CeI 61 (1-3) 2011

Biología y orígen del oso andino, el único oso sudamericano.

Sergio G. Rodriguez, Leopoldo H. Soibelzon

rodriguezs@gmail.com
Facultad de Ciencias Naturales y Museo, La Plata, Argentina

lsoibelzon@fcnym.unlp.edu.ar
Departamento Científico Paleontología de Vertebrados, Museo de La Plata Argentina

Palabras claves: Pleistoceno, Tremarctos, América del Sur.
Key words: Pleistocene, Tremarctos, South America.

Resumen

América del Sur fue invadida al menos dos veces por osos, la primera en el Pleistoceno temprano y la segunda al menos durante el Holoceno con la entrada de *Tremarctos ornatus*, el único Ursidae que habita América del Sur actualmente. Si bien el registro más antiguo para esta especie data de unos 7000 años antes del presente, se cree que su origen fue anterior como lo sugieren además los estudios moleculares y nuestros análisis aplicando índices de consistencia estratigráfica y construyendo árboles evolutivos sobre hipótesis filogenéticas previas.

South America was invaded at least two times by bears, the first time in the early Pleistocene and the second time happened at least during the Holocene with the entry of *Tremarctos ornatus*, the only Ursidae that lives in South America nowadays. Though the most ancient record for this species dates back of approximately 7000 years before the present, it is believed that their origin was previous as the molecular studies and our analyses suggest in addition to applying indexes of stratigraphic consistency and constructing evolutionary trees on previous phylogenetics hypotheses.

Los osos son muy importantes dentro de las comunidades de mamíferos tanto actuales como fósiles. El origen de la familia Ursidae es relativamente reciente desde una perspectiva geológica, y estaría estrechamente

relacionado al de los Canidae (perros, zorros, etc.), dado que habrían evolucionado a partir de éstos durante el Oligoceno tardío y el Mioceno temprano, hace unos 20-25 millones de años antes del presente. Tan reciente es esta divergencia, que algunos especialistas creen que los úrsidos y los cánidos deberían ser considerados una misma familia taxonómica (Mc Lellan y Reiner, 1994).

Los osos se distribuyen actualmente en Eurasia y América del Norte y en los Andes de América del Sur, ocupando un rango de hábitats que abarca desde los hielos árticos hasta las selvas tropicales. Incluyen tres géneros actuales y ocho especies que pueden ubicarse en tres subfamilias. La de los Tremarctinae con el género *Tremarctos* y una única especie actual *T. ornatus* (llamado oso andino, ucumari, oso frontino, oso de anteojos, etc.), la de los Ursinae, con *Ursus* y sus seis especies actuales: *U. americanus* (oso negro), *U. arctos* (oso marrón o grizzly), *U. maritimus* (oso polar), *U. malayanus* (oso malayo), *U. thibetanus* (oso negro asiático), *U. ursinus* (oso perezoso) y la de los Ailuropodinae con el género *Ailuropoda* y su única especie actual *A. melanoleuca* (oso panda mayor) (*Garshelis* 2009). Son animales de gran tamaño, robustos y macizos, con una gran cabeza, orejas y ojos pequeños, pero su menor desarrollo de la vista y del oído está compensado por un agudo sentido del olfato, son plantígrados, sus miembros son gruesos, cortos y poderosos con uñas recurvadas y fuertes, una cola menor a 12 cm de longitud que se pierde entre el pelaje largo y espeso. Aunque pertenecen al orden Carnivora, solo el oso polar es fundamentalmente animalívoro, el resto son omnívoros, se alimentan de pequeños vertebrados, insectos, huevos, frutos, raíces y otros vegetales.

La Subfamilia Tremarctinae

El registro fósil indica que probablemente los Tremarctinae se originaron durante el Mioceno medio en el centro este de América del Norte y arribaron a América del Sur durante el evento de intercambio faunístico conocido como Gran Intercambio Biótico Americano o GIBA (Soibelzon, 2002; 2004; Soibelzon *et al.*, 2005), que se produjo luego del establecimiento del Istmo de Panamá (hace aproximadamente 3-4 millones de años antes del presente), que provocó la desaparición de la barrera marina que mantenía aislada a América del Norte de América del Sur. Estudios actuales reconocen cuatro eventos de intercambio dentro del GIBA, el primer pulso de intercambio sucedió durante el Mioceno tardío y el Plioceno temprano cuando ingresan los "Heraldos" (e.g. Procyonidae) (Simpson, 1950; Webb, 1976; Soibelzon, 2010), un segundo evento tuvo lugar en el Pleistoceno temprano hace unos 1.8 Ma (representado en Sudamérica por la presencia de los osos del género *Arctotherium* entre otros mamíferos), el tercer pulso ocurrió hace unos 0.7 Ma (Pleistoceno medio a tardío), y por último, en el Pleistoceno tardío (0.125 Ma) y continuando en la actualidad, se produce el cuarto evento de intercambio de faunas entre América del Norte y del Sur (Woodburne, 2010).

Con una distribución exclusivamente americana, los osos que conforman la subfamilia Tremarctinae están clasificados en cuatro géneros (Soibelzon, 2002, 2004): *Plionarctos* del Mioceno tardío y Plioceno temprano de América del Norte, es una forma poco conocida, considerada por Kurtén (1966) ancestral a los cuatro géneros del Pleistoceno, y que agrupa dos especies: *P. edensis* y *P. harroldorum*. *Arctodus* agrupa a las especies *A. pristinus* y *A. simum* del Plioceno tardío-Pleistoceno de América del Norte. *Arctotherium*, registrado exclusivamente en América del Sur, contiene cuatro especies: *A. angustidens*, restringido al Ensenadense (Pleistoceno temprano a medio), *A. vetustum*, registrado sólo en el Bonaerense (Pleistoceno medio), dos especies del Bonaerense y Lujanense (Pleistoceno medio-Holoceno temprano) *A. bonariense*, y *A. tarijense*, finalmente *A. wingei* es conocida solo en el Pleistoceno tardío. Por último, el género *Tremarctos*, engloba a una especie fósil *T. floridanus* del Plioceno tardío y Pleistoceno de América del Norte y Central, y el único Tremarctinae viviente y que no ha sido registrado hasta el momento en estado fósil, *T. ornatus*. La otra especie del género

Tremarctos, como se ha dicho, es *T. floridanus*, este era un oso pesado, de movimientos lentos, con patas muy poderosas, se lo considera convergente con *Ursus Spelaeus*, el oso de las cavernas europeo por la similitud de caracteres funcionales y anatómicos (Kurtén, 1966). Las razones de su extinción, hace unos 8000 años, no son claras, aunque fue sugerida tanto la competencia con *Ursus americanus*, (ya que estas dos especies coexistieron por aproximadamente 3 millones de años), como los cambios climáticos (McLellan y Reiner, 1994). Aunque probablemente las causas de su desaparición sean multifactoriales, incluyendo el arribo del hombre a América (Soibelzon, 2002).

El oso andino, *Tremarctos ornatus*

Clasificación Taxonómica
Clase: Mammalia
Orden: Carnivora
Familia: Ursidae
Subfamilia: Tremarctinae
Género: Tremarctos Gervais, 1855
Especie: *Tremarctos ornatus* (F. Cuvier, 1825)

El oso andino, vive actualmente en Panamá, Venezuela, Colombia, Perú, Ecuador, Bolivia y en los últimos años se ha encontrado evidencia de su presencia en el noroeste de Argentina (Del Moral, 2009). Se los ha observado a alturas que van desde los 250 m hasta los 4700 m sobre el nivel del mar, y dada su preferencia por los bosque húmedos (que se encuentran entre los 500 a 1000 msnm) las mayores densidades de osos andinos se encuentran en Colombia y norte del Perú, ya que ahí se encuentran la mayor parte de estos bosques, en comparación a los otros países de América del Sur, en donde los bosques subtropicales son los que prevalecen. Como rasgos característicos posee manchas blancas o amarillentas en torno a los ojos que pueden extenderse al cuello y pecho o faltar totalmente en el rostro, estas manchas son únicas para cada individuo, lo que ha dado lugar a que se describiera más de una especie a lo largo del tiempo. El pelaje es usualmente negro con variaciones entre rojizos y marrones (Peyton, 1999). Generalmente, los machos llegan a medir 1.70 m (erguidos) y a pesar hasta 145 Kg., mientras que las hembras no miden mas de 1.20 m y su peso máximo es de 62 Kg. (Torres, 1992). Se lo considera un oso de tamaño intermedio con respecto a los demás osos vivientes.

En cuanto a la reproducción, se sabe que la hembra alcanza la madurez sexual a los 4 años de edad. El tiempo de gestación dura entre 6 y 8 meses, luego de los cuales la hembra pare una o dos crías que nacen con un peso aproximado de 400 grs. El período de lactancia se extiende hasta el cuarto mes de vida de los oseznos (Peyton, 1980), sin embargo la madre permanece con ellos por lo menos hasta que cumplen su primer año de vida. Las hembras con sus crías ocupan áreas con altos recursos y una relativa inaccesibilidad lo cual asegura la supervivencia de las crías.

Es un omnívoro hipocarnívoro ya que el 75% de su dieta se encuentra constituida por vegetales, pero no descarta el consumo de carne fresca o carroña según la oportunidad. Entre los ítems de origen animal se encuentran venados del género *Mazama*, pequeños roedores, coleópteros, hormigas, etc. (Soibelzon, 2002), y entre las especies vegetales que el oso andino puede consumir encontramos una gran variedad, (principalmente frutos y brotes tiernos de bromelias), incluso de distintas zonas climáticas, esto le permite no hacerse dependiente de un solo factor, al igual que estabiliza las poblaciones que depreda sin disminuir la densidad de una sola especie. Posee una dentadura plana con molares largos, adaptados para masticar y triturar la vegetación, y una musculatura mandibular de características únicas entre los osos vivientes.

Son principalmente de hábitos diurnos aunque a veces se muestran activos por las noches. Las marcas encontradas en los árboles, troncos inclinados y ramas rotas demuestran una gran actividad arborícola (Peyton, 1998). En áreas boscosas establecen senderos que permiten un desplazamiento rápido entre áreas alejadas, así como la comunicación con otros miembros de su misma especie, a través de marcaje por medio de

rasguños y olor (feromonas). Constituye una de las especies claves dentro del equilibrio ecológico del ecosistema del bosque nublado andino (Torres, 1993), tanto por su posición de depredador tope en la pirámide trófica, como por su capacidad de servir como agente dispersor de una variada cantidad de semillas (Ruiz-García, 2000) y como polinizador al transportar polen en su denso pelaje.

El origen del oso andino

Como ya se ha dicho no existen registros fósiles asignables a *T. ornatus*, el registro mas antiguo conocido hasta el momento representaría un subfósil publicado por Stucchi *et al.*, (2009). La datación de este esqueleto, ha-llado en el Departamento de Amazonas (centro norte de Perú), arrojó que tendría una antigüedad de casi 7000 años. Hay también registros de dos sitios arqueológicos en Colombia, uno en el Perú y otro en Ecuador, con dataciones que van desde los 1500 a 4000 años antes del presente.

Relaciones filogenéticas y evidencia estratigráfica

El registro fósil (registro de la historia de la vida) es asumido generalmente como incompleto además de distorsionado. Las estimaciones sugieren que el registro geológico representa sólo entre el 1 y el 10% de la historia de la tierra y dentro de éste, sólo una proporción pequeña de todos los organismos que existieron se preservan como fósiles. Existen técnicas cuantitativas que permiten estimar la calidad del registro fósil valorando la congruencia entre la estratigrafía y los datos cladísticos (Hitchin y Benton, 1997; Huelsenbeck, 1994; Huelsenbeck y Rannala, 2000).

Índice de consistencia estratigráfica (SCI)

El índice de consistencia estratigráfica (SCI) fue ideado por Huelsenbeck (1994) para medir la adecuación del registro fósil a un árbol filogenético. Para todo nodo interno del árbol filogenético (excluyendo el nodo raíz) el registro más antiguo de un taxón descendiente del nodo es comparado con el registro más antiguo de su grupo hermano. Si el primer registro del grupo hermano es más antiguo o de la misma edad que el primero del nodo en cuestión entonces el nodo es considerado consistente (Huelsenbeck y Rannala, 2000). El SCI mide la proporción de nodos estratigráficamente consistentes. Para obtener el valor de SCI debe dividirse el número de nodos consistentes sobre el número total de nodos; el valor resultante varía entre 1 y 0. Valores bajos implican poca correlación entre el registro fósil y el árbol filogenético. Wills (1999), discute los resultados de este índice y sostiene que la distribución de los primeros registros influye sobre el rango de posibles valores de SCI. Aclara que para un árbol donde la mayoría de los taxones se origina en distintos tiempos, un valor de SCI= 0.5 implica un buen ajuste entre la información filogenética y estratigráfica.

Árboles evolutivos

El concepto de "árbol evolutivo" combina la evidencia bioestratigráfica con las relaciones filogenéticas obtenidas a través de un análisis cladístico, especifica hipótesis de relaciones ancestro-descendiente con la adición de la dimensión temporal, contienen más inferencias que los cladogramas y son esenciales para aumentar el conocimiento de los patrones evolutivos (Smith, 1994).

Según el mismo autor, existen dos convenciones para transformar un cladograma en un árbol evolutivo. El cladograma puede ser simplemente calibrado con el registro fósil. El biocrón de los taxones terminales es trazado sobre la columna estratigráfica y los grupos hermanos son vinculados de forma tal que surjan simultáneamente o algo antes que la primera aparición del grupo hermano estratigráficamente más antiguo. De esta forma, ningún taxón terminal es identificado como ancestro directo de algún otro y el concepto de ancestralidad permanece como puramente especulativo. Este tipo de árboles evolutivos son los denominados árboles "tipo X" ("X-trees"). La construcción de árboles "tipo X" permite observar, gráficamente, entre otras cosas, la presencia de "linajes fantasma" (*sensu* Norrel, 1992) que son ramas enteras de árboles evolutivos para los que no hay registro fósil, pero que nece-

sitan ser hipotetizados antes de combinar los datos bioestratigráficos con los filogenéticos.
La alternativa es construir árboles "tipo A" ("A-trees") en los que algunos de los taxones en el cladograma son colocados como ancestros de otros. Los árboles tipo A implican que las relaciones ancestro-descendiente reales pueden ser descubiertas, o al menos formalmente hipotetizadas. ¿Qué implica que un taxón sea colocado en continuidad estratigráfica con otro? La interpretación debe ser que el taxón potencialmente incluye una o más poblaciones que dieron origen al taxón derivado. Por lo tanto todos los taxones colocados en línea directa de descendencia representan construcciones artificiales que son impuestas por las limitaciones de la evidencia disponible. Estos taxones no son ancestros *per se*, pero sus miembros pueden incluir poblaciones ancestrales.
El método para obtener el índice de consistencia estratigráfica se aplicó al cladograma obtenido por Soibelzon et al., 2010; y se obtuvo un valor de 0.5, lo que implica una consistencia razonable entre las informaciones conjugadas y por lo tanto el cladograma es consistente con el registro fósil de los grupos. Sobre la base de éste se construyeron árboles evolutivos (A y X).
El árbol "tipo X" (Figura 1) nos permite realizar las observaciones que siguen: La posición de las especies de *Tremarctos y Arctodus* con respecto a *Plionarctos* implica la presencia de linajes fantasma (*sensu* Norrel, 1992), debido a que *Plionarctos* se registra desde el Mioceno tardío y las especies de *Tremarctos* y *Arctodus*, desde el Plioceno tardío. Por lo tanto existe una diferencia de aproximadamente 4,32 millones de años entre el primer registro de *Plionarctos* y el primero de *Tremarctos*, y de 4,7 Ma entre el primer registro de *Arctodus* y el primero de *Plionarctos* (ver Figura 1).

Dentro del clado formado por las dos especies de *Arctodus*, el rango estratigráfico de *A. simus* debe ser extendido ("range extension"; ver Smith, 1994), para construir el árbol evolutivo (Figura 1), ya que su especie hermana (*A. pristinus*) se registra desde el Plioceno tardío (aproximadamente 0,28 Ma antes). Lo mismo sucede, dentro del clado formado por las especies de *Tremarctos*, con *T. ornatus* ya que su rango estratigráfico debe ser extendido (comenzando en el Plioceno tardío). Aunque este caso puede explicarse mejor utilizando un árbol A (*vide infra*).
A partir de la construcción del árbol "tipo A" (Figura 2), podemos observar que *Plionarctos* es el grupo hermano del clado formado por *Tremarctos* y *Arctodus.* Por otra parte, es el primer taxón de la subfamilia que se registra.
En base a esto pueden hipotetizarse dos situaciones mutuamente excluyentes: *Plionarctos* pudo ser el ancestro de *Tremarctos* o el ancestro de *Arctodus.* Debido a la falta de evidencia concluyente, ya que los restos atribuidos son escasos y fragmentarios, no es posible inclinarse por una u otra hipótesis, pero es remarcable la opinión calificada de Kurtén (1966, 1967) y Tedford y Martin (2001) en el sentido de la gran similitud existente entre *Plionarctos* y *Tremarctos.*

El caso de *T. ornatus* es complicado; se puede pensar que *T. floridanus* sea el ancestro de *T. ornatus* (i. e. algunas poblaciones de *T. floridanus* son ancestrales a *T. ornatus*).

La divergencia de *Tremarctos* de la línea basal constituida por *Ursus* se habría dado unos 12 millones de años antes del presente (Mioceno medio), como lo sugieren los trabajos de O'Brien et al., (1985); Goldman et al., (1989); Waits et al., (1999) y Ruiz-García, (2000). Estas estimaciones de tiempo de separación entre líneas filéticas emparentadas fueron posibles mayormente a partir de estudios genéticos en especies actuales. Además, a partir de especímenes *T. ornatus* de Venezuela, Colombia y Ecuador, se obtuvieron datos moleculares que señalan que la divergencia de la población habría ocurrido hace 15-30 mil años antes del presente (Ruiz-Garcia, 2003). Sobre algunos de los momentos de la última fase del Pleistoceno, autores como Webb (1978) sugirieron que la mayoría de las tierras bajas del Norte de Colombia, incluyendo la región de Urabá y grandes partes de Panamá, eran secas y deforestadas, proveyendo un camino

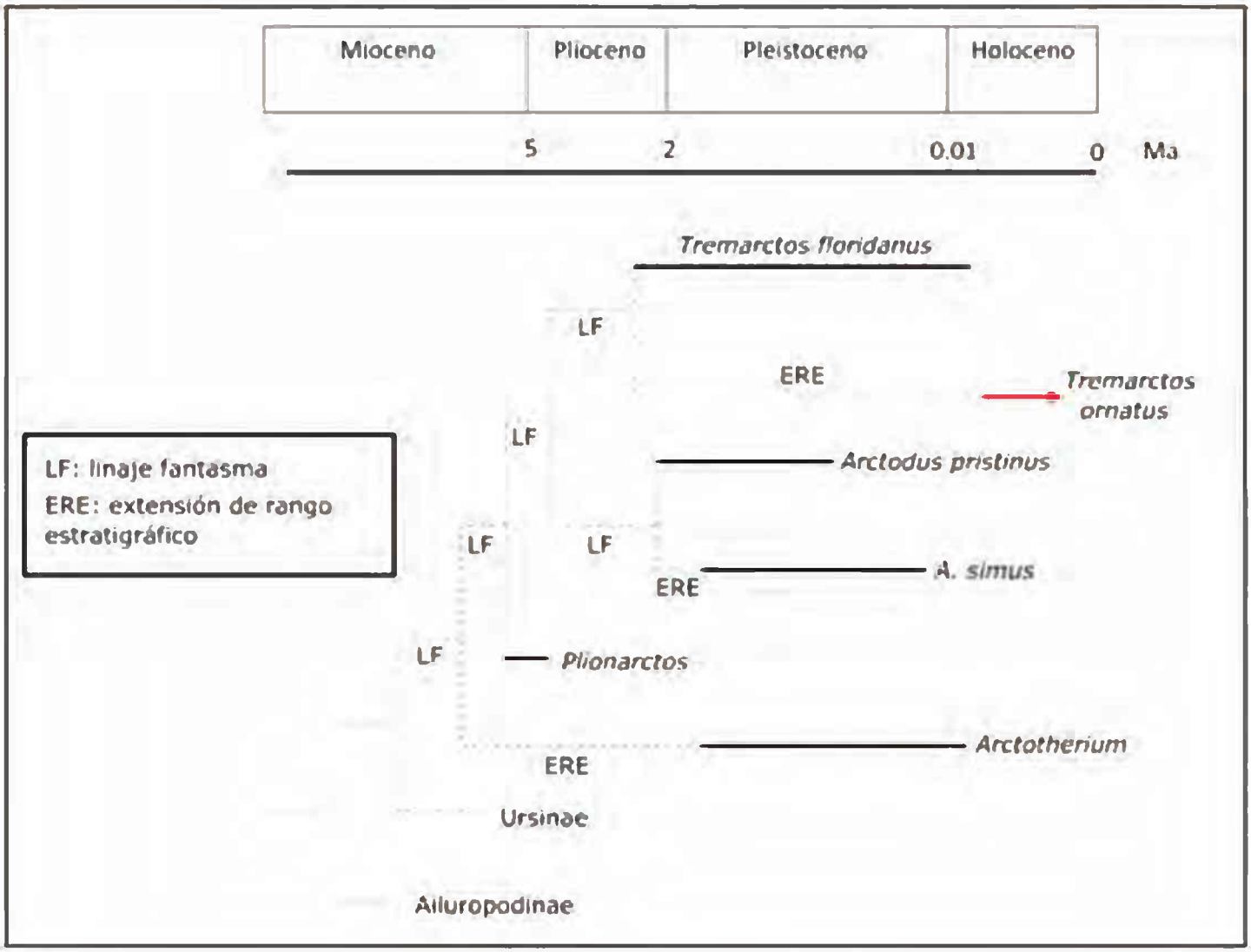

Figura 1. Árbol evolutivo "tipo X", en el que se enfatiza el clado formado por algunos taxones de la Subfamilia Tremarctinae, con sus respectivos biocrones (expresados en millones de años). Construido a partir del análisis filogenético realizado por Soibelzon et al., 2010.

para algunas especies para avanzar de América Central a América del Sur y viceversa. Webb (1978) también observó que más del 75% de las especies de mamíferos del norte de los Andes tiene ascendencia neártica.

También los botánicos han enfatizado en el origen del norte templado de muchas de las plantas del Páramo, y aún más importante las afinidades florales con la flora alta de Costa Rica (América Central) (Ruiz-Garcia, 2010). (Ver Figura 2).

Si bien el registro más antiguo para el oso andino es el mencionado arriba, nuestros análisis indican que su origen fue anterior como lo sugieren además estudios moleculares y otras evidencias indirectas (ver arriba). La falta de registro fósil de *T. ornatus* tanto en América del Norte, Central y del Sur podría tener dos explicaciones que no son mutuamente excluyentes: 1) probablemente *T. ornatus* se diferenció de su especie hermana, *T. floridanus*, en el Pleistoceno tardío. Como el primer registro de la especie extinta *T. floridanus* es claramente más antiguo (Plioceno tardío), que los registros del oso andino se considera que *T. ornatus* pudo haberse diferenciado, a partir de un pequeño número de individuos, por efecto fundador (*sensu* Mayr, 1954). Esta subpoblación debió quedar aislada de las

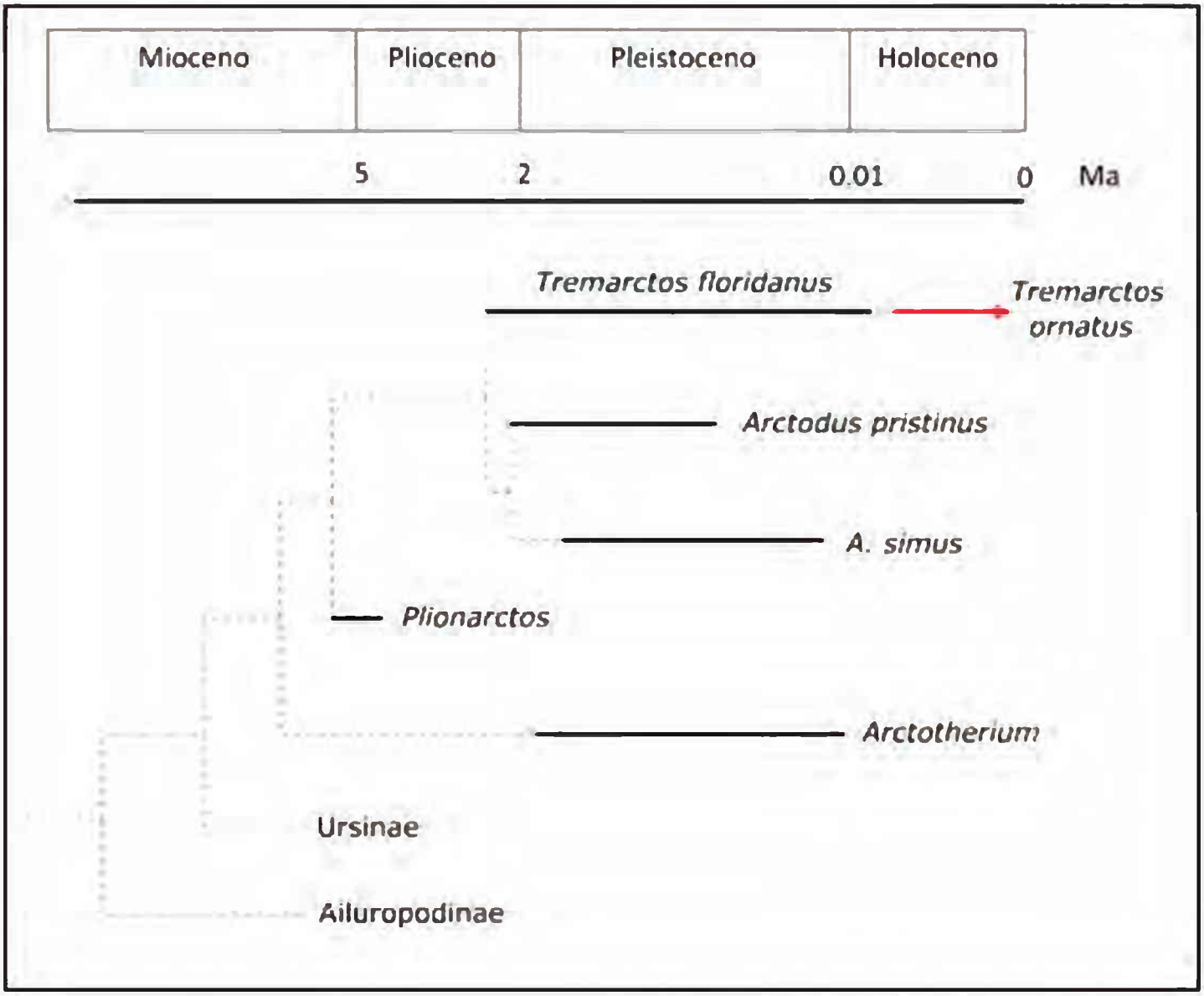

Figura 2. Árbol evolutivo "tipo A", en el que se enfatiza el clado formado por algunos taxones de la Subfamilia Tremarctinae, con sus respectivos biocrones (expresados en millones de años). Construido a partir del análisis filogenético realizado por Soibelzon et al., 2010.

poblaciones originales de *T. floridanus*, que habitaban América del Norte y Central, y luego haber colonizado la región andina de América del Sur hacia fines del Pleistoceno o comienzos del Holoceno.

De esta manera se habría dado la segunda invasión a América del Sur por parte de osos *tremarctinos*, ya que la primera sucedió en el Pleistoceno temprano, cuando se registra por primera vez la presencia de *Arctotherium* en la región pampeana (ver arriba), 2) La falta de registro fósil en América del Sur (anterior a los 7000 años antes del presente), puede deberse a que los ambientes donde actualmente habita el oso andino no son adecuados para la fosilización, de esta manera, se habría perdido la evidencia de una colonización mucho más temprana.

El resultado del análisis si bien concuerda con lo expresado por otros autores que se ocuparon con anterioridad del tema (e.g. Kurtén, 1966, Soibelzon, 2002, 2004, Soibelzon et al., 2005), revela que aún resta mucho por conocer sobre el registro fósil del Plioceno al Holoceno del norte de América del Sur.

Imagen: ***Tremarctos ornatus***

Bibliografía

Del Moral, J.F. y Bracho, A. Indicios indirectos de la presencia del oso andino *(Tremarctos ornatus* Cuvier, 1825) en el noroeste de Argentina. Revista Museo Argentino de Ciencias Naturales. 11 (1), 69-76. (2009).

Garshelis, David L. "Family Ursidae (Bears)". en Wilson, Don; Mittermeier, Russell. Handbook of the Mammals of the World. Volumen 1: Carnívoros. Barcelona: Lynx Edicions. (2009).

Goldman, D., Giri P.R. & O'Brien S.J. Molecular genetic-distance estimates among the *Ursidae* as indicated by one-and two dimensional protein electrophoresis. Evolution 43: 282-295. (1989).

Hitchin, R. y Benton, M.J. Congruence between parsimony and stratigraphy: comparisons of tree indices. Paleobiology 23 (1): 20-32. (1997).

Huelsenbeck, J. P. Comparing the stratigraphic record to estimates of phylogeny. Paleobiology 20: 470-483. (1994).

Huelsenbeck, J. P. y Rannala, B. Using stratigraphic information in phylogenetics. In Phylogenetic análisis of morphological data. J. J. Wiens, ed., p. 165-191. Washington, D.C.: Smithsonian Institution Press. (2000).

Kurtén, B. Pleistocene bears of North America. 1. *Genus Tremarctos*: Spectacled bears. Acta Zool. Fennica, 115: 1-120. (1996).

Kurtén, B. Pleistocene bears of North America: 2 *Genus Arctodus*, short faced bears. Acta Zoologica Fennica 117: 1-60. (1967).

Mayr, E. Change of genetic environment and evolution. En: Evolution as a Process Huxley, J. S., Hardy, A. C., y Ford E. B. (eds.): 157-180. Allen & Unwin, London. (1954).

McLellan, B. & D. Reiner. A review of bear evolution. Int. Conf. Bear Res. and Manage., 9 (1): 85-96. (1994).

Norrel, M. A. Taxic origin and temporal diversity: the effect of phylogeny. En: Extinction and phylogeny. Novacek, M. J. y Wheeler, Q. D. (eds.): 88-118. Columbia University Press, New York. (1992).

O' Brien, S.J., Nash, W.G., Wildt, D.E., Bush, M.E. & Benveniste, R.E. A Molecular solution to the riddle of the giant panda`s phylogeny. Nature 317: 140-144. (1985).

Peyton, B. Ecology, distribution and food habits of spectacled bears, *Tremarctos ornatus*, in Perú. Journal of Mammology, 61: 639-652. (1980).

Peyton, B. Spectacled bear conservation action plan. Pp. 157-164 en Servheen, C., Herrero, S., and Peyton, B. (eds.). Bears Status Survey and Conservation Action Plan. IUCN/SSC Bear and Polar Bear Specialist Groups. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK. (1998).

Peyton. B. Spectacled bear conservation action plan. Cap. 9 en: Servheen, C., Herrero, S., and Peyton, B. (eds.) Bears. Status Survey and Conservation Action Plan. IUCN/SSC Bear and Polar Bear Specialist Groups. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK. X-309 pp. (1999).

Ruiz-García, M. Análisis de la variabilidad genética del Oso Andino (*Tremarctos ornatus*) en Venezuela, Colombia y Ecuador a partir de 5 loci microsatélites (Strps): La población ecuatoriana revela una baja variabilidad genética. Actas del Taller para la formulación de una estrategia eco-regional para la conservación del Oso Andino, Riobamba, Ecuador. (2000).

Ruiz-García, M. Molecular population genetic analysis of the spectacled bear (*Tremarctos ornatus*) in the Northern Andean Area. Hereditas 138: 81-93. (2003).

Ruiz Garcia, M. The genetic demographic history and phylogeography of the Andean bear (*Tremarctos ornatus*) by means of microsatellites and mtDNA markers. En prensa.

Simpson, G. G. History of the Fauna of Latin America. Am. Scient. 38: 261-389. (1950).
Soibelzon, L.H., Tonni, E.P. y Bond, M. The fossil record of South American short-faced bears (*Ursidae, Tremarctinae*). Journal of South American Earth Sciences 20, 105–113. (2005).

Smith, A. B. Systematics and the fossil record documenting evolutionary patterns. Blackwell Sci-

entific Publ., London. 223 pp. (1994).

Soibelzon, L.H. Los Ursidae (Carnivora, Fissipedia) fósiles de la República Argentina. Aspectos Sistemáticos y Paleoecológicos. Tesis doctoral. Facultad de Ciencias Naturales y Museo (inédito). La Plata. (2002).

Soibelzon, L. H. Los Osos de América del Sur. Revista del Museo de La Plata, Facultad de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de La Plata. Vol. 3 N° 16, 71-74. (2002).

Soibelzon, L. H. Revisión de los tremarctinae (Carnivora Ursidae) fósiles de América del Sur. Revista Museo Argentino de Ciencias Naturales 6 (1), 107-133. (2004).

Soibelzon, L. H., Schubert B.W. y Posadas, P.E. A New Phylogenetic Analysis of Tremarctinae Bears. Actas del VII Simposio Brasileiro de Paleontología de Vertebrados I: 114. (2010).

Soibelzon, L. H. First description of milk teeth of fossil South American procyonid from the lower Chapadmalalan (Late Miocene-Early Pliocene) of "Farola Monte Hermoso", Argentina: Paleoecological considerations. Paläontologische Zeitschrift. (2010).

Stucchi, M., Salas-Gismondi, R., Baby, P., Guyot, J.-L., and Shockey, B. J. A 6,000+ year-old spectacled bear from an Andean cave in Peru. *Ursus*, 20:63-68. (2009).

Tedford, R. H. and Martin, J. Plionarctos, a Tremarctinae bear (Ursidae: Carnivora) from western North America. Journal of Vertebrate Paleontology 21 (2): 311-321. (2001).

Torres, D. ¿Cuántas Especies de Oso Hay en Suramérica?. Gaceta Ecológica, órgano divulgativo del Proyecto Ambiental Banco Andino. Mérida, Venezuela. 3: 4-5. (1992).

Torres, D. Fundamentos Para la Conservación del Oso Frontino. Gaceta Ecológica, órgano divulgativo del Proyecto Ambiental Banco Andino. Mérida, Venezuela. 4: 4-5. (1993).

Waits, L. P., Sullivan, J., O'Brien, S., and Ward, R. H. Rapid radiation events in the family Ursidae indicated by likelihood phylogenetic estimation from multiple fragments of mtDNA. Molecular Phylogenetics and Evolution 13: 82-92. (1999).

Webb, S. D. A history of savanna vertebrates in the New World. Part II: South America and the Great Interchanges. Ann. Rev. Ecol. Syst., 9: 393-426. (1978).

Webb, S. D. Mammalian Faunal Dynamics of the Great American Interchange. Paleobiology 2: 216-234. (1976).

Wills, M. A. Congruence between phylogeny and stratigraphy: randomization tests and the gap excess ratio. Systematic Biology 48: 559-580. (1999).

Woodburne M. O. The Great American Biotic Interchange: Dispersals, Tectonics, Climate, Sea Level and Holding Pens. Journal of Mammalian Evolution. Springer Netherlands. 1-20. (2010).