Brasiliochoerus) stenocephalus* (Lund, 1838). En la ilustración se distinguen 7 dientes superiores. Winge considera a uno de los dientes como “fuera de número”, sin brindar mayores detalles. Rusconi en su descripción de la especie, menciona la existencia del diente “supernumerario” y proporciona distintos puntos de vista al respecto. En la ilustración resulta evidente que el diente “supernumerario”

(*sensu* Rusconi, 1930) corresponde a un diente de leche, el cual ha quedado en función conjuntamente con los definitivos.

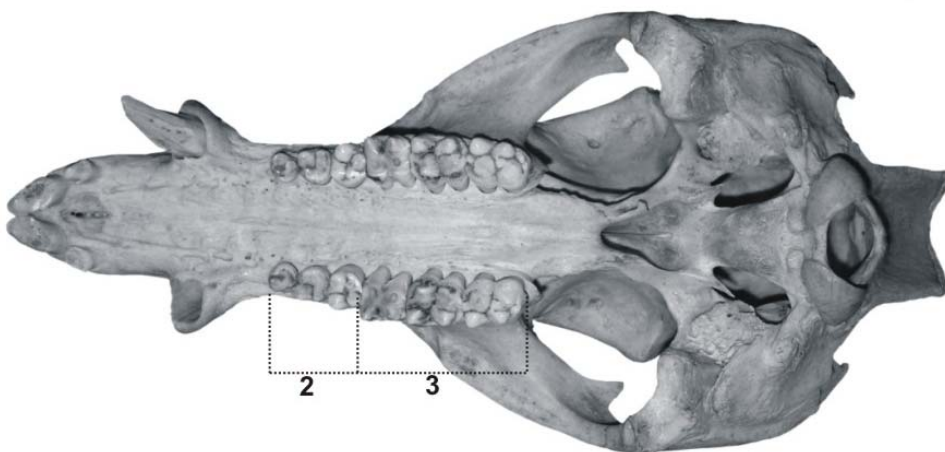
A su vez, en los ejemplares referidos a esta especie se ha observado que la presencia de este diente “supernumerario” no representa un rasgo normal que deba ser utilizado como soporte sistemático de dicha especie. Además, en varios ejemplares fundamentalmente actuales, depositados en las colecciones mastozoológicas mencionadas, se ha observado de manera frecuente, alteraciones en sus series dentarias, como por ejemplo dientes de leche en función conjuntamente con los de reemplazo, elementos dentarios alejados de la propia línea dentaria, piezas dentarias atrofiadas, ausencia de dientes producto de malformaciones, y consecuentemente, oclusiones defectuosas.

Figura 29**Desarrollo del Pm1**

Estado 0

AMNH 7394 *Perchoerus pristinus*

Estado 1

MLP 8-X-97-4 *Tayassu tajacu*.**Referencias:** 1: Premolar 1 (Pm1); 2: Serie PM; 3: Serie M.

35. PM2: 0 = comprimido lateralmente, dos cúspides anterior y posterior cortantes y comprimidas; 1 = simple, una cúspide angosta transversalmente; 2 = simple, una cúspide subcónica y un cíngulo pósterolabial; 3 = dos cúspides, lingual y labial; 4 = triangular a subtriangular con 3 conos; 5 = subtriangular con 4 conos con distinto grado de desarrollo; 6 = subcuadrangular y con cuatro cúspides prácticamente iguales (**Figura 30**).

Sus scrofa presenta un PM2 con cúspides muy comprimidas transversalmente.

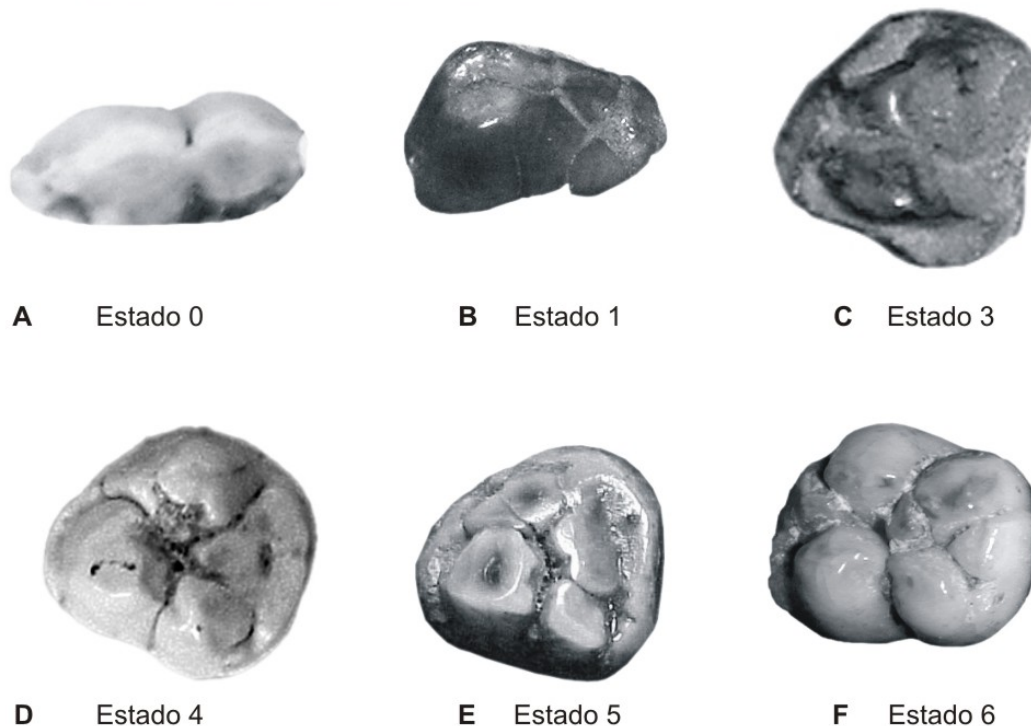
El desarrollo de dicha superficie triturante en este elemento dentario no se observa en ninguno de los tayasúidos. El género *Perchoerus* posee el PM2 con la conformación más simple entre los pecaríes americanos, pero su superficie cortante difiere marcadamente de los súidos.

Los géneros *Hesperhys* y *Dyseohyus* presentan un PM2 con una conformación coronaria apenas más compleja. La cúspide principal a pesar de ser simple (subcónica), no desarrolla ninguna superficie cortante. Esta conformación “simple” de la corona dentaria en el PM2, pareciera cambiar a partir del Mioceno medio, debido a que el resto de los géneros norteamericanos y sudamericanos poseen un PM2 con más de una cúspide principal.

Las especies de *Platygonus* (tanto norteamericanas como sudamericanas) desarrollan dos cúspides, una de posición labial y la otra lingual.

La corona de esta pieza dentaria tiende a ser más compleja en los géneros *Prosthennops* (e.g., *P. crassigenis*), *Catagonus* (e.g., *C. brachyodontus*, *C. metropolitanus*, *C. stenocephalus* y *C. wagneri*) y en ambas especies del género *Tayassu* (*T. pecari* y *T. tajacu*).

El género *Mylohyus* (e.g., *Mylohyus elmorei*, *Mylohyus fossilis* y *Mylohyus nasutus*) posee el PM2 más complejo entre los Tayassuidae, con cuatro cúspides principales, varias accesorias y un contorno cuadrangular.

Figura 30**Configuración de la corona del PM2.**

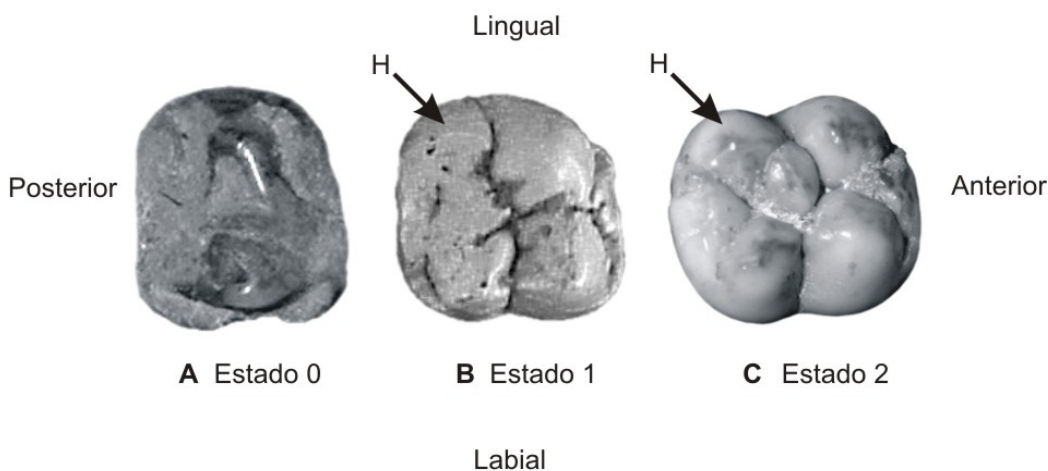
Referencias: **A:** *Sus scrofa*; **B:** AMNH 7394 *Perchoerus pristinus*; **C:** MMP 156- S tipo *Platygonus scagliai*; **D:** Ctes- PZ UNNE 1599 *Tayassu pecari*; **E:** MACN 850 tipo *Catagonus metropolitanus*; **F:** FLMNH 5691 tipo *Mylohyus nasutus*.

36. "Hipocono" en PM3: 0 = ausente; 1 = reducido; 2 = bien desarrollado (**Figura 31**).

Un PM3 molariforme se encuentra en los géneros *Mylohyus* y *Prosthennops*, y en la especie *Catagonus brachyodontus*, entre los representantes fósiles norteamericanos, y en las especies *Catagonus metropolitanus* y *Catagonus stenocephalus*, entre las formas fósiles sudamericanas. Asimismo, esta morfología se halla presente en las especies vivientes *Catagonus wagneri* y *Tayassu pecari*.

Con este carácter (desarrollo del "hipocono" en el PM3), se pretende reflejar el disímil grado de molarización observado en los premolares de tayasúidos norteamericanos y sudamericanos.

Figura 31
 “Hipocono” en el PM3.



Referencias: **A:** MMP 156- S tipo *Platygonus scagliai*; **B:** Ctes- PZ UNNE 1603 *Tayassu pecari*; **C:** FLMNH 5691 tipo *Mylohyus nasutus*. **H:** “Hipocono”.

37. "Hipocono" en el PM4: 0 = ausente; 1 = reducido; 2 = bien desarrollado (**Figura 32**).

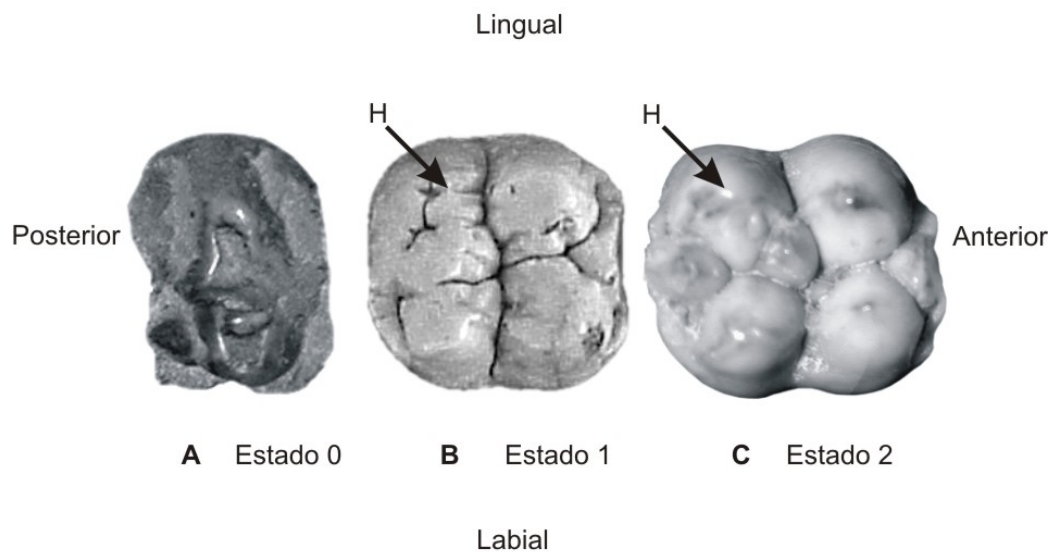
La elección de este carácter con sus estados en el PM4 posee los mismos fundamentos que el carácter anterior.

Este carácter divide a los Tayassuidae en dos grandes grupos, uno de los cuales muestra estados comunes con los taxones considerados como “outgroup”.

Los tayasúidos con un PM4 molarizado con las cuatro cúspides de similar tamaño y desarrollo comprenden los géneros *Prosthennops*, *Mylohyus* y *Catagonus* (*C. metropolitanus* y *C. stenocephalus*). En cambio, aquéllos que poseen un elemento dentario con un “hipocono” de menor desarrollo que el resto de las cúspides principales, son *Tayassu pecari* y *Catagonus wagneri*, entre las especies vivientes, y el resto de las especies fósiles del género *Catagonus* (*C. bonaerensis*, *C. carlesi* y *C. brachydontus*)

Aquéllos sin un PM4 molariforme son: *Sus scrofa*, *Perchoerus*, *Hesperhys*, *Dyseohyus*, *Platygonus* y la especie viviente *Tayassu tajacu*.

Figura 32
“Hipocono” en el PM4.



Referencias: **A:** MMP 156- S tipo *Platygonus scagliai*; **B:** Ctes- PZ UNNE 1603 *Tayassu pecari*; **C:** FLMNH 5691 tipo *Mylohyus nasutus*. **H:** “Hipocono”.

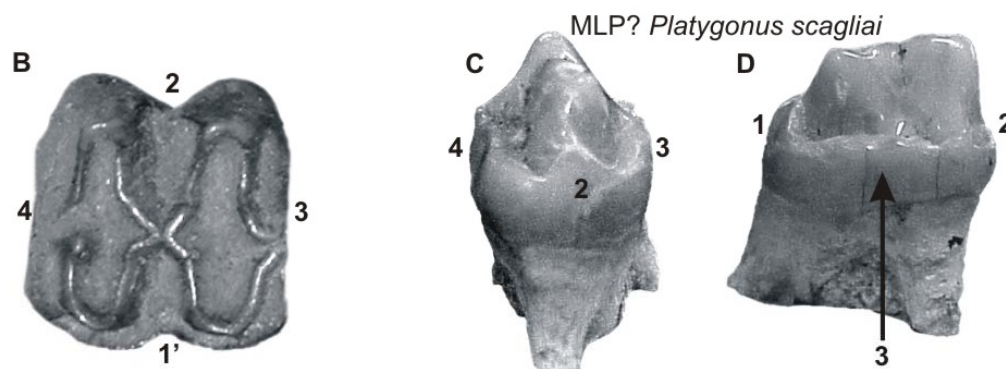
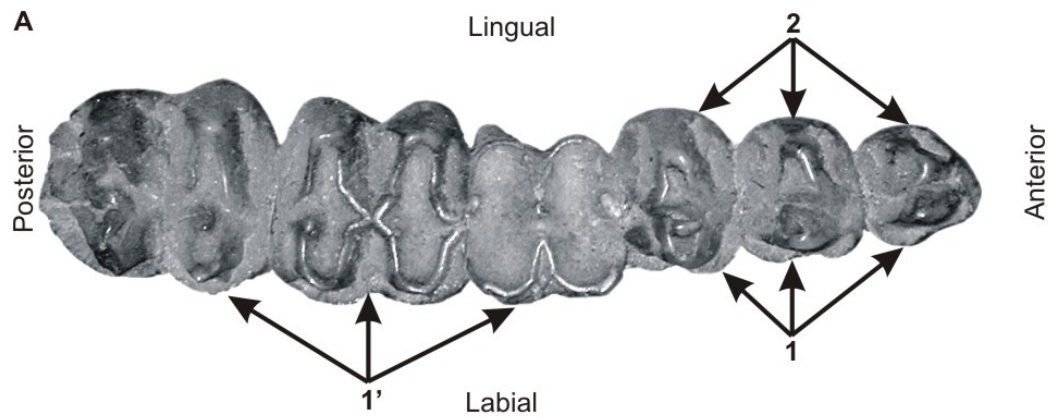
38. Cíngulo Labial en PM: 0 = ausente; 1 = presente (**Figura 33**).

Los cíngulos anteriores y posteriores tanto en PM/pm como en M/m son los más constantes en todos los tayasúidos. Por el contrario, los cíngulos labiales y linguales de los elementos dentarios mencionados, difieren en su desarrollo a nivel genérico y específico. Por estos motivos, con la elección de estos caracteres en particular (**Carácter 38, 39, 40 y 41**) se busca reflejar el grado de desarrollo en los especímenes considerados para el análisis filogenético.

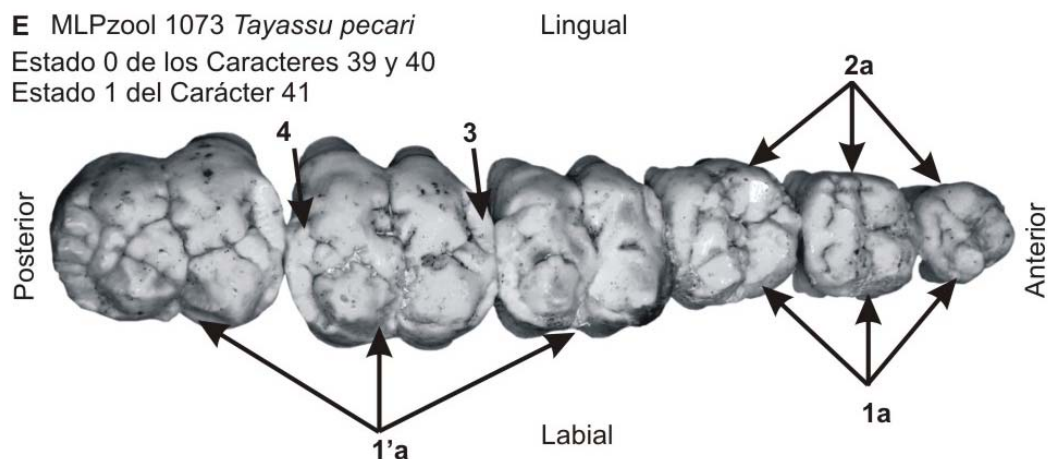
39. Desarrollo de cíngulo lingual en el PM2: 0 = ausente; 1 = presente (**Figura 33**).

40. Cíngulo lingual en PM: 0 = ausente; 1 = presente (**Figura 33**).

41. Cíngulo labial en M: 0 = ausente; 1 = levemente desarrollado; 2 = fuertemente desarrollado (como una repisa) (**Figura 33**).

Figura 33**Desarrollo del cíngulo en la serie PM-M.**MMP 156 S tipo *Platygonus scagliai*Estado 1 de los Caracteres 39 y 40
Estado 2 del Carácter 41

E MLPzool 1073 *Tayassu pecari*
Estado 0 de los Caracteres 39 y 40
Estado 1 del Carácter 41



Referencias: **A y E:** serie PM-M; **B:** M1 aislado; **C:** vista lingual del PM4; **D:** vista anterior del PM4. **A y B** MMP 156 S tipo *Platygonus scagliai*; **C y D** MLP? *P. scagliai*.

E: MLPzool 1073 *Tayassu pecari*. **1:** presencia de cíngulo labial; **1a:** ausencia de cíngulo labial; **1':** cíngulo labial fuertemente desarrollado; **1'a:** cíngulo labial levemente desarrollado; **2:** presencia de cíngulo lingual; **2a:** ausencia de cíngulo lingual; **3:** presencia de cíngulo anterior; **4:** presencia de cíngulo posterior.

42. Longitud del M2 con respecto al M3: 0 = menor; 1 = mayor o igual.

Lund (1838) describe un ejemplar proveniente de las cavernas brasileñas y lo nombra *Dicotyles stenocephalus*. Rusconi (1930) incluye este espécimen dentro del género *Platygonus* [*Platygonus (Brasiliochoerus) stenocephalus*]. Uno de los caracteres considerados por Rusconi para fundar el subgénero consiste en la presencia de un M2 de mayor tamaño que el M3.

Wetzel (1977) plantea que las únicas diferencias entre *Catagonus* y *Brasiliochoerus* son la presencia de un M2 mayor que el M3 en el segundo y el mayor tamaño de los premolares y molares en el primero.

Finalmente, Menégaz y Ortiz Jaureguizar (1995) mencionan que estas diferencias podrían obedecer a variaciones individuales sin valor taxonómico, dado que la presencia de un M2 mayor que el M3 también se registra en algunos ejemplares de *Tayassu tajacu*.

Durante el desarrollo del presente estudio, M2 de mayor o menor tamaño que M3 se encontró en ejemplares de *Tayassu pecari*, *Tayassu tajacu* y *Catagonus stenocephalus*. A su vez, un M2 mayor que M3 se observó en los ejemplares (escasos por cierto) asignados al género *Hesperhys*; la especie *H. pinensis*. Por consiguiente, este carácter en la presente Tesis, es considerado polimórfico.

43. PM/pm cúspides extremadamente comprimidas lateralmente: 0 = presente; 1 = ausente (Figura 34).

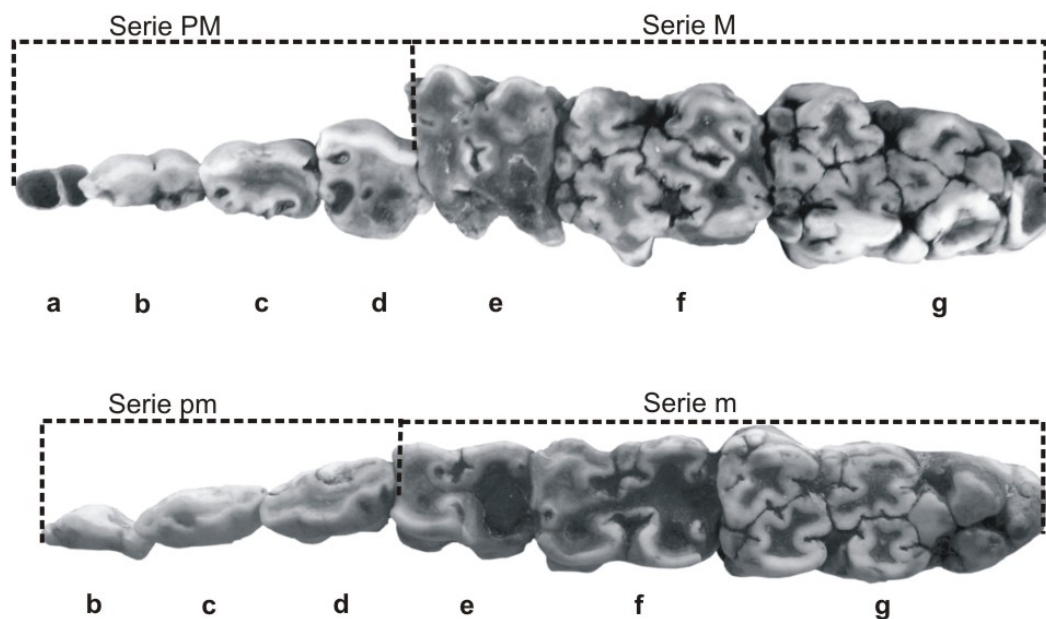
Los premolares superiores e inferiores son marcadamente diferentes en los súidos y los tayasúidos. Sin perder la condición bunodonte, los súidos desarrollan superficies triturantes elongadas como consecuencia del importante grado de angostamiento transversal. El diámetro ánteroposterior de toda la serie premolar es marcadamente mayor que el diámetro transversal.

En cambio, en los tayasúidos la serie premolar presenta valores más cercanos entre sí. El diámetro ánteroposterior sigue siendo mayor que el transversal pero sin alcanzar diferencias tan marcadas.

Los PM1-2 del género *Perchoerus* constituyen los elementos dentarios de la serie premolar de los tayasúidos americanos que más se aproximan a la conformación de los PM de los súidos, aunque sin alcanzar igual grado de desarrollo.

Figura 34

Serie dentaria superior e inferior de *Sus scrofa* (MLPzool *285)



Referencias: a: alvéolo del PM1; b: PM2/ pm2; c: PM3/ pm3; d: PM4/ pm4; e: M1/ m1; f: M2/ m2; g: M3/ m3. Nótese la ausencia del pm1 en la serie dentaria inferior comprimida lateralmente. Resultó frecuente en los ejemplares observados de dicha especie la presencia no constante de este elemento dentario, como así también su separación de la hilera de diente, mediante un pequeño diastema.

44. pm2: 0 = una sola cúspide muy comprimida lateralmente, cortante; 1 = una sola cúspide cónica; 2 = dos cúspides estrechamente unidas entre sí; 3 = tres a cuatro cúspides (**Figura 35**).

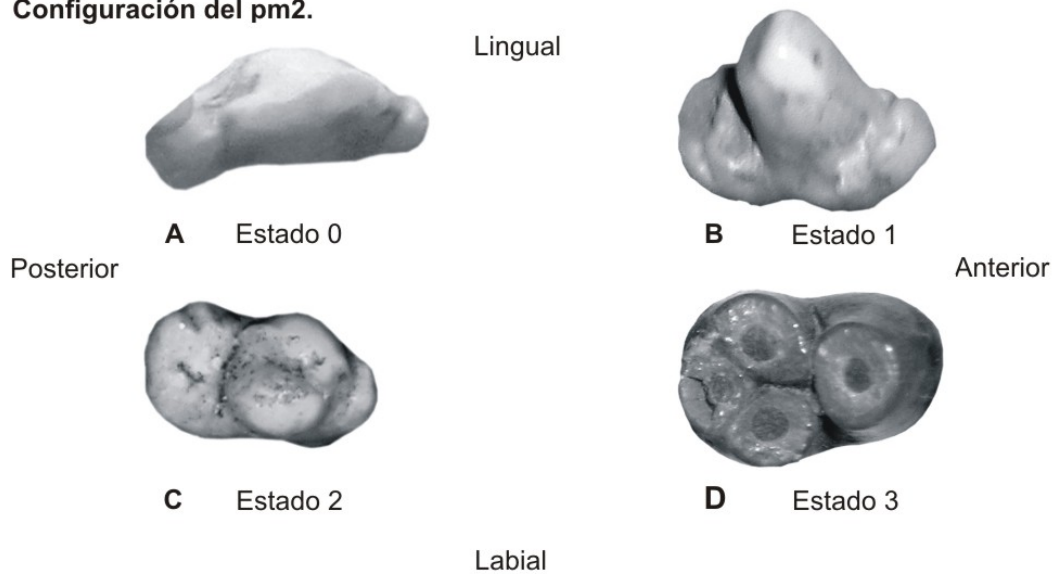
La elección de este carácter permite diferenciar aquellos ejemplares con configuraciones que varían desde extremadamente simples a complejas, reflejando un creciente grado de molarización.

Se entiende por premolar inferior molariforme a un premolar de contorno rectangular, con cuatro cúspides principales (“protocónido”, “metacónido”, “hipocónido” y “entocónido”) y un cierto número de cúspides accesorias.

La molarización de los premolares inferiores aparece a partir del pm2 en unas pocas especies norteamericanas (e.g., *Mylohyus elmorei*, *Mylohyus browni*, *Mylohyus nasutus* y *Mylohyus floridanus*). En ninguna de las especies halladas en América del Sur se observa un pm2 molariforme.

Figura 35

Configuración del pm2.



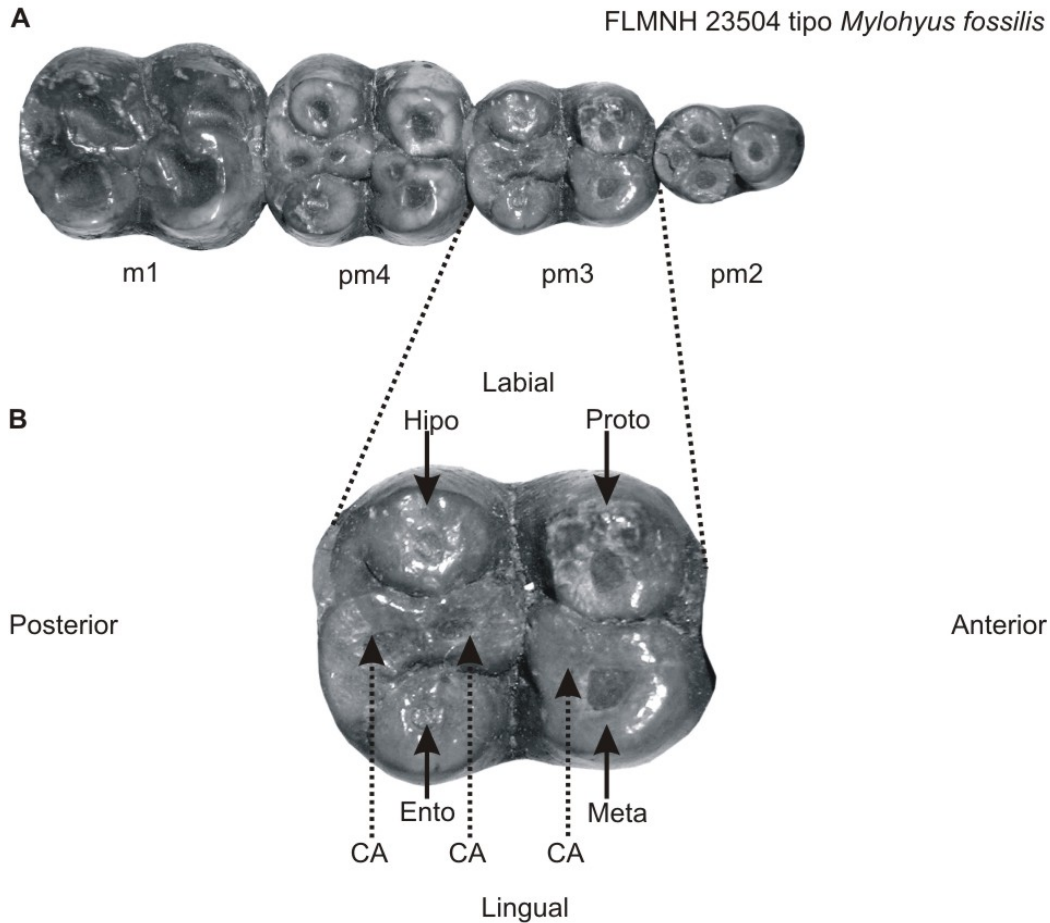
Referencias: A: MLPzool 348 *Sus scrofa*; B: MACN 1345 tipo *Catagonus bonaerensis*; C: Ctes- PZ UNNE 3562 *Tayassu pecari*; D: FLMNH 23504 tipo *Mylohyus fossilis*.

45. pm3 molariforme: 0 = ausente; 1 = presente (**Figura 36**).

Los únicos géneros con pm3 molariforme son *Prosthennops* y *Mylohyus*.

Figura 36**Desarrollo de pm3 molariforme.**

Estado 1 del Carácter 45



Referencias: **A:** serie premolar inferior completa y primer molar; **B:** imagen pm3 con mayor aumento. **CA:** cúspide accesoria; **Ento:** entocónido; **Hipo:** hipocónido; **Meta:** metacónido; **Proto:** protocónido.

46. “Metacónido” en el pm3: 0 = ampliamente separado labiolingualmente del “protocónido”; 1 = estrechamente relacionado al “protocónido”; 2 = ausente (**Figura 37**).

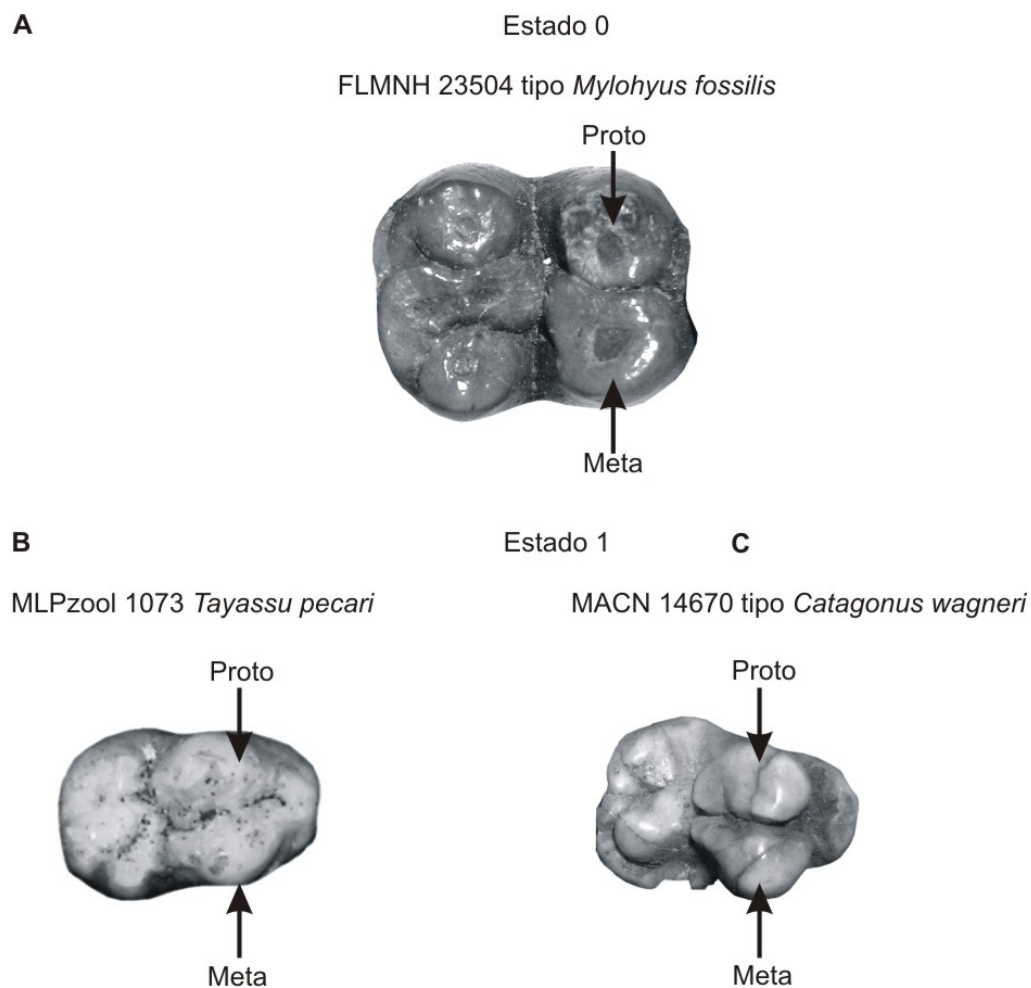
En los géneros *Prosthennops* y *Mylohyus* el “metacónido” se encuentra separado del “protocónido”, rasgo que en cierta manera se relaciona con un alto grado de molarización de esta pieza dentaria.

Los géneros americanos *Platygonus*, *Tayassu*, *Catagonus*, conjuntamente con aquéllos exclusivamente de América del Norte, *Perchoerus* (*P. pristinus* y *P. rostratus*) y *Hesperhys*, presentan un “metacónido” estrechamente relacionado al “protocónido”.

En el pm3 del género *Dyseohyus* y de la especie *Perchoerus probus*, el “metacónido” está ausente.

Figura 37

Relación entre el metacónido y el protocónido en pm3.



Referencias: **A:** pm3 indicando estado 0; **B y C:** pm3 señalando estado 1. **Meta:** metacónido; **Proto:** protocónido.

47. pm4 molariforme: 0 = ausente; 1 = presente (**Figura 38**).

Un pm4 molariforme se encuentra en las especies de los géneros *Prosthennops* y *Mylohyus*, y en *Catagonus brachyodontus*, entre las formas norteamericanas; y en los

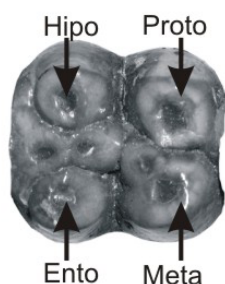
representantes sudamericanos del género *Catagonus*, *C. bonaerensis*, *C. stenocephalus* y *C. wagneri*, y en ambas especies del género americano *Tayassu*, *T. pecari* y *T. tajacu*.

Figura 38

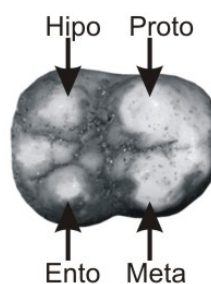
Desarrollo de la molarización en el pm4.

Estado 1

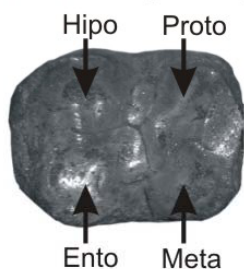
A FLMNH 23504 tipo *Mylohyus fossilis*



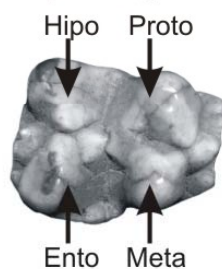
B MLPzool 1073 *Tayassu pecari*



C MACN 2440 tipo *Catagonus bonaerensis*

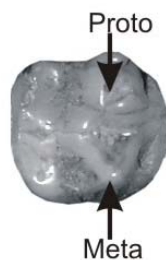


D MACN 14670 tipo *Catagonus wagneri*



Estado 0

E MACN 5420 tipo *Platygonus marplatensis*



Referencias: A, B, C y D: pm4 molariformes; E: pm4 no molariforme.
Ento: "entocónido"; **Hipo:** "hipocónido"; **Meta:** "metacónido"; **Proto:** "protocónido".

48. Desarrollo de tres cúspides accesorias ("paraconúlido", "metaconúlido" e "hipoconúlido") bien notorias en la corona de los pm: 0 = ausentes; 1 = poco desarrolladas; 2 = muy desarrolladas (**Figura 39**).

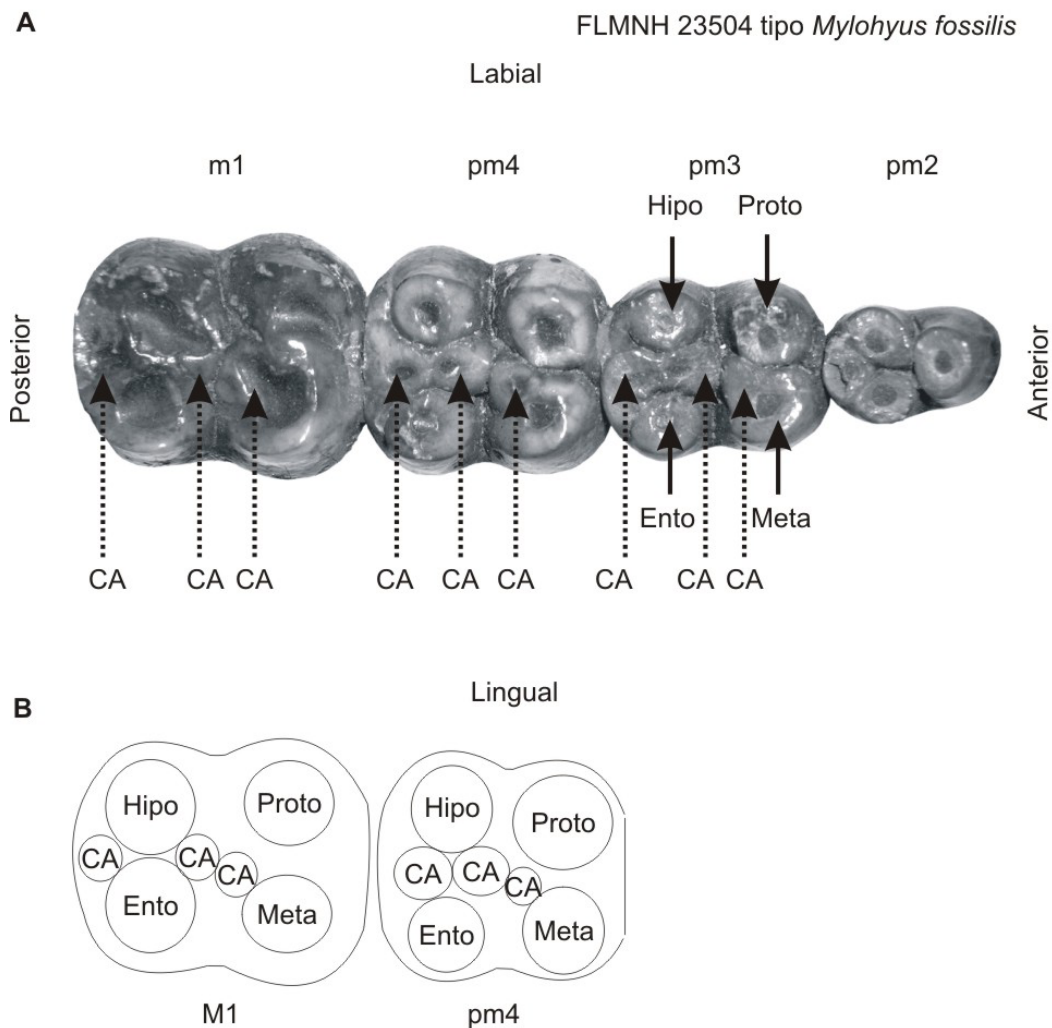
Lundelius (1960) y Wright y Webb (1984) mencionan como caracteres diagnósticos de las especies norteamericanas *Mylohyus nasutus*, *M. elmorei* y *M. fossilis* la presencia de tres cúspides accesorias bien notorias en la serie prémolo-molar.

La disposición de dos de estas cúspides varía entre premolares y molares. En los premolares inferiores, a excepción del pm2, dos cúspides accesorias, una extendiéndose a partir del “metacónido” en sentido pósterolabial (“paraconúlido”), y la otra a partir del “hipocónido” en sentido ánterolingual (“metaconúlido”), se unen en el centro del valle. La tercera cúspide accesorias mencionada (“hipoconúlido”) está presente entre y por detrás del “hipocónido” y “entocónido”.

La diferencia en la disposición de estas cúspides accesorias entre premolares y molares inferiores es la siguiente: 1- en los premolares el “metaconúlido” e “hipoconúlido” se disponen entre el “hipocónido” y “entocónido”, separándolos entre sí; en cambio, en los molares, a pesar del desarrollo de estas cúspides accesorias, las correspondientes principales contactan entre sí; 2- las cúspides metacónido, paraconúlido, metaconúlido, e hipocónido se disponen formando una hilera la cual se extiende desde la esquina ánterolingual al borde pósterolabial de los molares. Esta disposición no se cumple en los premolares debido a que el “paraconúlido” se encuentra entre el par de cúspides principales.

Figura 39

Desarrollo de cúspides accesorias en pm y m del género *Mylohyus*.



Referencias: **A:** serie premolar inferior completa y primer molar; **CA:** cúspide accesoria; **Ento:** entocónido; **Hipo:** hipocónido; **Meta:** metacónido; **Proto:** protocónido.
B: dibujo esquemático representando la disposición de las cúspides principales y accesorias del pm4 y m1.

49. Tercer lóbulo del m3: 0 = simple; 1 = complejo; 2 = reducido (**Figura 40**).

El tamaño y desarrollo de las cúspides del tercer lóbulo del m3 es variable en la familia Tayassuidae.

En el presente trabajo de Tesis se considera simple al tercer lóbulo del m3 cuando posee una única cúspide predominante, la cual puede estar acompañada por un par de cúspides menores. En cambio, una configuración compleja se observa cuando no

hay una cúspide dominante, sino por el contrario, varias de tamaño similar, llegando a superar el número de tres o cuatro.

Un tercer lóbulo simple se observa en géneros tales como *Hesperhys*, *Platygonus* (a excepción de *P. chapadmalensis* donde está reducido), y la especie viviente *Catagonus wagneri*.

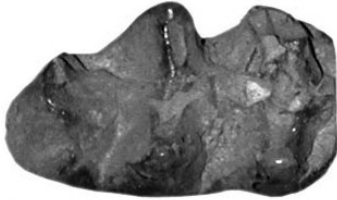
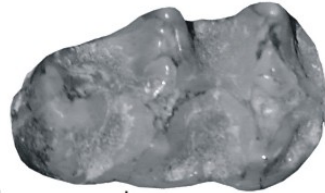
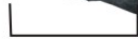
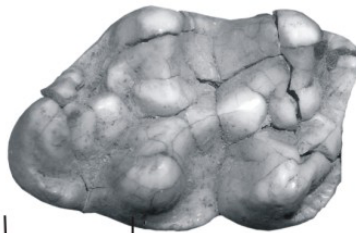
En cambio, una configuración compleja de la porción posterior de este elemento dentario, la poseen los géneros *Tayassu*, *Prosthennops* y *Mylohyus*, y las especies *Perchoerus probus*, *Catagonus brachyodontus*, *Catagonus bonaerensis* y *C. stenocephalus*.

50. Tercer lóbulo del m3 de igual tamaño (largo y ancho) que cada lóbulo principal: 0 = presente; 1 = ausente (**Figuras 40 y 41**).

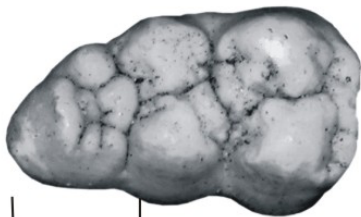
Resulta notoria en la familia Tayassuidae la presencia de un tercer lóbulo en el m3 más pequeño que cada par de sus lóbulos principales. En el caso de *Sus scrofa*, el tercer lóbulo posee un tamaño similar al del par principal.

Figura 40**Configuración del tercer lóbulo del m3.**

Estado 0

MMP 156 S tipo *Platygonus scagliai*MMP 25 S tipo *Platygonus marplatensis*MACN 14670 tipo *Catagonus wagneri*

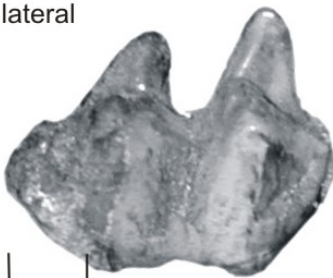
Estado 1

MLPzool 1073 *Tayassu pecari*MACN 2440 tipo *Catagonus bonaerensis*

Estado 2

MMP 246 M *Platygonus chapadmalensis*

Vista lateral



Vista dorsal

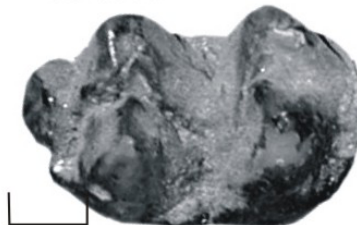
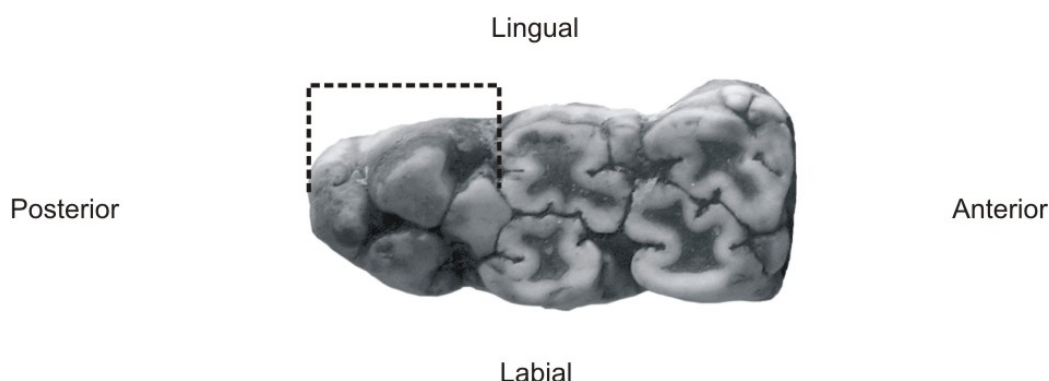


Figura 41

Configuración del tercer lóbulo del m3 en *Sus scrofa*.



III.3.3 Polarización

Un carácter se considera polarizado cuando se ha establecido su estado plesiomórfico (Kitching *et al.*, 1998). Existen distintos criterios para establecer la polaridad de un carácter (véase Crisci y Stuessy, 1980). El más ampliamente utilizado es el criterio del grupo externo o “ougroup” (Nixon y Carpenter, 1993). En su forma más simple, el criterio del “outgroup” para la determinación de la polaridad puede definirse de la siguiente manera: para un carácter dado con dos o más estados dentro de un grupo, el estado presente en grupos relacionados es el que es considerado como plesiomórfico (Watrous y Wheeler, 1981; Maddison *et al.*, 1984).

La selección del “outgroup” para este análisis fue presentada en el **Inciso III.2.1.b**. Los 19 caracteres multiestado (caracteres 1, 2, 7, 8, 11, 12, 14, 16, 19, 27, 32, 37, 38, 39, 43, 46, 48, 50 y 51) están tratados como no aditivos para minimizar los supuestos previos sobre la secuencia de cambios. La matriz resultante se presenta en la **Tabla 12**.

III.3.4 Análisis de datos

El análisis de la matriz de datos se realizó mediante la aplicación de un algoritmo de simplicidad (“*parsimony*”) (Crisci, 1982; Farris, 1982; Kitching *et al.*, 1988; Goloboff, 2003).

La graficación de los cladogramas y el análisis de la distribución de los caracteres se realizaron utilizando el programa Tree Analysis Using New Technology (TNT), versión, 1.0 (Goloboff *et al.*, 1999).

La matriz de datos fue analizada por enumeración implícita (*Implicit enumeration*). Todos los caracteres fueron trabajados con el mismo peso y sin ordenar los estados.

Tanto la utilización de un esquema de pesaje, como el propio esquema de pesaje a utilizar, son motivos de discusión entre distintos autores (*e.g.*, ver Farris, 1969, 1989; Goloboff, 1993; Kluge, 1997).

III.3.5 Estimación del nivel de confianza de los datos

La estimación de confianza de los clados se realizó aplicando la técnica de “Bremer support” absoluto (Bremer, 1994) y relativo (Goloboff, 1998).

El “Bremer support” absoluto propone una medida del soporte de un clado basada en el número de pasos extras requeridos hasta que dicho clado se pierda del árbol de consenso estricto obtenido a partir de los árboles óptimos y subóptimos cercanos. Es decir, que este esquema de evaluación no está basado en técnicas de remuestreo sino en la estructura misma de los datos (Miranda- Esquivel, 1999).

El “Bremer support” relativo considera que no sólo deben tenerse en cuenta los caracteres que reafirman el árbol inicial (como es el caso en el “Bremer support” absoluto) sino que también deben considerarse aquellos caracteres en contra de los grupos presentes.

Los valores de “Bremer support” relativo varían entre 0 y 100. Cuanto mayor es el valor del “Bremer support” relativo, mayor es el soporte que presenta el clado.