

UNIVERSIDAD NACIONAL DE LA PLATA
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y MUSEO

**"LOS URSIDAE (CARNIVORA, FISSIPEDIA) FÓSILES
DE LA REPÚBLICA ARGENTINA.**

ASPECTOS SISTEMÁTICOS Y PALEOECOLÓGICOS"



LEOPOLDO H. SOIBELZON

VOLUMEN I

Director: Dr. EDUARDO P. TONNI

TESIS PARA OPTAR AL TÍTULO DE DOCTOR EN CIENCIAS NATURALES

LA PLATA, 2002

A las cuatro mujeres más importantes en mi vida: mi madre, mi esposa y mis dos hijas.

La ilustración de la tapa fue tomada del libro “Mamíferos fósiles del Paraguay” con permiso de los autores (Carlini y Tonni).

“Throughout history, humans have been influenced by the existence of the bear. To many, the bear has become a living symbol of the untouched wilderness, of clear lakes and primeval forest. To others, the bear is a spiritual force, revered and sacred, capable of healing or renewal. In our vision the bear can range from shuffling clown to demonic beast of legendary ferocity. Clearly there is something about these animals that pulls at the emotions and stimulates our interest.”

Terry Domico (1988)

Agradecimientos

Es tan grande la cantidad de personas a las que debo agradecer por haber colaborado conmigo, de una u otra manera durante los cuatro años que me llevó realizar este trabajo, que espero no olvidar a nadie.

En primer lugar deseo expresar mi más sincero agradecimiento a Eduardo P. Tonni y Mariano Bond por su constante apoyo y dedicación. Por la paciente y minuciosa lectura crítica de los manuscritos; por las sugerencias realizadas, que contribuyeron decisivamente a enriquecer el trabajo. A E.P.T. por su ayuda constante con relación a las cuestiones estratigráficas y por sus buenos consejos. A M.B. por las frecuentes discusiones sobre la morfología dentaria, los caracteres utilizados en el análisis filogenético y su ayuda en la localización de ejemplares en las colecciones del MACN. Finalmente a ambos, por su aliento y contagioso entusiasmo frente a cada pequeño paso que fui dando.

Al †Dr. Bjorn Kurtén de quien he aprendido sobre los úrsidos fósiles a través de sus excelentes publicaciones.

Al Dr. Trinidad de Torres por el envío de su tesis doctoral (trabajo de consulta permanente durante el desarrollo de esta tesis) y sus trabajos sobre *U. spelaeus*.

A mis profesores y compañeros de trabajo: Susana Bargo, Paula Bona, Fredy Carlini, Adriana Candela, Marcelo De la Fuente, Cecilia Deschamps, Marta Fernandez, Zulma Gasparini, Javier Gelfo, Pancho Goin, Max, Omar Molina, Juanjo Molly y Javier Posik (por la preparación de materiales fuera de horario), Ulyses Pardiñas, Rosendo Pascual, Marcelo Reguero, Gustavo Scillato-Yané, Claudia Tambussi, Carolina Vieytes, Sergio Vizcaíno, Guiomar Vucetich y Laura Zampati. Todos ellos han prestado su colaboración, de una u otra manera, durante la realización de este trabajo.

Al Dr. Rosendo Pascual por haberme abierto las puertas del Departamento Científico Paleontología de Vertebrados y de su biblioteca. Por estar siempre dispuesto a discutir cuestiones relacionadas con mi tema de trabajo.

A Guillermo Lopez, responsable de mi acercamiento al Departamento Científico Paleontología Vertebrados y asesor indispensable y desinteresado.

A mis compañeros de laboratorio Guille, Adriana, Paulita y Javier por soportarme aun en las peores crisis, acompañarme, aconsejarme y alentarme.

A Pancho Prevosti por el aporte desinteresado a través de largas y frecuentes discusiones.

A Paula Posadas, Edgardo Ortiz Jaureguizar y Mariano Donato, por su colaboración en la realización del análisis filogenético.

A Fredy Carlini, por sus consejos y la valiosa ayuda que me brindó durante estos años.

A Ulyses Francisco Javier Pardiñas por sus importantes aportes sobre cuestiones bioestratigráficas y muchas otras.

A Marta Fernandez por su asesoramiento y posterior discusión con relación a la contrastación de la hipótesis filogenética contra la estratigrafía.

A Guiomar Vucetich por el préstamo de bibliografía y la lectura crítica de algunos resúmenes.

A Pablo Marino, por su inestimable ayuda en la revisión final de la bibliografía.

A Martín Ubilla y Daniel Perea por su colaboración y amistad; por estar siempre dispuestos a discutir mis resultados y alentarme, pese a que nunca tuvimos la misma visión sobre la filogenia y sistemática de los osos.

A Gabriela Luna por el envío constante de bibliografía desde el primer mundo.

A Esteban Soibelzon por su colaboración permanente, especialmente en lo referente al trabajo sobre imágenes.

A Julio Busatto por su colaboración en las tareas de campo.

A Claudia Tambussi por darme el “empujón” definitivo para terminar este trabajo.

A Jorge San Cristobal por su constante y desinteresada tarea docente durante los trabajos de campo.

A Cecilia Deschamps por estar siempre dispuesta a darme una mano.

Al Dr. Manceñido por su ayuda en las cuestiones nomenclaturales.

A todos mis amigos y compañeros de Universidad, especialmente Alejandro Riccheri, Andrés Giallombardo, Paula Posadas, Mariana Guio, Juan Laborde y Pablo Marino y Gonzalo Veiga por su constante apoyo y aliento.

A Sergio Vizcaíno y Susana Bargo por el asesoramiento en lo referente a la estimación de la masa corporal.

A Nacho Noriega por su colaboración en lo referente a las localidades fosilíferas entrerrianas.

A José Bonaparte, Alejandro Kramarz y Stella (MACN Paleontología de Vertebrados) por abrirme las puertas de la colección del MACN.

A Olga Vaccaro (MACN Mastozoología); Dr. Webb, Russ Mc Carty, Mark Frank, Erika Simons (FMNH); Dr. Tedford, Julián Faivovich, Diego Pol, Inés Horovitz

(AMNH); Dr. Andy Carrant (NHM, Londres); Dr. Christian De Muizzon y Francois Pujos (MNHNP); Sr. Daniel Bo (MMPH); Sr. Jorge Petrocelli (MCA); Sr. Jorge Cabañez (Liceo Young); Diego Verzi y Mariano Merino (MLP zool).

Especialmente a los Doctores Webb, Tedford y Carrant por su amabilidad y la ayuda recibida durante mi estadía en sus Instituciones.

A Richard Madden por el envío de bibliografía y sus animadas charlas.

A Agustín Viñas por las ilustraciones y a Néstor por su excelente predisposición para realizar fotocopias y trabajos de anillado.

Al CONICET; Fundación Antorchas; Office of Grants and Fellowships del AMNH; ANPCyT PICT 1961; Secretaría de Ciencia y Técnica de la UNLP por el apoyo económico brindado.

A Rayomedic, La Plata por las radiografías de los ejemplares fósiles.

A Marcelo Stucchi por el envío de bibliografía referente a *T. ornatus*.

A Alvaro Mones, por cederme información sobre un resto fósil estudiado por él en el Paläontologische Institut und Museum der Universität Zürich de Suiza.

Finalmente deseo expresar mi más profundo agradecimiento a todas las niñeras “ad honorem” fundamentalmente las dos abuelas, Clara, Laura y Cholita, Amalia y Mariana que cuidaron a mis hijas durante este tiempo.

ÍNDICE

VOLUMEN I

RESUMEN	i-iii
I. INTRODUCCIÓN	1
I.1. Los Ursidae actuales.....	2
I.2. La subfamilia Tremarctinae.....	4
I.3. Antecedentes en el estudio de los Tremarctinae.....	8
I.4. Objetivos.....	28
I.5. Hipótesis.....	29
I.6. Abreviaturas.....	29
II. MÉTODOS	33
II.1. De la revisión sistemática y descripción de los taxones.....	33
II.1.1. Pasos seguidos durante la realización del presente trabajo.....	33
II.1.2. Medidas relevadas sobre los restos fósiles.....	34
II.2. Del análisis filogenético.....	38
II.2.1. Taxones.....	39
II.2.2. Análisis de caracteres.....	40
II.2.3. Polarización.....	57
II.2.4. Análisis cladístico.....	58
II.2.5. Estimación del nivel de confianza de los datos.....	58
III. REVISIÓN SISTEMÁTICA Y DESCRIPCIÓN DE LOS TAXONES	60
III.1. Introducción.....	60
III.2. Subfamilia Tremarctinae Merriam y Stock, 1925.....	62
III.3. <i>Arctotherium</i> Bravard, 1857.....	64
III.4. <i>A. vetustum</i> Ameghino, 1885.....	67
III.5. <i>A. brasiliense</i> (Lund, 1840).....	87
III.6. <i>A. latidens</i> Bravard, 1857.....	91
III.7. <i>A. bonariense</i> (Gervais, 1852).....	113
III.8. <i>A. tarijense</i> Ameghino, 1902.....	123
III.9. <i>Arctotherium</i> sp.	137
III.10. Conclusiones.....	137
IV. ANÁLISIS FILOGENÉTICO	139
IV.1. Introducción.....	139
IV.2. Hipótesis filogenéticas previas.....	140
IV.2.1. Trajano y Ferrarezzi (1994).....	140
IV.2.2. Perea y Ubilla (1998).....	145
IV.3. Materiales utilizados en el análisis.....	147
IV.4. Resultados.....	148

IV.4.1. Descripción de los cladogramas obtenidos.....	148
IV.4.2. Caracteres que sustentan los clados presentes en el árbol de consenso estricto.....	149
IV.4.3. Comportamiento de los caracteres multiestado.....	149
IV.5. Discusión.....	152
IV.5.1. Relaciones de los Tremarctinae con las otras subfamilias de Ursidae.....	151
IV.5.2. Relaciones entre los clados y taxones de la subfamilia Tremarctinae	154
IV.6. Conclusiones.....	164
IV.7. Consideraciones sobre el posible significado de los caracteres observados sobre los dientes deciduos de <i>A. tarijense</i>	166
V. MARCO ESPACIO-TEMPORAL.....	169
V.1. Introducción.....	169
V.1.1. Cronología y bioestratigrafía del Cuaternario en la región pampeana.....	169
V.1.2. El registro fósil de la subfamilia Tremarctinae.....	171
V.1.3. Distribución geográfica de la subfamilia Tremarctinae.....	172
V.1.4. Gran Intercambio Biótico Americano (GABI).....	173
V.1.5. Hipótesis biogeográficas sobre la distribución de <i>Arctotherium</i>	175
V.2. Espacio, tiempo y forma.....	176
V.2.1. El registro fósil de <i>Arctotherium</i> en la Argentina.....	176
V.2.2. Distribución geográfica de <i>Arctotherium</i> en la Argentina.....	181
V.2.3. Consideraciones biogeográficas.....	182
V.2.4. Relaciones filogenéticas y evidencia estratigráfica.....	184
V.3. Conclusiones.....	188
VI. PALEOECOLOGÍA.....	191
VI.1. Dieta.....	191
VI.2. Paleopatologías.....	196
VI.3. Dimorfismo sexual.....	197
VI.4. Estimación de la masa corporal.....	200
VI.5. Breve comentario sobre el hallazgo de tres individuos asociados de <i>A. latidens</i>	204
VI.6. Conclusiones.....	205
VII. CONCLUSIONES GENERALES Y PERSPECTIVAS PARA FUTURAS INVESTIGACIONES.....	207
VII.1. Conclusiones generales.....	207
VII.2. Perspectivas para futuras investigaciones.....	213
VIII. BIBLIOGRAFÍA.....	214
FIGURAS, TABLAS Y ANEXOS.....	Volumen II

VOLUMEN II

TABLAS

del CAPÍTULO III

- III.a. Medidas del cráneo de las especies de *Arctotherium* registradas en la Argentina.
- III.b. Medidas de la mandíbula de las especies de *Arctotherium* registradas en la Argentina.
- III.c. Medidas de premolares y molares superiores.
- III.d. Cuadro comparativo de la morfología de los incisivos superiores de las especies *Arctotherium vetustum*, *A. latidens* y *A. tarijense*.
- III.e. Cuadro comparativo de la morfología de los principales dientes yugales superiores de las especies de *Arctotherium* registradas en la Argentina.
- III.f. Medidas de premolares y molares inferiores.
- III.g. Cuadro comparativo de la morfología de los incisivos inferiores de las especies *Arctotherium vetustum* y *A. latidens*.
- III.h. Cuadro comparativo de la morfología de los principales dientes yugales inferiores de las especies de *Arctotherium* registradas en la Argentina.

del CAPÍTULO IV

- IV.a. Caracteres utilizados para construir la matriz de datos.
- IV.b. Matriz de datos.

del CAPÍTULO V

- V.a. Distribución temporal de los Ursinae y Tremarctinae en América del Norte.

del CAPÍTULO VI

- VI.a. Valores del ancho de los caninos (LBL) superiores e inferiores de *A. latidens*, sexo de cada ejemplar, clases de tamaño y frecuencias.
- VI.b. Cálculo de la masa corporal a partir de la longitud cóndilo-basal (LCB) aplicando las ecuaciones de Valkenburgh (1990).
- VI.c. Cálculo de la masa corporal a partir de la longitud mesiodistal del M₁ aplicando las ecuaciones de Valkenburgh (1990).
- VI.d. Cálculo de la masa corporal de *A. latidens* a partir de la longitud del húmero (LH) y del fémur (LF) aplicando las ecuaciones de Anyonge (1993).

FIGURAS

del CAPÍTULO II

- II.1. Cúspides principales presentes en las series P⁴-M² y P₄-M₃.
- II.2. Medidas tomadas sobre las principales piezas yugales.
- II.3. Principales medidas tomadas sobre el cráneo.
- II.4. Medidas tomadas sobre la mandíbula

del CAPÍTULO III

- III.1. MACN A-1277 calcotipo de *Arctotherium vetustum*. A vista oclusal, B vista externa, C vista interna.
- III.2. MACN 1201 *A. vetustum* (sintipo de *Paractotherium pamparum*, tipo de *Arctotherium (Pseudarctotherium) debilis*, tipo de *Pseudarctotherium lundii*). A vista dorsal; B vista lateral.
- III.3. *A. vetustum* (MMMP 1233M). A vista anterior; B vista palatal; C vista dorsal; D vista lateral.
- III.4. *A. vetustum* (MMMP 1233M). A vista lateral; B vista oclusal.

- III.5. Principales piezas de las series yugales superiores e inferiores de las especies registradas en la Argentina. *A. vetustum* (MMMP 1233M) A P⁴-M², B P₄-M₃; *A. latidens*, C (MACN 2547) P⁴-M², D (MMPH 018) P₄-M₃; *A. bonariense* (MACN 18599) E P⁴-M², F P₄-M₃; *A. tarijense* G (MACN 971) P⁴-M², H (MACN 2667) P₄-M₃.
- III.6. *A. brasiliense*. A hemimandíbula izq. (UZM 5249); B P¹, P³, P⁴ y M¹ (UZM 5715); C M₁₋₂ (UZM 5721-5722); D M₂ (UZM 5723) (tipos de *Ursus brasiliensis*).
- III.7. *A. brasiliense* (MACN 1453 tipo de *Arctotherium wingei*). A. vista oclusal; B vista lateral.
- III.8. MACN 43 tipo de *Arctotherium latidens*. A vista anterior; B vista palatal; C vista dorsal; D vista lateral.
- III.9. *A. latidens* (BMNH 32915 tipo de *Arctotherium angustidens*). A vista anterior; B vista palatal; C vista dorsal; D vista lateral.
- III.10. *A. latidens* (BMNH 32916 tipo de *Arctotherium angustidens*). A vista lateral; B vista oclusal.
- III.11. *A. latidens* (MACN 5132 tipo de *Arctotherium candiotti*). A vista anterior; B vista palatal; C vista dorsal; D vista lateral.
- III.12. *A. bonariense* (MNHN PAM 264 tipo de *Ursus bonariensis*). A vista lateral externa; B m₁₋₂.
- III.13. *A. bonariense* (MACN 2668 sintipo de *Pararctotherium enectum*) A vista lateral y B vista oclusal; *A. bonariense* (MACN 9646 tipo de *Pararctotherium pamparum crassidens*) C vista lateral y D vista oclusal.
- III.14. *A. bonariense* (MACN 18599). A vista anterior; B vista palatal; C vista dorsal; D vista lateral.
- III.15. MACN 1458 tipo de *Arctotherium tarijense*. A vista oclusal; B vista lateral externa.
- III.16. *A. tarijense* (MACN 2667 tipo de *Pararctotherium enectum*). A vista lateral; B vista oclusal.
- III.17. *A. tarijense* (MACN 971 tipo de *Pararctotherium pamparum*). A vista anterior; B vista palatal; C vista dorsal; D vista lateral.
- III.18. MACN 8582 A vista lateral externa; B radiografía en la misma vista que A; C esquema de las piezas observadas en B; D y E m₁; F y G m₂. Tomada de Soibelzon y Carlini (ms).
- III.19. *A. tarijense* MACN 8582: A, B y C dI₂; D y E dC. *A. latidens*, MACN 6132: F y G dC. *A. tarijense*, MACN 8582: H y I dP₃; J y K dP₄. *A. tarijense*, MLP 92-XI-27-1: L y M dP₄; MLP 92-XI-28-1: N y O dP₄. *A. tarijense*, MACN 8582: P y Q dP₄.

del CAPÍTULO IV

- IV.1. Cladograma original presentado por Trajano y Ferrarezzi (1994)
- IV.2. Cladograma obtenido a partir de la matriz de datos construida sobre la base de los caracteres utilizados por Trajano y Ferrarezzi (1994).
- IV.3. Cladograma obtenido al analizar la matriz de datos construida a partir de los caracteres considerados por Perea y Ubilla (1998).
- IV.4. Sinapomorfías y homoplasias en el primer cladograma obtenido.
- IV.5. Sinapomorfías y homoplasias en el segundo cladograma obtenido.
- IV.6. Sinapomorfías y homoplasias en el cladograma de consenso estricto.
- IV.7. Valores de Bremer support relativo y absoluto en el cladograma de consenso estricto.

del CAPÍTULO V

- V.1. Cronología del Pleistoceno y Holoceno de la región pampeana de la Argentina.
- V.2. Distribución cronoestratigráfica de la subfamilia Tremarctinae.
- V.3. Distribución geográfica de los Tremarctinae.
- V.4. Distribución geográfica de *A. latidens* en la República Argentina
- V.5. Distribución geográfica de *A. vetustum* y *A. bonariense* en la República Argentina.
- V.6. Distribución geográfica de *A. tarijense* en la República Argentina.

- V.7. Cladograma de consenso a nivel genérico superpuesto al mapa de América.
- V.8. Obtención del índice de consistencia estratigráfica para el primer cladograma.
- V.9. Obtención del índice de consistencia estratigráfica para el segundo cladograma.
- V.10. Árbol evolutivo “tipo X”.
- V.11. Árbol evolutivo “tipo A” construido a partir del primer cladograma.
- V.12. Árbol evolutivo “tipo A” construido a partir del segundo cladograma.
- V.13 Estimación de los biocrones de cada taxón y del tiempo transcurrido entre el primer registro de un taxón y el de su grupo hermano.

del CAPÍTULO VI

- VI.1. Frecuencias para las distintas clases de tamaño de los caninos de *A. latidens*.

ANEXOS

Anexo1 Tremarctos.

Figura A.1.1. Cráneo y mandíbula de *T. ornatus* (MACN zool 17831). A vista anterior; B vista lateral; C vista palatal; D vista dorsal; E mandíbula en vista lateral.

Figura A1.2. Cráneo y mandíbula de *T. floridanus* (UF 7454). A vista anterior; B vista lateral; C vista palatal; D vista dorsal; E vista lateral de la mandíbula.

Tabla A1.1. Medidas del cráneo de *Tremarctos*.

Tabla A1.2. Medidas de la mandíbula de *T. floridanus*

Tabla A1.3. Medidas de las series dentarias inferiores de *Tremarctos*.

Tabla A1.4. Medidas de las series dentarias superiores de *Tremarctos*.

Anexo2 Plionarctos.

Figura A2.1. *Plionarctos* sp. A P3-4 M1 (AMNH 105009); B M2 (AMNH 132697); C mandíbula en vista oclusal (AMNH 105009); D mandíbula en vista lateral externa (AMNH 105009); E m1-2 (AMNH 95599).

Tabla A2.1. Medidas de la mandíbula de *Plionarctos*.

Tabla A2.2. Medidas de las series dentarias inferiores de *Plionarctos*.

Tabla A2.3. Medidas de las series dentarias superiores de *Plionarctos*.

Anexo3 Arctodus.

Figura A3.1. Cráneo y mandíbula de *A. pristinus* (UF 154288). A vista lateral; B vista ventral; C vista dorsal; D mandíbula en vista lateral (UF 81692).

Figura A3.2. Cráneo y mandíbula de *A. simus*. A vista anterior (AMNH 99209); B vista lateral (AMNH 30492); AMNH 99209 C vista ventral, D vista dorsal ; E mandíbula vista lateral (AMNH 25531).

Tabla A3.1. Medidas del cráneo de *Arctodus*

Tabla A3.2. Medidas de la mandíbula de *Arctodus*

Tabla A3.3. Medidas de las series dentarias inferiores de *Arctodus*.

Tabla A3.4. Medidas de las series dentarias superiores de *Arctodus*.

Anexo 4 Los osos en internet.

Listado de direcciones de páginas web con información sobre los Tremarctinae y los Ursidae en general.

RESUMEN

El objetivo de este trabajo era realizar un estudio sistemático, filogenético y paleoecológico sobre las especies de Ursidae Tremarctinae del Pleistoceno de la Argentina; pero debido a que se obtuvieron distintos subsidios se pudieron estudiar todos los taxones de la subfamilia. A raíz del trabajo realizado, se brinda la primer hipótesis filogenética para todos los taxones de la subfamilia Tremarctinae, excepto *Plionarctos* que es tratado a nivel genérico; se revisa la sistemática de las especies registradas en la República Argentina y la procedencia estratigráfica de los ejemplares colectados, con un refinamiento de los aspectos bioestratigráficos; por último se tratan algunos aspectos paleoecológicos, como los relacionados con la dieta, paleopatologías, estimación de la masa y dimorfismo sexual.

Se reconoce un solo género (*Arctotherium* Bravard, 1857) para las especies registradas en América del Sur. *Arctotherium* agrupa a las cinco especies reconocidas: *A. vetustum* Ameghino, 1885, *A. brasiliense* (Lund, 1840), *A. latidens* Bravard, 1857, *A. bonariense* (Gervais, 1852) y *A. tarijense* Ameghino, 1902. *Arctotherium* se registra sólo en América del Sur, desde el Ensenadense (Pleistoceno Inferior a Medio) hasta el Lujanense (Pleistoceno Superior a Holoceno Inferior). *A. vetustum* se registra en la Argentina durante el Bonaerense (Pleistoceno Medio) y al menos un individuo hallado en Brasil correspondería a este taxón; *A. brasiliense* se registra en el Pleistoceno Superior en Venezuela y en el Pleistoceno Superior? en Brasil y Bolivia; *A. latidens* se registra en la Argentina y Bolivia en el Ensenadense; *A. bonariense* se registra en la Argentina en el Bonaerense y Lujanense; por último *A. tarijense* se registra en la Argentina durante el Bonaerense y Lujanense, en Chile y Uruguay en el Lujanense Superior y en Bolivia en el Pleistoceno. No se posee información certera sobre la procedencia estratigráfica de los tremarctinos registrados en Bolivia y Brasil.

El análisis filogenético se realizó considerando diez taxones terminales como “in group” y un taxón como “out group”; se utilizaron 43 caracteres craneanos, mandibulares y dentarios. El análisis de la matriz de datos arrojó el mismo resultado bajo los dos esquemas de pesado propuestos. En ambos casos se obtuvieron dos cladogramas igualmente simples. Los cladogramas resultantes se diferencian únicamente en la posición de *Plionarctos*, dado que para este taxón sólo se cuenta con material muy fragmentario presenta un gran número de caracteres no comparables. *Tremarctos* es monofilético como así también *Arctodus*, que

es el grupo hermano de *Arctotherium*. El grupo formado por las especies de *Arctotherium* resulta monofilético y es el clado que presenta mayor valor de “Bremer support” y mayor número de sinapomorfías. *A. vetustum* es la especie basal de este clado. *A. brasiliense* quedó fuera del clado formado por *A. tarijense* y *A. bonariense* a los que se la relacionaba tradicionalmente. *A. latidens* resultó ser hermano del clado formado por *A. tarijense* y *A. bonariense*, ubicándose en el cladograma en una posición intermedia entre estos últimos y *A. brasiliense*. El “Bremer support” relativo muestra los valores más altos para dos cladogramas: 1) el par *A. tarijense* + *A. bonariense* (39%) y 2) el clado formado por las especies de *Arctotherium* (32%).

Arctotherium probablemente poseía una dieta omnívora formada por gran diversidad de componentes, pero con un predominio más o menos marcado de ítems de origen animal. Entre los ítems de origen animal, probablemente la carne y hueso de mamíferos formaban parte esencial de su dieta, esto no implica que únicamente cazara a sus presas en forma activa sino que su enorme tamaño y poderío físico podría haberle permitido disputar el fruto de la cacería a los otros carnívoros pleistocenos. También el carroñeo sobre carcasas de megaherbívoros probablemente haya sido un comportamiento frecuente.

Sin duda las patologías más comunes en *Arctotherium* son las derivadas del tremendo desgaste de la superficie oclusal de las coronas de los molares superiores e inferiores, que en varios casos deja expuesta la cavidad pulpar. Se han observado algunos restos donde el desgaste de los molares es más pronunciado de un lado que del otro, lo que se interpreta como una preferencia del animal por masticar de un lado o del otro. Le siguen en frecuencia las derivadas de la masticación de objetos duros (probablemente huesos largos) que producen la rotura parcial de la corona de alguna/s piezas dentarias. Son también frecuentes las caries producidas probablemente por la ingestión de alimentos ricos en carbohidratos como la miel o las frutas. Por último, algunos huesos largos de gran tamaño presentan patologías aún no determinadas.

Se logró distinguir a machos y hembras en *A. latidens* utilizando el ancho de los caninos superiores e inferiores. Los machos poseen anchos de canino de entre 26,6 y 29,5 mm y las hembras de entre 22,5 a 26 mm.

La masa estimada para *Arctotherium* (100 a 1100 kg) se encuentra dentro del rango de valores conocidos para los Ursidae de gran tamaño. Las ecuaciones que trabajan con medidas craneanas y dentarias probablemente subestiman la masa de *Arctotherium*; mientras que estimaciones más cercanas a lo que se cree fue la masa de estos osos se obtuvieron a partir de medidas del estilopodio.

“Y cuando yo vi estos huesos acabé de persuadirme que en esta tierra hubo gigantes”.

Diego de Ocaña (1607)

I. INTRODUCCIÓN

América del Sur se mantuvo aislada de los otros continentes durante la mayor parte del Cenozoico. El aislamiento finalizó hace unos 3,1 a 2,8 Ma con la desaparición de la barrera marina que existía entre el noroeste de Colombia y el sur de Panamá (Coates y Obando, 1996). Luego del establecimiento del Istmo de Panamá, se produjo un evento de intercambio faunístico entre América del Norte y América del Sur conocido como Gran Intercambio Biótico Americano (Marshall *et al.*, 1982b). La mayor parte de las familias del orden Carnivora (Eutheria: Mammalia) arribaron a América del Sur en este evento con excepción de los Procyonidae que se registran desde el Huayqueriense (Mioceno Superior) en América del Sur. Los Procyonidae han sido considerados los “heraldos” del Gran Intercambio Biótico Americano, ya que arribaron a América del Sur tempranamente con respecto al resto de los taxones que participaron del evento.

Los registros más antiguos de inmigrantes, procedentes de América del Sur, en el sur de California corresponden a la parte final del Chron Gauss; están representados por roedores y edentados (Webb, 1985). Los inmigrantes provenientes de América del Norte hacen su aparición en América del Sur en el Marplatense correlacionado con la primera parte del Chron Matuyama (Cione y Tonni, 1995b).

En América del Sur, donde no existían hasta ese momento carnívoros placentarios, los inmigrantes holárticos experimentaron una gran radiación adaptativa que resultó en la aparición de nuevos géneros y especies.

Entre los inmigrantes, los Tremarctinae (Ursidae: Carnivora) se diversificaron en América del Sur durante el Ensenadense (Pleistoceno Inferior a Medio) y, excepto una especie, se extinguieron a finales del Lujanense (Pleistoceno Superior). No hay, hasta el momento, restos fósiles de tremarctinos que evidencien su presencia en el Holoceno de América del Sur.

El único Tremarctinae superviviente, el oso de anteojos, vive actualmente en las cordilleras del oeste de América del Sur (ver Yerena Ocando, 1987). No se tiene certeza sobre la participación o no de esta especie en el Gran Intercambio ya que, hasta el momento, no ha sido registrada en estado fósil en ninguna de las Américas, esto es llamativo ya que la otra especie del género se registra en América del Norte desde el Plioceno hasta el Pleistoceno Superior.

I.1. Los Ursidae actuales

Dentro de la familia Ursidae Gray 1825, se reconocen tres géneros actuales y ocho especies distribuidas en Eurasia y América del Norte, en las montañas Atlas del norte de África y en los Andes de América del Sur. Hall (1981) reconoce tres subfamilias actuales: Tremarctinae, con el género *Tremarctos*; Ursinae, con *Ursus*; y Ailuropodinae con *Ailuropoda*. La posición sistemática de *Ailuropoda* sigue siendo hoy una cuestión de amplio debate; ya que algunos autores incluyen al taxón dentro de una subfamilia de Ursidae (Ailuropodinae), mientras que otros dentro de una familia distinta (Ailuropodidae). La subfamilia Agriotherinae no tiene representantes actuales, en América del Norte se la registra desde el Oligoceno “Chadronian”; contiene entre otros al género *Ursavus* considerado el precursor de la familia Ursidae.

Los Ursidae actuales miden entre 1 y 2,8 metros de longitud total y tienen una masa de entre 27 y 780 kg (existen registros de machos de *U. maritimus* de alrededor de una tonelada). Los machos suelen ser un 20% por ciento más grandes que las hembras. El pelaje es largo y espeso, y el pelo es generalmente de un sólo color, a menudo marrón, negro o blanco. Como excepciones *Tremarctos ornatus*, el “oso de anteojos”, tiene un par de círculos de pelo blanco rodeando los ojos y *Ailuropoda melanoleuca*, el “oso panda”, tiene un patrón de coloración blanco y negro bien definido.

Los osos tienen una gran cabeza, un cuerpo pesado y robusto, patas cortas y poderosas, cola corta, y ojos pequeños. Las orejas son pequeñas, redondeadas y erectas. Presentan cinco dedos en las cuatro extremidades. Las uñas son fuertes y recurvadas.

El cráneo es masivo y en las especies actuales las bulas timpánicas no están infladas. El hueso lagrimal se encuentra reducido hasta constituir un anillo vestigial

alrededor del foramen nasolagrimal. En la mayoría de los géneros la fórmula dentaria decidua es DI 3/3 DC 1/1 DP 4/4. Esta es la fórmula máxima, pero en los Ursinae se verifica una reducción del número de premolares deciduos; la fórmula definitiva es I 3/3, c1/1, P 4/4, M 2/3. En los Ursinae es común la reducción de los premolares 2 y 3 superiores e inferiores. Los incisivos no se encuentran especializados, los caninos son elongados, los primeros tres premolares se encuentran reducidos o ausentes y los molares poseen una corona ancha y baja de tipo bunosecodonte. La cuchilla carnífera no está desarrollada como tal.

El oso andino (*Tremarctos ornatus*) es una especie sumamente importante en los ecosistemas andinos neotropicales. Su posición en la pirámide trófica como gran depredador y su alta capacidad como dispersor de una múltiple y variada cantidad de semillas ha fomentado su elección como una especie paraguas (Ruiz-García, 2000).

Tremarctos ornatus tiene algunas características únicas entre los osos vivos (Ewer, 1973): 1. una depresión profunda en el cuerpo de la mandíbula inmediatamente por delante de la fosa masetérica (Pocock, 1917). Esta “fosa premasetérica” aloja una extensión posterior del vestíbulo oral en forma de bolsillo (Davis, 1955). 2. El notable decrecimiento en la masa del músculo masetero superficial y el incremento en masa del músculo zigomático-mandibular (Davis, 1955). 3. Es la única especie donde es invariable la presencia de un foramen entepicondilar en el húmero (Davis, 1964; Kurtén, 1966). En la superficie plantar (Pocock, 1914) y en el *baculum* (Mondolfi, 1983) *T. ornatus* también presenta algunas características poco comunes entre los osos.

Según Mondolfi (1983) los otros dos criterios que indican que *T. ornatus* es único entre los osos actuales son las características bioquímicas de la sangre y el número cromosómico diploide, que es $2n=52$, mientras que en los otros osos actuales es $2n=74$. Ruiz-García (2000) agrega que “Las seis especies del género *Ursus* poseen cariotipos prácticamente idénticos compuestos por 74 cromosomas acrocéntricos. Por el contrario, el oso andino posee un número diploide de 52 cromosomas con dos brazos. Mediante bandas G de alta resolución, se demostró que estos cromosomas se derivaron mediante fusiones centroméricas simples de varios cromosomas ursinos homólogos. La reorganización cromosómica que se dio en el oso andino fue independiente de la reorganización cromosómica que, también, se dio en el oso panda gigante (*Ailuropoda*

melanoleuca). De ello se ha deducido que la separación de *Tremarctos* de la línea basal constituida por *Ursus* se habría dado hace unos 12 millones de años. Por lo tanto, *Tremarctos ornatus* constituye una línea genética y filogenética única”.

Los úrsidos son formas hipocarnívoras, entre las que predominan las especies omnívoras generalistas que se alimentan de pequeños vertebrados, invertebrados, huevos, frutos y otros vegetales. Sin embargo hay dos especies de alimentación muy especializada: *Melursus ursinus* que consume casi exclusivamente hormigas y termitas y *Ursus maritimus*, la única especie estrictamente carnívora, que se alimenta básicamente de focas (Fernandez-Salvador, 1996).

El rango de hábitats ocupado por los osos va desde los hielos árticos hasta las selvas tropicales. Son plantígrados y pueden caminar cortas distancias erguidos sobre las patas traseras. Cuando lo necesitan pueden ser sorprendentemente ágiles y cuidadosos en sus movimientos. El sentido del oído y la vista no son buenos, pero poseen un olfato excelente. La hibernación es un fenómeno común.

La familia Ursidae (excepto los Agriotherinae), se registra desde el Plioceno Inferior hasta la actualidad en América del Norte, desde el Pleistoceno hasta la actualidad en América del Sur, desde el Mioceno Medio hasta la actualidad en Europa, desde el Plioceno Medio hasta la actualidad en Asia, sólo en el Plioceno en el sur de África y en la actualidad en el norte de África.

I.2. La subfamilia Tremarctinae

Los Tremarctinae Merriam y Stock 1925, presentan una distribución exclusivamente americana. Dentro de esta subfamilia se reconocen cuatro géneros: *Plionarctos* Frick 1926 de América del Norte, es una forma poco conocida, considerada por Kurtén (1966) ancestral a los otros cuatro géneros del Pleistoceno. *Arctodus* Leidy 1854, que agrupa a las especies *A. pristinus* Leidy, 1854 y *A. simum* Cope, 1879 de América del Norte (ver Kurtén, 1967). *Arctotherium* Bravard, 1857 con las especies *A. latidens* Bravard, 1857; *A. brasiliense* (Lund, 1840a); *A. vetustum* Ameghino, 1885; *A. bonariense* (Gervais 1848-52); *A. tarijense* Ameghino, 1902, registradas exclusivamente en América del Sur. Por último, *Tremarctos* Gervais, 1855 con una

especie fósil en América del Norte *T. floridanus* Gidley, 1928 y una viviente en América del Sur *T. ornatus* (Cuvier, 1825).

Muy probablemente los Tremarctinae se originaron durante el Mioceno Medio en el centro oeste de América del Norte y arribaron a América del Sur luego del establecimiento definitivo del Istmo de Panamá en el Plio-Pleistoceno.

En América del Sur, existen registros de tremarctinos fósiles en Venezuela, Bolivia, Brasil, Uruguay, Chile y la Argentina, con seguridad desde el Ensenadense (Pleistoceno Inferior a Medio) hasta el Lujanense (Pleistoceno Superior-Holoceno Inferior). Los registros más antiguos mencionados para sedimentos del "Puelchense" *s.l.* (Rusconi, 1949) parecen provenir del suprayacente Ensenadense en los alrededores de Buenos Aires (Cione y Tonni, 1995a). Debido a ello, es que hasta ahora, el registro más preciso en cuanto a la mayor antigüedad de la presencia de Ursidae Tremarctinae en América del Sur corresponde en la Argentina a la Edad Ensenadense.

En la República Argentina se encuentra sin dudas la mayor cantidad y diversidad de representantes fósiles del grupo.

Es interesante notar que a pesar de existir registros de *Ursus* (Ursinae: Ursidae) en América del Norte desde el Plioceno Inferior ("Blancan I"), no se ha registrado la presencia de especies fósiles o actuales de *Ursus* u otro taxón de Ursinae en América Central y del Sur.

Plionarctos edenensis del "Hemphillian" (Mioceno Superior) constituye el registro más antiguo de la subfamilia Tremarctinae. El género *Plionarctos* no ha sido hallado en sedimentos más modernos que el Plioceno. Ya en el Plioceno Superior ("Blancan III") se registra, además de *Plionarctos*, por primera vez *Tremarctos* con la especie *T. floridanus*. Esta especie persiste hasta el Pleistoceno Superior "Rancholabrean" en América del Norte.

Es interesante remarcar que *T. floridanus* no ha sido registrado en América del Sur, mientras que *T. ornatus*, la única especie actual de los Tremarctinae, aunque se distribuye actualmente en los Andes de América del Sur nunca ha sido registrada en estado fósil.

En el Plioceno Superior (“Blancan IV”) tiene su primer registro *Arctodus pristinus*. Los últimos registros de esta especie corresponden al Pleistoceno Medio (“Late Irvingtonian”). La otra especie del género, *A. simum*, se registra más tarde, en el Pleistoceno Inferior a Medio (“Middle Irvingtonian”) y los últimos registros corresponden al Pleistoceno Superior (“Rancholabrean”). Ninguna de estas dos especies ha sido registrada con certeza al sur del Istmo de Panamá.

Históricamente las primeras noticias sobre la existencia de úrsidos en la fauna sudamericana extinguida, se deben al célebre médico dinamarqués P. W. Lund, el infatigable investigador de las cavernas del Brasil (Kraglievich y Ameghino, 1940).

Desde los primeros hallazgos y su descripción hasta los últimos trabajos monográficos sobre estos animales hubo una notable profusión de nuevos géneros y especies. Si bien en muchos casos tales especies estaban basadas en ejemplares bastante completos, generalmente cráneos y mandíbulas, su diferenciación se hizo basándose en caracteres tales como tamaño general, grosor de los caninos, etc., que suelen estar relacionados muchas veces a dimorfismo sexual, un aspecto a tener en cuenta especialmente en el caso de carnívoros como los Ursidae, por analogía con las especies actuales.

De acuerdo a los diferentes trabajos desarrollados sobre el tema, entre los que podemos citar varios de Carlos Ameghino (1916a y b), Florentino Ameghino (1889, 1902), y especialmente aquellos de Kraglievich (1926) y Kraglievich y Ameghino (1940), se pueden contar al menos catorce especies nominales de *Arctotherium* de la Argentina, Bolivia y Brasil (ver Berta y Marshall, 1978).

Exceptuando algunos trabajos generales sobre mamíferos fósiles (Paula Couto, 1979) o de síntesis sobre carnívoros terrestres argentinos (Bond, 1986), la temática de los Tremarctinae fósiles de América del Sur no fue prácticamente abordada, excepto de una manera colateral, como lo fue en el trabajo de revisión hecho por Kurtén (1967) sobre las especies norteamericanas de *Arctodus*.

Recién en 1994, Berman, en su trabajo de tesis doctoral sobre "Los Carnívoros continentales (Mammalia, Carnivora) del Cenozoico en la provincia de Buenos Aires",

se ocupó en uno de los capítulos de su trabajo, de los aspectos taxonómicos de los Ursidae Tremarctinae argentinos, especialmente aquellos hallados en la provincia de Buenos Aires. El autor aborda a los tremarctinos de manera superficial y no resuelve la mayoría de los problemas sistemáticos. Las especies reconocidas por Berman (1994) para sedimentos del Pleistoceno de la provincia de Buenos Aires, son las siguientes: (1) “*Arctodus*” (*Arctotherium*) *bonariensis*, (2) “*Arctodus* (*Arctotherium*) *angustidens*”, (3) “*Arctodus* (*Arctotherium*) *candiotti*”, todas estas para la Edad Ensenadense; (4) “*Arctodus* (*Pararctotherium*) *enectum*” para la Edad Ensenadense y Bonaerense; (5) “*Arctodus* (*Pararctotherium*) *pamparum*”, para la Edad Lujanense.

Berman (1994) remarca que la gran diversidad taxonómica observada para la Edad Ensenadense probablemente no sea real y las diferencias en tamaño usadas para distinguir algunas de las especies puedan deberse a dimorfismo sexual. De acuerdo a Berman (1994), los dos grandes tipos morfológicos que se distinguen a nivel subgenérico, “*Arctodus*” (*Arctotherium*) para las especies de tamaño grande y “*Arctodus* (*Pararctotherium*)” para las especies de tamaño más pequeño, no son sucesivos sino que aparecen en el registro simultáneamente durante la Edad Ensenadense.

En el mismo año Trajano y Ferrarezzi (1994), dan a conocer un nuevo registro de un tremarctino para Brasil y realizan un análisis filogenético. Aunque es un intento válido, adolece de graves deficiencias en lo metodológico, y sobre todo en la elección de los caracteres utilizados para reconstruir la filogénia.

Cuatro años después, Perea y Ubilla (1998) comunican en el VII Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía una hipótesis filogenética sobre los Tremarctinae; debemos lamentar que aún no haya sido publicado el trabajo, conociéndose sólo el resumen.

En una muy breve mención de los requerimientos alimentarios de “*Arctodus*”, Berman (1994) menciona la opinión de Emslie y Czaplewski (1985) quienes postulan hábitos omnívoros a herbívoros para algunas especies norteamericanas, en contra de la opinión de Kurtén (1967) que suponía hábitos más carnívoros para ellas. Berman comenta que al menos uno de los ejemplares observados de *Arctotherium bonariensis* (= *A. latidens*) muestra roturas en sus dientes coherentes con la masticación de objetos duros como

huesos. Si bien Berman (1994) no lo menciona explícitamente, esta observación estaría de acuerdo con hábitos osífragos, probablemente carroñeros, que implicarían una omnivoría con aspectos carnívoros y no tan estrictamente herbívora como Emslie y Czaplewski (1985) generalizan para *Arctodus*. Para algunos autores (Marshall, 1977), los Ursidae en América del Sur habrían ocupado la "zona adaptativa" dejada vacante por la extinción de los marsupiales "ursoides" y los Procyonidae de gran tamaño.

En este trabajo se intenta describir y ordenar la diversidad del grupo en la República Argentina, como así también se brinda una hipótesis filogenética para toda la subfamilia. Se tratan los aspectos relacionados con la distribución geográfica y la estratigráfica de los taxones registrados en la Argentina. Por último, se tratan algunas cuestiones relacionadas con la paleoecología y paleobiología.

I.3. Antecedentes en el estudio de los Tremarctinae

Los nombres de los géneros y especies se transcriben textualmente de los trabajos originales, citados a continuación, con el fin de no cambiar el sentido original de los autores.

Gervais (1848-52) describe una hemimandíbula, un astrágalo y cuatro metatarsianos, pertenecientes a la colección Muñiz, y sobre la base de estos restos crea la especie *Ursus bonariensis*. Los restos fueron donados al Museo de Historia Natural de París por orden del entonces gobernador de Buenos Aires, Juan Manuel de Rosas. La hemimandíbula, que constituye el tipo de la especie, lleva actualmente el número MNHN PAM 264. Pero el astrágalo y los metatarsianos no pertenecen a un Ursidae sino a un Felidae (Burmeister, 1864).

Gervais (1855) figura y describe detalladamente los materiales que él mismo había designado en 1852 como tipo de *Ursus bonariensis*. Vale recordar que, de los tres restos figurados (Pl. IV figs. 1-3), sólo corresponde al *Ursus bonariensis* la serie dentaria de la fig. 1 (ver Gervais, 1852).

Bravard (1856) (manuscrito inédito) describe dos nuevos géneros: *Arctotherium* y *Arctoidotherium* (ver Ameghino, 1889: 315).

Bravard (1857) sobre la base de dos cráneos (uno de ellos con mandíbula) y otros restos de postcráneo funda dos nuevos géneros y especies, *Arctotherium angustidens* (tipo BMNH 32915 y 32916) y *Arctotherium latidens* (tipo MACN 43), el manuscrito no fue publicado (ver H. Gervais y Ameghino, 1880).

Burmeister (1864) opina que el astrágalo y metatarsiano descritos por Gervais, junto con la hemimandíbula tipo de *U. bonariensis*, en su trabajo de 1852 no eran de un úrsido sino de un felino, probablemente *Smilodon*.

Bravard (1860) (manuscrito inédito) presenta descripciones de *Arctoidotherium* (ver Lydekker, 1885: 157)

Burmeister (1866) opina que *Arctotherium* debía tener un régimen muy frugívoro. Dice que las longitudes de los molares inferiores ($M_{1, 2}$ y 3) guardan una relación 4, 3, 2. Kraglievich y Ameghino (1940) rebaten esta afirmación.

Gervais (1867) señala la presencia en *Ursus bonariensis* de una perforación entepicondilar sobre el cóndilo interno análoga a la existente en *Tremarctos ornatus*.

Año 1866. El Museo Público de Buenos Aires, hoy Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia” adquiere el material tipo de *Arctotherium latidens* (MACN 43) (Burmeister, 1879; Kraglievich y Ameghino, 1940).

Gervais (1873) completa la descripción de su especie *U. bonariensis* (basada en una hemimandíbula) utilizando una mezcla de materiales de distintos individuos pertenecientes a distintos taxones, entre otros los restos del tipo de *Arctotherium angustidens* depositados en el Natural History Museum, Londres y dientes sueltos que probablemente son los obtenidos del Sr. Seguin por el Muséum National d´ Historie Naturelle, París. Debido a esto, autores posteriores (*e.g.* Ameghino, Kraglievich, Rusconi, etc.) confunden el material tipo de *Ursus bonariensis* con otros materiales figurados en la obra de Gervais. Esto es advertido y aclarado por Kraglievich y Ameghino (1940: 564, 565). Considera que la dieta de *U. bonariensis* era muy frugívora. Por último Gervais expresa que su especie pertenece al subgénero *Arctotherium*.

Burmeister (1879) completa la descripción original de *Ursus bonariensis* Gervais (basada en una hemimandíbula derecha MNHN PAM 264) utilizando nuevos materiales entre ellos un cráneo casi completo, pero estos materiales no son de la misma especie que la hemimandíbula designada como tipo por Gervais. También pasa a sinonimia de *Ursus bonariensis* las especies *Arctotherium latidens* y *A. angustidens* de Bravard.

H. Gervais y Ameghino (1880) sinonimizan los nombres *Ursus*, *Hyaenarctos*, *Arctoidotherium* y *Tremarctos* con *Arctotherium*. Reconocen *Arctotherium angustidens* y *Arctotherium bonariense* y pasan a sinonimia de esta última especie a *Arctotherium latidens*, *Ursus bonaeriensis* y *U. brasiliensis*.

Ameghino (1880-81: 321) expresa “El animal llamado por Bravard *Arctotherium* era una especie de oso gigantesco, diferente de todos los osos de la actualidad; las dos especies conocidas: *A. bonariense* (P. Gervais) y *A. angustidens* (Bravard) son propias de la República Argentina. En Brasil vivía un oso, de menor tamaño, llamado por Lund *Ursus brasiliensis*”.

Año 1883. El Museo Público de Buenos Aires, hoy Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia” adquiere un cráneo (MACN 971), que constituirá el tipo de *Pararctotherium pamparum* Ameghino 1904c, perteneciente a Federico Schneider.

Lydekker (1884) dice que él es incapaz de ver que *Arctotherium* presente alguna relación especial con *Tremarctos ornatus*.

Lydekker (1885) en su catálogo de los mamíferos fósiles existentes en las colecciones del British Museum, incluye en el hipodigma de *Arctotherium bonariense* el material tipo de *Arctoidotherium angustidens*. Vale aclarar que él cree que está estudiando el tipo de *A. latidens*. Más tarde Kraglievich y Ameghino (1940) se refieren a la cuestión afirmando que el material fósil vendido al British Museum es el tipo de *Arctoidotherium angustidens*.

Ameghino (1885) describe la especie *Arctotherium vetustum* (tipo MACN 1277) sobre la base de un fragmento mandibular procedente de Villa Urquiza, Entre Ríos donado por el Sr. Scalabrini asignándole edad Mioceno tardío; esto último fue rebatido, entre otros, por Merriam, Stock y Moodye (1916). Compara *A. vetustum* con *A.*

bonariense (sin especificar si se refiere al material tipo MNHN PAM 264 descrito por Gervais o a otros restos) encontrando diferencias en las proporciones de los dos últimos molares inferiores, justificando de esta forma su nueva especie; también expresa que *A. bonariense* era de gran tamaño.

Año 1886. Ingresa a las colecciones paleontológicas del Museo Público de Buenos Aires, hoy Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia” la mandíbula (MACN 1201), que constituirá el co-tipo de *Pararctotherium pamparum* Ameghino 1904c y el tipo de *Pseudarctotherium debilis* Kraglievich 1928, donada por Enrique de Carles.

Ameghino (1889) aclara que Bravard no había publicado la diagnosis de sus dos especies *Arctotherium latidens* y *A. angustidens* y reproduce dos dibujos encontrados por él entre los manuscritos de Bravard y dice “Según estos dibujos que reproduzco en el Atlas ambas especies tienen casi la misma talla, siendo *angustidens* apenas un poco más pequeño que *latidens*, distinguiéndose además por la forma del M^1 , que en *Arctotherium latidens* es más ancha que larga y viceversa en *A. angustidens*. Estos dibujos permiten reconocer que los restos de *A. latidens* corresponderían también al *Ursus bonariensis*, pero no llegaría a afirmar que todos los restos descritos bajo este nombre sean realmente de la misma especie” (Ameghino 1889: 317). Aclara que *A. bonariense* era de gran tamaño.

Ameghino (1889) reconoce las especies *Arctotherium bonariensis* Gervais, 1852, *A. angustidens* Bravard, 1857 y *Arctotherium vetustum* Ameghino, 1885. Los restos que asigna a *A. bonariensis* comprenden la hemimandíbula (MNHN PAM 264) tipo de *Ursus bonariensis* Gervais, 1852, el cráneo (MACN 43) tipo de *A. latidens* Bravard, 1857 y otros restos de postcráneo que habían sido descritos por P. Gervais y por Burmeister.

En la leyenda de la lám. II dice: fig. 1 *A. latidens*, figs. 1-4 *A. bonaeriense* en la de la lám. III dice: figs. 1 y 2 *A. bonaeriense*. En realidad en la lám. II fig. 1 y 3 dibuja el cráneo y la serie dentaria inf. del tipo de *A. angustidens* depositado en el NHM, London y las figs. 2 (cráneo) y 4 (PM^4 y $M^{1y 2}$) corresponden al tipo de *A. latidens* depositado en el MACN. En cuanto a la lám. III fig. 1 dibuja un cráneo con mandíbula desconocidos

de un *Arctotherium* y en la fig. 2 dibuja una mandíbula derecha que probablemente corresponda al tipo de *A. angustidens*.

Burmeister (1891) valida la especie *Arctotherium latidens*.

Winge (1895-1896) Da a conocer una completa descripción de *U. brasiliensis* Lund, comparándolo con otras especies de úrsidos.

Refiere que en una lista manuscrita de Lund, este distinguió una especie de mayor talla que *U. brasiliensis* a la que denominó *U. major*, representada por un fragmento de maxilar al que Winge (1895-1896) atribuye a *U. bonariensis*. Duda sobre la relación filogenética de *Ursus bonariensis*, *U. brasiliensis* y *U. simus* con *U. ornatus*, atribuyendo la afinidad morfológica existente entre los primeros y el último a analogía.

Cope (1896) considera que *U. ornatus*, *U. bonariensis* y *U. brasiliensis* pertenecen al género *Tremarctos* por presentar el foramen entepicondilar en el húmero, aclarando que no posee información sobre este carácter en *U. simum* y *U. haplodon* (= *Arctodus pristinus*). Sugiere que *U. haplodon* probablemente hubiera encontrado una fuente suplementaria de alimento en los perezosos del género *Megalonix*.

También aclara que *Tremarctos ornatus* y *U. haplodon* poseen una fosa premasetéica que no está presente en *Tremarctos bonariensis*.

Ameghino (1898) sostiene que el género *Arctotherium* se caracteriza por poseer un rostro sumamente corto y por presentar los molares posteriores muy anchos, dice que este género es afín a *Tremarctos* por poseer un agujero sobre el cóndilo interno del húmero. Reconoce las especies *Arctotherium angustidens*, *A. bonariense* y *A. vetustum*.

Smith Woodward (1900) describe los materiales hallados en la cueva de Última Esperanza en el sur de Chile, entre ellos un extremo distal de fémur derecho (sin el cóndilo interno) que asigna a *Arctotherium* sp. Compara este resto con el tipo de *Arctotherium angustidens* depositado en el BMNH al que denomina *A. bonaerense*.

Ameghino (1902) describe las especies *Arctotherium tarijense* (tipo MACN 1458) y *Arctotherium wingei* (tipo MACN 1453) sobre la base de dos fragmentos mandibulares procedentes del valle de Tarija, Bolivia. Cuando compara sus nuevas especies con *A.*

bonariense (Gervais) no lo hace con la mandíbula tipo de la especie (MNHN PAM 264). Expresa: “Del *Tremarctos ornatus*, el *A. Winguei* se distingue por la fosa masetérica simple en su cara externa...” (Ameghino, 1902: 228) constituyendo esta una de las primeras menciones que se encuentran en la bibliografía sobre la ausencia de la fosa premasetéica en algunos taxones de Tremarctinae y que fue pasada por alto por todos los autores posteriores hasta el trabajo de Soibelzon (2000).

Hay (1902) considera que *Arctotherium* Bravard es sinónimo de *Arctodus* Leidy.

Ameghino (1904a) figura en la págs. 61 y 62 (figs. 55 y 56) una hemimandíbula de una nueva especie que nombra *Pararctotherium enectum*, pero no aclara que se trate de un nuevo género y especie y no realiza una descripción formal del material. La descripción de este nuevo género y especie la realiza en su trabajo de 1904c.

Ameghino (1904b) figura la hemimandíbula MACN 2667, tipo de *Pararctotherium enectum*.

Ameghino (1904c) describe sobre la base de una hemimandíbula extraída en el “Pampeano Superior” (Lujanense *s.l.*) de la ciudad de Buenos Aires, un nuevo género y especie, *Pararctotherium enectum* (tipo MACN 2667). En el mismo trabajo describe la especie *Pararctotherium pamparum* (tipo MACN 971) sobre la base de un cráneo procedente del Lujanense *s. l.* de Mercedes, Bs. As. Asigna como co-tipo de *P. pamparum* una mandíbula (MACN 1201) casi completa (que no corresponde al mismo individuo que el tipo MACN 971), procedente también del “Pampeano” de Mercedes. Esta hemimandíbula será designada por Kraglievich (1928: 58) tipo de *Arctotherium (Pseudarctotherium) debilis*.

Crea el género *Proarctotherium* para la especie *Arctotherium vetustum* Ameghino, 1885.

Ameghino (1905) describe y figura un calcáneo, que considera perteneciente a *A. bonaerense*, procedente del Ensenadense.

Ameghino (1906) considera que las especies fósiles de osos de América del Sur pertenecen a la subfamilia Arctotheriinae. En su visión *Arctotherium* también incluye a las

formas de América del Norte. Discute el origen de los “Arctotéridos” basándose en la presencia de *Arctotherium (Proarctotherium) vetustum* en el Mioceno Superior de Entre Ríos (esta especie está representada por un fragmento de hemimandíbula (MACN 1277) cuya antigüedad fue ampliamente cuestionada en su momento (actualmente se cree que el resto proviene del Bonaerense o Lujanense) y expresa “Desde entonces se han descubierto restos de verdaderos úrsidos en el Mioceno de Europa, y, lo que resulta más curioso, pertenecientes a géneros que, como *Ursavus*, entran indiscutiblemente en el mismo grupo que los *Arctotherium*”. “Por consecuencia para explicar la existencia de Ursidos primitivos del grupo de los Arctotéridos en el terciario medio de Europa y en el terciario medio de la Argentina, es fuerza admitir que esos animales pasaron de uno a otro continente por sobre tierras que ligaban a América del Sur con África”

C. Ameghino (1916a) da a conocer el hallazgo de los restos fósiles sobre los que funda la especie *A. candiotti* en Ameghino (1916b).

C. Ameghino (1916b) funda la especie *Arctotherium candiottii* (tipo MACN 5132) sobre la base de un cráneo con mandíbula y elementos del postcráneo extraídos del Ensenadense de la ciudad de Buenos Aires. Señala que *T. ornatus* presenta caracteres avanzados con respecto a *Arctotherium*. “Esta menor complicación de las muelas de *Arctotherium* comparado con *U. ornatus* y las cúspides más sectoriales en este último revelarían a mi forma de ver una diferencia de régimen alimenticio, siendo en este caso relativamente más carnívoro *U. ornatus* que *Arctotherium*, que sería, como ya se ha dicho, el más omnívoro de los osos conocidos”(Ameghino, 1916: 437).

En referencia al posible origen de los Tremarctinae dice “Pero lo realmente interesante y que se desprende de todo lo antedicho es la posibilidad de que realmente este grupo Tremarctinae se haya constituido en Sud América como ya lo había avanzado Fl. Ameghino y que deriven de alguno de los subursidos primitivos de este mismo continente” (Ameghino, 1916: 437).

Merriam y Stock (1925) proponen una nueva subfamilia, Tremarctinae, para agrupar *Tremarctos* y las especies relacionadas de América del Norte y del Sur, dejando a la subfamilia Arctinae (=Ursinae) para las especies del género *Ursus*. Según ellos, las diferencias entre Ursinae y Tremarctinae se expresan con mayor fuerza en las formas

más antiguas conocidas que en las actuales. Incluyen todas las especies de tremarctinos fósiles tanto de América del Sur como del Norte en el género *Arctotherium*. En cuanto al origen geográfico de los Tremarctinae expresan que conciben a *Arctotherium s. l.* (= *Arctodus* + *Arctotherium*), o su predecesor inmediato, como originado en América del Norte en el Plioceno y entrando a América del Sur cuando se estableció la conexión.

Kraglievich (1926) considera que la adopción del nombre subfamiliar Tremarctinae por Merriam y Stock (1925) “con preferencia al nombre Arctotherinae para los úrsidos vinculados a *Arctotherium* y *Tremarctos* está bien aplicado, pues *Tremarctos* Gervais, 1885 tiene prioridad sobre *Arctotherium* Bravard, 1857” (Kraglievich, 1926: 2).

Kraglievich (1926: 3) señala que “el genotipo de *Arctotherium* es la especie *latidens* Bravard y no *bonaerense* Gervais” y que “a juzgar por las evidencias que poseo resulta aventurado y casi ciertamente erróneo sinonimizar a *A. latidens* con *A. bonariensis* como lo venían haciendo hasta ese momento todos los autores” Kraglievich (1926: 4). Se refiere también a las especies *A. latidens* y *A. angustidens* concordando con Bravard en que en *A. angustidens* la distancia entre las caras internas de los M^1 es mayor que el espacio ocupado por los M^1 y 2 (en concordancia con *A. candiottii*) y que en *A. latidens* sucede lo contrario. Agrega que “Lo cierto es que tanto Gervais, como Burmeister, F. Ameghino, Lydekker, Winge y otros autores han confundido bajo el nombre específico *bonariensis* restos provenientes de varias especies y quizás de géneros distintos” Kraglievich (1926: 6).

Kraglievich (1926) valida el género *Pararctotherium*, dando como caracteres diagnósticos principales la ausencia de protocono en el P^4 y que el paladar termina a nivel de los M^2 y no bastante atrás de ellos como en *Arctotherium s. str.* y las especies de América del Norte. Y hace notar que en este último carácter *Pararctotherium* armoniza con *Tremarctos*.

Al referirse al género *Proarctotherium* Ameghino, Kraglievich (1926) sostiene que está mal caracterizado, ya que la configuración alargada del M_3 también se encuentra en algunos especímenes de *Arctotherium* y *Pararctotherium* y señala que todas las especies norteamericanas coinciden con *Proarctotherium* en este carácter. En referencia a las proporciones del M_2 (el otro carácter dado por Ameghino) Kraglievich (1926:7) dice que “Nada distingue la estructura del penúltimo molar de *vetustum* comparado con el de los

arctoterios pampeanos en general, como razonablemente han opinado hace algunos años los autores Merriam, Stock y Moody (1916)". También concuerda con estos autores en la duda existente sobre la antigüedad del resto mandibular.

En cuanto a la relación entre los tremarctinos de América del Sur y del Norte Kraglievich (1926: 8) escribió "sin menospreciar sus evidentes afinidades, juzgo que sus diferencias anatómicas cráneo-dentales implican distinciones genéricas o subgenéricas más bien que simplemente específicas". Concluye que las especies de América del Norte están más próximas a los Ursinae y que debe separarse genéricamente las especies de América del Norte y del Sur, por esta razón crea el género "*Tremarctotherium*" para las especies de América del Norte, dejando *Arctotherium* para las formas de América del Sur. Según el autor "hay varios caracteres dentarios que acercan más a los arctoterios norteamericanos a *Tremarctos* que a *Arctotherium s. str.*" pero no está de acuerdo en incluir todas las especies en el género *Tremarctos* como sugiriera Cope (1896).

Propone dos eventos independientes de dispersión desde América del Norte a América del Sur para explicar el origen de la especie Ensenadense y las del Bonaerense y Lujanense.

Rusconi (1927) afirma que si bien en los húmeros de *T. ornatus* y de *Arctodus* el canal supracondiloideo humeral se presenta invariablemente, su presencia es variable en los restos conocidos de *Arctotherium*.

Cuando nombra a *A. bonariense* se refiere a un húmero que describe Gervais (1867) colectado por Seguin probablemente en las toscas del río de La Plata, por lo que se lo incluye en la sinonimia de *A. latidens*.

Castellanos (1928) en su trabajo sobre el Puelchense de la Argentina, cita las especies *Arctotherium wingei* y *A. brasiliense*.

Kraglievich (1928) crea, sobre la base de una mandíbula (MACN 1201) que fuera atribuida por Ameghino (1904c) a *Pararctotherium pamparum*, el género y especie *Pseudarctotherium debilis*. En el mismo trabajo expone sus dudas sobre la validez del género *Proarctotherium* y sobre la antigüedad atribuida por Ameghino al resto tipo (MACN 1277) de la especie *Proarctotherium vetustum*.

Gidley (1928) describe la especie *Arctodus floridanus*, considerándola intermedia entre *Arctodus* y *Tremarctos ornatus*. Desde su punto de vista *Arctodus* incluye las especies *A. pristinus*, *A. haplodon* y *A. floridanus*. Considera que el género *Arctotherium* es válido para las especies de América del Sur siguiendo el criterio de Kraglievich (1926).

Matthew (1929) identifica erróneamente el tipo de *Arctotherium angustidens* como *A. bonariense*.

Rusconi (1932) describe una hemimandíbula derecha (N° 399 col. Rusconi) hallada en las excavaciones del subterráneo Lacroze en la Ciudad de Buenos Aires proveniente del Ensenadense y la incluye en la especie *Arctotherium angustidens*. El autor escribe *Arctotherium? angustidens* en la explicación de las figuras, pero no en el texto y al respecto no brinda ninguna explicación

Es interesante señalar que el autor sugiere que *P. tarijensis*, *P. wingei* y *A. bonaerensis* muestran caracteres que los vinculan remotamente con *Pararctotherium enectum*.

Cita *A. bonaerensis* Gervais sin detallar a qué material se refiere, por lo que se supone que se refiere al material tipo MNHN PAM 264 y se lo incluye en la sinonimia de *A. bonariense*.

Kraglievich (1934) denomina *A. latidens* la hemimandíbula (BMNH 32916) tipo de *Arctotherium angustidens* Bravard que había sido figurada por Gervais (1873) como parte de la ampliación de la descripción de *U. bonariensis*.

En la pág. 69 se refiere a *A. latidens* pero engloba la mandíbula tipo de *U. bonariensis* Gervais junto a otros materiales que son efectivamente asignables a *A. latidens*.

A continuación discute las diferencias existentes entre los géneros *Arctotherium* y *Pararctotherium*, defendiendo la validez de ambos.

Describe el premolar de leche de la hemimandíbula MACN 8582 lo que constituye la primer descripción de un diente de leche de un Tremarctinae.

Crea la subespecie *Pararctotherium pamparum crassidens* sobre la base de una hemimandíbula (MACN 9646), pero no la diagnostica ni la describe, sólo da las medidas.

Por último expresa que al subgénero *Pseudarctotherium* Kraglievich 1928 “pertenece el pequeño oso de las cavernas brasileñas, descrito por Lund y Winge, bajo el nombre de *Ursus brasiliensis* Lund el cual es coespecífico con el *Arctotherium wingei* Ameghino... Ahora bien: puesto que según Winge el nombre *U. brasiliensis* fue empleado en 1819, por Thumberg para designar a “*Galictis vittata*” que es un mustélido, resulta que *U. brasiliensis* Lund, está preocupado por *U. brasiliensis* Thumb., y en consecuencia el oso fósil del Brasil descrito por Lund y Winge, deberá llamarse *Arctotherium (Pseudarctotherium) wingei*” Kraglievich (1934:71).

Rusconi (1936) realiza una lista de los vertebrados fósiles del Piso Ensenadense. En ella incluye: *Arctotherium latidens*, *A. angustidens*, *A. candiottii*, *A. bonaerense* (aclara: Ensenadense? debido a la incertidumbre sobre la procedencia estratigráfica del material tipo) y *Arctotherium (Pseudarctotherium) debilis* (aclara: Belgranense? y también Ensenadense refiriéndose a una tibia procedente del Ensenadense que él da a conocer en 1938 y que asigna a este taxón basándose en su pequeño tamaño).

Rusconi (1938) en primer lugar describe una tibia de pequeño tamaño, hallada en el Ensenadense de los “arrecifes” del Río de La Plata al norte de la estación Anchorena, y la asigna al taxón *Arctotherium (Pseudarctotherium) debilis*.

Luego discute la identidad de *Arctotherium* y *Pararctotherium* como géneros distintos.

Por último describe un astrágalo procedente de las toscas del Río de La Plata perteneciente al Sr. Hennig, asignándolo a *Arctotherium? latidens*, el signo de interrogación luego del género lo utiliza sólo en el título, no en las figuras y, como en su trabajo de 1932, no justifica su uso.

Kraglievich y C. Ameghino (1940), en su obra póstuma “Los úrsidos extinguidos de Sud América” realizan una minuciosa revisión crítica de la literatura científica sobre los úrsidos de América del Sur. Hacen notar la importancia del dimorfismo sexual en tamaño a la hora de realizar estudios sistemáticos del grupo.

Ellos validan las especies *A. latidens* y *A. angustidens* de Bravard y dicen que “*latidens* (debe considerarse) como genotipo de *Arctotherium* y a *angustidens* como genotipo de *Arctoidotherium* Bravard. *Arctotherium* comprendería quizás la especie *bonariensis* Gervais, mientras que en *Arctoidotherium* cabría indicar la gigantesca especie *Candiottii*” (Kraglievich y C. Ameghino, 1940: 570). Afirman que *Pararctotherium* es un género perfectamente sólido y distinto a los otros. Invalidan el género *Proarctotherium* Ameghino pasándolo a sinonimia de *Arctotherium*.

Realizan algunas consideraciones sobre el número de especies de osos fósiles en Brasil. Siguiendo el criterio de Lund creen que puede haber más de una especie del grupo. Validan la especie *Ursus major* Lund representada por un fragmento de maxilar que Winge (1895: 35) había atribuido a *U. bonariensis*. Proponen cambiar el nombre de *U. brasiliensis* por el de *U. lundii* ya que según Winge (1895-96: 84) *brasiliensis* había sido empleado con anterioridad por Thunberg para designar un mustélido. Disienten con Lund y Winge sobre la inclusión de *brasiliensis* en el género *Ursus*, sosteniendo que responde mejor a los caracteres de *Pararctotherium*, también encuentran afinidades entre las especies de Brasil y *Arctotherium wingei* Ameghino de Bolivia.

Discrepan con Winge ya que este autor incluye todas las especies de la región pampeana en la especie *A. bonariensis*. “El afán de muchos naturalistas por reducir el número de mamíferos sudamericanos a una o muy pocas especies, los ha llevado a confundir bajo una denominación específica preestablecida a cuantos restos similares procedían de la región del Plata, vulnerando la lógica más elemental en cuanto a sistemática zoológica y es así como los animales extinguidos resultaban poseer caracteres monstruosos y más anormalidades que los que naturalmente pudieron poseer” (Kraglievich y C. Ameghino, 1940:582).

Kraglievich y C. Ameghino (1940) culminan su revisión crítica de la literatura científica diciendo “Los arctoterios norteamericanos que uno de nosotros estudió comparativamente con los sudamericanos, revelan pertenecer a un género propio de caracteres menos especializados que *Arctotherium s. str.* y *Pararctotherium*” (Kraglievich y C. Ameghino, 1940:583), ya que “Los caracteres ofrecidos por la especie *A. simum* de Norte América son indudablemente más generalizados que los de las formas pampeanas y a este respecto cabría suponer que ese animal conservó los caracteres del arquetipo

arctoterino. La circunstancia de que su último molar de la mandíbula (M_3) presente una configuración análoga rara entre los arctoterios pampeanos, pero evidente en el llamado *Proarctotherium vetustum* cuya antigüedad no se conoce exactamente, nos induce a referirlo provisoriamente a ese género con tanta mayor razón, cuando que los mencionados caracteres craneales en *simum* corresponden a los de un precursor de los géneros pampeanos” (Kraglievich y C. Ameghino, 1940:584).

En la sección siguiente del trabajo, Kraglievich y C. Ameghino (1940: 583) pasan a enumerar y discutir los “Caracteres craneodentales distintivos de los representantes de la subfamilia Arctotheriinae”. Aunque en el título de la sección usan el término Arctotheriinae, a continuación dicen que “Varias razones pueden alegarse a favor de la separación de los Arctoterios americanos extinguidos en la subfamilia propia Tremarctinae que incluye también el género viviente *Tremarctos*”. Pero en el texto no hacen referencia a la razón de haber titulado usando el término Arctotheriinae. Es evidente que el uso del término Arctotheriinae en el título no es fruto de un error involuntario ya que vuelven a usarlo al menos cuatro veces más en el último párrafo de la página 584, en el último párrafo de la página 585, en los dos primeros párrafos de la página 586 y en la página 590 vuelven a titular “Subdivisión genérica de la subfamilia Arctotheriinae”.

En la última sección del trabajo, Kraglievich y C. Ameghino (1940: 590) pasan a ocuparse de la “Subdivisión genérica de la subfamilia Arctotheriinae”. Excluyen de la subfamilia a *Tremarctos* y a *Megalarctos yukonensis* Lambe (= *Arctodus simum*), reconocen en ella cuatro géneros (ya que incluyen *Arctodus simum* en el género *Proarctotherium*): *Arctotherium* con la especie genotípica *A. latidens* (en su visión este género incluye *Arctodus pristinus*), *Arctoidotherium* cuya especie genotípica es *A. angustidens* (incluyen en este género también *A. candiotti*), *Pararctotherium* cuyo genotipo es *P. enectum* (incluye también *P. pamparum*) y *Proarctotherium* cuya especie genotípica es *P. vetustum* e incluyen *Arctotherium tarijensis*, *Arctodus simum* y con dudas *Ursus haplodon* Cope (= *Arctodus pristinus*).

Es interesante notar que entre el párrafo dedicado a *Pararctotherium* y *Proarctotherium* expresan “La referida pequeña mandíbula (MACN 1201) constituye el tipo del nuevo género o subgénero *Pseudarctotherium*, en el que nos parece deben incluirse los fósiles brasileños referidos a la especie *brasiliensis* por Winge, así como

también la especie *Wingei* de Ameghino y la especie *majus* de Lund” (Kraglievich y C. Ameghino, 1940:592), no aclarando bajo cuál de los géneros colocan a *Pseudarctotherium* en el caso de considerarlo subgénero, por la posición del párrafo se puede pensar que lo colocan bajo *Pararctotherium*, sin embargo hacia el final del extenso trabajo aclaran que se trata de un subgénero de *Arctotherium*.

En la siguiente sección del mismo trabajo Kraglievich y Ameghino (1940) pasan a ocuparse de la relación entre *Tremarctos ornatus* y lo que ellos llaman *Arctotherium s. l.* (= *Arctodus* + *Arctotherium*). “En contra de la opinión de Cope (1896) nosotros opinamos con Lydekker (1884) que *Tremarctos* no es congénere de *Arctotherium s. l.* A pesar de ciertas analogías que parecerían vincularlo, las diferencias cráneo dentales y de otras partes del esqueleto entre ambos géneros, son más que suficientes para distinguirlos genéricamente”. Luego de revisar las diferencias existentes en la morfología de los molares superiores e inferiores concluyen “La presencia en ambos géneros del foramen supracondiloideo humeral ha sido uno de los argumentos invocados para reunirlos en un mismo grupo, pero esta coincidencia anatómica pierde valor sistemático existiendo diferencias tan apreciables en la dentadura que obligan a separar esos animales en grupos distintos. Además, ese fenómeno lo posee *Ailuropoda*, *Hyaenarctos* y por excepción *U. arctos* y al parecer también *U. spelaeus*, mientras que un húmero recogido por su propietario Sr. Rusconi en los arrecifes de la ribera del Plata, perteneciente a un arctoterino, y el extremo distal de otro, conservado en el Museo de Buenos Aires carecen de dicho foramen” (Kraglievich y C. Ameghino, 1940: 589).

Paula Couto (1943) redescubre el género *Arctotherium* incluyendo en su sinonimia *Arctodus* Leidy y discute sus relaciones con los Ursinae.

Davis (1955) realiza un pormenorizado estudio del aparato masticatorio de *T. ornatus* y concluye que hay una profunda fosa premasetéica en la mandíbula de *T. ornatus*. Una fosa similar está presente en algunos osos fósiles y en perros extintos de la subfamilia Amphicyonodontinae. En *T. ornatus* la fosa forma una bolsa que extiende el vestíbulo hacia atrás, la bolsa la forma el músculo buccinador. La morfología del cráneo comparada con la de *Ursus* está adaptada para el aumento de la herbivoría de la función masticatoria. La dieta natural de *T. ornatus* es herbívora. En los zoológicos la dieta es similar a la de otros osos. Se sugiere que la fosa en el cuerpo de la mandíbula refleja

oscuras fuerzas modelando la mandíbula. La arquitectura integral básica de la mandíbula no está modificada, en ninguna de las formas estudiadas, por la presencia de la fosa. Se sugiere que el músculo cigomático mandibular está involucrado en el desarrollo de la fosa en *T. ornatus*.

Considera a *A. simus* una forma predominantemente carnívora y por lejos el predador más poderoso de la fauna pleistocena de América del Norte. También sugiere que podría haber sido un predador oportunista de *shellfish* como fuera sugerido como norma general en las especies de América del Sur. Mientras que *A. pristinus* sería una forma menos especializada y omnívora, mucho más cercana al tipo primitivo de los Tremarctinae.

J. L. Kraglievich y Olazabal (1959) en su trabajo sobre los prociónidos extinguidos del género *Chapalmalania* comparan a este con el resto tipo de *Pararctotherium pamparum* (MACN 971) debido a la semejanza morfológica entre ambos taxones.

Paula Couto (1960), revisa las publicaciones relacionadas directamente con los tremarctinos, propone que *Arctotherium wingei* es sinónimo de *Pararctotherium brasiliense*. Duda sobre la validez de *Arctoidotherium*, *Proarctotherium* y de *Pseudarctotherium* como género independiente o como subgénero de *Arctotherium*. Considera sólo válidos a *Pararctotherium* y *Arctotherium*.

Diagnostica *P. brasiliense* usando los siguientes caracteres: tamaño pequeño respecto a *P. pamparum*, parecido a este, pero con cresta sagital y lambdaoidea relativamente fuertes, M^1 menos cuadrangular, con el lado lingual más corto y de contorno redondeado, en los M^{1-2} protocono e hipocono muy bajos que casi se confunden con rugosidades de la mitad lingual de la corona, P_{1-4} presentes pequeños y en serie longitudinal continua, P4 unirradicado, M_1 bien diferente de *Arctotherium*, con paraconúlido separado de protocónido por un profundo surco longitudinal, paracónido relativamente pequeño.

Kurtén (1966) agrupa a los Ursidae en tres subfamilias: Agridtherinae, que contiene el género basal de Ursidae y de la cual derivarían las otras dos subfamilias, Ursinae y Tremarctinae. Reconoce tres géneros dentro de Tremarctinae *Plionarctos*, *Arctodus* y

Tremarctos. Considera que *Plionarctos* puede ser el ancestro de los otros géneros reconocidos. Incluye en el género *Arctodus* las especies de América del Sur.

Kurtén (1967) reafirma la inclusión de los taxones fósiles de ambos hemisferios en el género *Arctodus* (excepto *Plionarctos* y *Tremarctos*). Cree que aun cuando no son reales la gran cantidad de especies descritas en América del Sur, estas forman un grupo bien separado de las de América del Norte. Por esta razón sugiere colocar las especies del hemisferio sur dentro del subgénero *Arctotherium*, con la excepción de *Arctodus brasiliensis* ya que él considera que es una forma intermedia entre *Arctodus* (formas de América del Norte) y *Arctodus (Arctotherium)* (formas neotropicales).

Paula Couto (1970) realiza una lista de los mamíferos fósiles hallados en las cavernas calcáreas del valle del Río das Velhas, en ella incluye *Arctodus brasiliensis*.

Perea y Ubilla (1983) describen un cráneo encontrado en la República Oriental del Uruguay, lo atribuyen a *Arctodus pamparus*. Consideran que, debido a la falta de consenso entre los distintos autores, debe prescindirse de las categorías subgenéricas. En su concepción las especies válidas para América del Sur son: *Arctodus pamparum*, *Arctodus brasiliensis* y *Arctodus bonariensis*.

Emslie y Czaplewski (1985) sostienen que *Arctodus simus* probablemente fuese ampliamente herbívoro, pero reteniendo la capacidad de romper hueso y que pudo ser un predador y carroñero oportunista. Expresan que *Arctodus* y *Ursus* usaron estrategias alimentarias diferentes ya que han sido registrados en simpatria.

Sostienen que aunque Kurtén usó algunas semejanzas (convergencias) del cráneo de *A. simus* con el de los félidos para sugerir que era un carnívoro activo, esas características pueden estar relacionadas con el gran tamaño del cuerpo y la reducción de los premolares y una comparación con los félidos es inapropiada.

En la página 7 sostienen que el tamaño de la fosa premaxilar es demasiado pequeño para ser un abazón funcional, y que por lo tanto es más probable que esté relacionada con la mecánica mandibular. Consideran que la morfología de los dientes de *A. simus* sugieren una dieta herbívora y que esos caracteres de los dientes indican que *A.*

simus pudo ser omnívoro o primariamente herbívoro, pero reteniendo la capacidad de romper hueso.

Perea y Ubilla (1985) describen dos patrones morfológicos, en los osos de Argentina y Uruguay, el patrón G (grande) correspondiente a *Arctotherium* y el patrón P (pequeño) correspondiente a *Pararctotherium*.

Mones (1985) aclara la cuestión sobre el material tipo de *Arctotherium angustidens*, afirmando que se encuentra depositado en el NHM, London.

Mones (1986) realiza una lista de los vertebrados fósiles de América del Sur en la que incluye a los tremarctinos.

Yerena Ocando (1987) en su tesis doctoral recopila los datos disponibles sobre la distribución de *T. ornatus* y de forma muy escueta enumera algunos registros de *Arctotherium*. Pero lo más importante es que cita un registro de *A. brasiliense* para Venezuela. El material en cuestión fue asignado a ese taxón por Omar Linares.

Gillette y Madsen (1992) expresan que la presencia de *A. simus* en “hot springs Mammoth site of south dakota” indica la alimentación oportunista en las carcasas de mamuts, y a él se atribuyen marcas en huesos y la desarticulación de los esqueletos.

Berman (1994) en su trabajo de tesis doctoral, incluye las especies de América del Sur en el género *Arctodus* y reconoce dos subgéneros: *Arctodus (Pararctotherium)* para las formas de menor tamaño y *Arctodus (Arctotherium)* para las de tamaño grande. Las especies reconocidas para sedimentos del Pleistoceno de la Provincia de Buenos Aires son: (1) *Arctodus (Arctotherium) bonariensis* (Gervais, 1852), (2) *Arctodus (Arctotherium) angustidens* (Bravard, *in* Gervais y Ameghino, 1880), (3) *Arctodus (Arctotherium) candiotti* (Ameghino, 1916b), todas estas para la Edad Ensenadense; (4) *Arctodus (Pararctotherium) enectum* (Ameghino, 1904c) para la Edad Ensenadense y Bonaerense; (5) *Arctodus (Arctotherium) pamparum* (Ameghino, 1904c), para la Edad Lujanense. La especie *Arctotherium vetustum* Ameghino, 1885, fue considerada por Berman como una especie indeterminada de *Arctodus (Pararctotherium)*.

Utiliza para diferenciar a *Arctotherium* de *Pararctotherium* esencialmente los mismos caracteres ya usados por Perea y Ubilla (1985).

Zhang y Ryder (1994) analizan las relaciones filogenéticas de los Ursidae actuales a partir de datos de secuencias de ADN mitocondrial. Los resultados por ellos obtenidos indican que el antecesor de *T. ornatus* fue el primero en divergir del tronco de los Ursidae.

Trajano y Ferrarezzi (1994) realizan un análisis filogenético de algunos taxones de la subfamilia Tremarctinae. Sobre la base de sus resultados elevan nuevamente *Arctotherium* a la categoría de género para las formas sudamericanas, reconociendo los subgéneros *Arctotherium* (*Arctotherium*) y *A.* (*Pararctotherium*) para las formas de tamaño grande y pequeño respectivamente. Así el género *Arctodus* incluye sólo a las especies de América del Norte.

Estos autores acuerdan con la propuesta de Kraglievich (1926) sobre la posibilidad de dos eventos de dispersión distintos desde América del Norte hacia América del Sur para explicar el origen de las especies sudamericanas. Opinan que un sólo evento de dispersión es necesario para explicar el origen de *Arctotherium*. Por lo tanto los subclados *Arctotherium* (*Arctotherium*) y *A.* (*Pararctotherium*) son más parsimoniosamente explicados como originados y diferenciados en América del Sur, luego del establecimiento de un ancestro común en el continente. Otra explicación posible para el origen de estos taxones (se refieren a *Arctodus* y *Arctotherium*) es la hipótesis de que el ancestro estuviera ampliamente distribuido en los dos continentes y que un subsecuente evento de vicariancia fuera el responsable del aislamiento y diferenciación de los géneros *Arctodus* y *Arctotherium* respectivamente en América del Norte y del Sur. La distribución geográfica de las especies sudamericanas y norteamericanas de *Tremarctos* presenta un problema similar. El conocimiento actual de la filogenia y zoogeografía de los Tremarctinae aparece como insuficiente para sostener hipótesis específicas sobre el centro de origen de la subfamilia y sus géneros o para decidir entre el rol de la dispersión o vicariancia en la historia evolutiva de estos osos.

Cartelle (1994) en su libro sobre los mamíferos fósiles de Minas Gerais publica una fotografía de un cráneo y una mandíbula en la página 90, identificados como *P.*

brasiliense. La mandíbula pertenece efectivamente a ese taxón, pero el cráneo probablemente pertenezca a *Arctotherium vetustum*.

Emslie (1995) describe nuevos restos de *A. pristinus* y observa no sólo dimorfismo sexual en tamaño sino también diferencias morfológicas que probablemente representen variaciones temporales y geográficas.

Talbot y Shields (1996) realizan un análisis filogenético de ocho especies de Ursidae actuales, utilizando secuencias completas de tres genes mitocondriales y concluyen que *Tremarctos* y *Ailuropoda* son los géneros basales de la radiación de los Ursidae.

Cartelle (1998) describe nuevos restos fósiles de *Arctotherium brasiliense*; considera que las especies fósiles registradas en América del Sur deben ser incluidas en el género *Arctotherium*. Realiza una nueva diagnosis del género y de la especie.

Perea y Ubilla (1998) incluyen nuevamente a *Arctotherium* como subgénero de *Arctodus* y elevan a *Pararctotherium* a la categoría de género.

Soibelzon y Bond (1998) realizan una revisión sobre las especies de tremarctinos registrados en América del Sur. Aclaran que si bien en *Tremarctos* y *Arctodus* la fosa premasetéica se encuentra bien desarrollada, en las formas registradas en América del Sur está reducida o ausente, contribuyendo, de esta forma, a subsanar un error que se repetía desde los primeros trabajos sobre los tremarctinos. Conocer el estado de este carácter es de gran importancia ya que es uno de los más utilizados en la definición de la subfamilia Tremarctinae.

Siguiendo el criterio de Trajano y Ferrarezzi (1994) incluyen las especies bajo el género *Arctotherium* con los subgéneros *Arctotherium* (*Arctotherium*) y *Arctotherium* (*Pararctotherium*). Reconocen las especies *A. (A.) angustidens*, *A. (A.) candiotti*, *A. (A.) bonariensis*, *A. (P.) pamparum* y *A. (P.) enectum*. Alertan sobre la dudosa procedencia estratigráfica del tipo de *A. (A.) bonariensis* y sobre la posibilidad de que algunos de los materiales asignados a esta especie pertenezcan a otras.

Fariña et al. (1998) realizan estimaciones de masa corporal de distintos elementos de la megafauna del Lujanense *s. l.* Entre otros estiman la masa de *Arctodus bonaerense* utilizando, según los autores, medidas de cráneo y del M₁ del resto MACN 9645 (número que en realidad corresponde a varios huesos del miembro posterior de un ejemplar de *Arctotherium* sp.). La evidencia disponible lleva a pensar que en realidad utilizaron la hemimandíbula MACN 9646 tipo de *Pararctotherium pamparum crassidens* y el cráneo MACN 971 tipo de *Pararctotherium pamparum*.

Soibelzon et al. (1999) como parte de los resultados de estudios bioestratigráficos en el río Arrecifes (provincia de Bs. As.), asignan al Bonaerense tres restos fósiles (MLP 10-7, 10-71 y 10-21) de *A. vetustum*, pertenecientes a distintas especies y que carecían de procedencia estratigráfica.

Soibelzon y Soibelzon (1999) dan a conocer un nuevo resto fósil de *Arctotherium bonariensis* proveniente del Ensenadense de Mar del Sur (Buenos Aires).

Soibelzon (2000) da a conocer nuevos caracteres que permiten reconocer la validez del género *Pararctotherium* y propone la identidad de *Arctotherium* como un género separado de *Arctodus*. Demuestra que la fosa premasetéica se encuentra reducida o ausente en *Arctotherium*.

Soibelzon et al. (2000) revisan el tipo de *Ursus bonariensis* Gervais, 1852 (MNHN PAM 264) y demuestran que el tipo corresponde al género *Pararctotherium* y no *Arctotherium*. Creen que el resto en cuestión es indiferenciable del tipo de *P. enectum* Ameghino 1904c (especie genotípica) y que de esta manera *P. bonariensis nov. comb.* tiene prioridad sobre *P. enectum*. También aclaran que la procedencia estratigráfica del material tipo es Lujanense *s. l.* y no Ensenadense, como se creía hasta el momento, basándose en las notas dejadas por el descubridor original, F.J. Muñiz.

Carlini y Tonni (2000) en su libro sobre los mamíferos fósiles del Paraguay incluyen un capítulo dedicado a *Pararctotherium*.

Ruiz-García (2000) realiza un estudio sobre la variabilidad genética de *T. ornatus* y sostiene que esta especie se habría separado de la línea basal representada por *Ursus* hace unos 12 Ma.

Soibelzon, Tonni y Bond (2001) realizan un pormenorizado análisis de las procedencia estratigráfica de los distintos materiales de *A. latidens* concluyendo que el taxón es un elemento conspicuo de la Biozona de *Tolypeutes pampaeus* y que su biocrón se extiende desde menos de 1,76 Ma (cron C1r2r) a menos de 0,78 (base del cron C1n).

Soibelzon, Isla y Dondas (2001) dan a conocer el hallazgo de tres esqueletos asociados de *A. latidens*, una hembra y sus dos crías. Esta es la primera noticia sobre el hallazgo de varios individuos asociados para la subfamilia Tremarctinae tanto en América del Sur como del Norte.

I.4. Objetivos

General

Realizar un estudio sistemático, filogenético y paleoecológico sobre las especies de Ursidae Tremarctinae del Pleistoceno de la Argentina.

Particulares:

- 1) Describir y analizar los diversos materiales, especialmente aquellos inéditos.
- 2) Realizar un análisis filogenético de las distintas especies registradas en Argentina.
- 3) Evaluar las relaciones filogenéticas entre las especies de América del Norte y del Sur, un aspecto sumamente significativo en lo que hace a la historia de los distintos grupos de mamíferos que participaron del denominado “Gran Intercambio Biótico Americano” durante el Plioceno y Pleistoceno.
- 4) Revisar la procedencia estratigráfica de los ejemplares colectados, con un refinamiento de los aspectos bioestratigráficos, a fin de contar con un adecuado marco temporal de la filogenia de estos úrsidos.

I.5. Hipótesis

1) Las relaciones filogenéticas entre los taxones de América del Sur y del Norte justifican su separación genérica, contra lo propuesto entre otros por Kurtén (1967), Berman (1994) y Perea y Ubilla (1998).

2) La diversidad específica en el Pleistoceno de la Argentina es menor a la propuesta por los distintos autores que se han ocupado del tema.

3) Existió un reemplazo a fines del Ensenadense entre las especies *Arctotherium latidens* y *A. vetustum*, *A. tarijense* y *A. bonariense*.

4) Los osos de mayor tamaño (*Arctotherium latidens*) fueron frecuentes en los ambientes cálidos y húmedos del Ensenadense. Por el contrario, los osos de tamaño mediano y pequeño (*A. vetustum*, *A. tarijense* y *A. bonariense*) fueron relativamente frecuentes bajo condiciones más áridas y frías durante el Bonaerense y Lujanense.

5) Las especies de *Arctotherium* eran de hábitos omnívoros, aunque *A. latidens* presenta caracteres hipocarnívoros y las especies del Bonaerense y Lujanense más carnívoros.

I.6. Abreviaturas

Repositorios

AMNH: American Museum of Natural History, Estados Unidos de América.

AMNH F: Frick Laboratory, American Museum of Natural History, Estados Unidos de América.

BMNH: Natural History Museum, London, Inglaterra.

GALY: Colección del Grupo de Arqueología del Liceo de Young, departamento de Río Negro, República Oriental del Uruguay.

GP: Colección del Museu Paulista, Universidad de San Pablo, San Pablo, Brazil.

CM: Carnegie Museum, Estados Unidos de América.

FLMNH: Florida Museum of Natural History, Estados Unidos de América.

IGC: Instituto de Geociencias de la Universidad Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte, Brazil.

LACAM: Los Angeles County Museum, Estados Unidos de América.

MACN: Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Buenos Aires, República Argentina.

MACN zool: Colección del Dpto. de Mastozoología del MACN, República Argentina.

MCA: Museo Carlos Ameghino, Mercedes, República Argentina.

MHJ: Museo Histórico de Junin, República Argentina.

MHN: Museu de Historia Natural de la Universidad Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte, Brazil

MLP: Colección del Departamento Científico Paleontología de Vertebrados, Museo de La Plata, República Argentina.

MLP (DZV): Colección del Departamento Científico Zoología de Vertebrados, Museo de La Plata, República Argentina.

MMCN: Museo Municipal de Ciencias Naturales “Monte Hermoso”, República Argentina.

MMMP: Museo Municipal de Mar del Plata "Lorenzo Scaglia", República Argentina.

MMPH: Museo Municipal “Punta Hermengo”, Miramar, República Argentina.

MNHN PAM: Museum National d’Histoire Naturelle, Paris. Colección del Pampeano, Francia.

MPV: Museo Paleontológico de Valencia, España.

MST: Museo “Sueño del Tano”, San Pedro, República Argentina.

PMUZ: Paläontologische Institut und Museum der Universität Zürich, Suiza.

UF: Florida University, Estados Unidos de América.

UMAG: Universidad de Magallanes, Chile.

UZM: Zoological Museum, University of Copenhagen.

Dientes:

I¹⁻³: incisivos superiores 1, 2 y 3.

M¹⁻²: molares superiores 1 y 2.

P¹⁻⁴: premolares superiores 1, 2, 3 y 4.

I₁₋₃: incisivos inferiores 1, 2 y 3.

P₁₋₄: premolares inferiores 1, 2, 3 y 4.

M₁₋₃: molares inferiores 1, 2 y 3.

DI¹⁻³: incisivos superiores de leche 1, 2 y 3.

DP¹⁻⁴: molariformes superiores de leche 1, 2, 3 y 4.

dI₁₋₃: incisivos inferiores de leche 1, 2 y 3.

dP₁₋₄: molariformes inferiores de leche 1, 2, 3 y 4.

Cúspides principales de los dientes yugales

Ca: cúspides accesorias

En: entocónido

Hyp: hypocono

Hypd: hypocónido

Me: metacono

Med: metacónido

Pa: paracono

Pad: paracónido

Pro: protocono

Prod: protocónido

II. MÉTODOS

II.1. De la Revisión Sistemática y Descripción de los taxones

II.1.1. Pasos seguidos durante la realización del presente trabajo.

- a) Recopilación bibliográfica.
- b) Búsqueda de restos fósiles en los museos y colecciones particulares de la provincia de Buenos Aires (GALY; MACN; MCA; MHJ; MLP; MMCN; MMMP; MMPH; MST y otras colecciones particulares). De esta forma se consiguieron más de 120 ejemplares, de los cuales aproximadamente sólo el 15 % había sido estudiado previamente.
- c) Estudio de los materiales tipo de "*A. angustidens*", *A. bonariense* y *A. brasiliense* que se encuentran depositados en instituciones extranjeras (BMNH, MHNP y UZM respectivamente).
- 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) Búsqueda y preparación de nuevos materiales.
- f) Realización de estudios anatómicos que permitieron comprender la diversidad y variabilidad del grupo.
- g) Formación de un criterio propio para agrupar los restos estudiados en especies.
- h) Contrastación y comprensión de los esquemas sistemáticos previos.
- i) Interpretación y presentación de los resultados.

Las diagnosis de los distintos taxones son el resultado de la combinación de caracteres sinapomórficos, apomórficos y plesiomórficos y por ende no son diagnosis cladísticas estrictas. Todos los taxones han sido rediagnosticados, en gran medida, sobre la base de nuevos caracteres.

La nomenclatura utilizada en la descripción del cráneo, mandíbula y dientes definitivos (Fig. II.1) ha sido tomada de Torres (1988). Existen descripciones previas pormenorizadas del cráneo de los úrsidos (*e.g.* Davis, 1964; Torres, 1988) y de *Arctotherium* (*e.g.* Kraglievich y Ameghino, 1940; Berman, 1994), por esta razón, en este trabajo se describen las particularidades observadas en cada especie.

Para la descripción de los dientes deciduos se adoptó la nomenclatura utilizada por Koby (1952), Radulescu y Samson (1959), Terzea (1969) y Torres (1988).

Cuando fue posible, se le asignó una edad relativa a cada resto. Se consideraron cuatro edades relativas, que fueron definidas sobre la base del desgaste de las cúspides de las coronas de los molares. Se consideran “juveniles” a los individuos con dientes de leche y a los que no presentan indicios de desgaste en sus molares. Los individuos que presentan desgaste sólo en el ápice de las cúspides más altas son considerados “adultos jóvenes”; cuando el desgaste afecta a todas las cúspides principales los individuos son considerados “adultos” y “adultos seniles” aquellos individuos cuyas coronas se encuentran arrasadas por el desgaste.

Para el examen de los caracteres morfológicos se utilizó, cuando fue necesario, una lupa binocular marca Leica (hasta 4 X). Las medidas fueron tomadas con calibre mecánico (VIS) con una aproximación de 0.1 mm.

Los estudios morfológicos de todos los taxones (incluidos los de América del Norte) han sido realizados sobre restos fósiles, ninguno sólo sobre figuras publicadas por otros autores.

II.1.2. Medidas relevadas sobre los restos fósiles

Cráneo y series dentarias superiores:

ABIO: ancho máximo de la frente, tomada entre los bordes internos de las órbitas. (ver Fig. II.3).

AC: ancho máximo entre los bordes externos de los arcos cigomáticos (ver Fig. II.3).

AFG: ancho máximo de la fosa glenoidea, tomado desde el borde proximal de la fosa hasta el límite distal de la carilla articular.

APEC: ancho máximo del paladar entre los bordes externos de los caninos superiores derecho e izquierdo (ver Fig. II.3).

APEM1: ancho máximo del paladar entre los bordes externos de los M^1 derecho e izquierdo (ver Fig. II.3).

APEM2: ancho máximo del paladar entre los bordes externos de los M^2 derecho e izquierdo (ver Fig. II.3).

APIC: ancho máximo del paladar entre los bordes internos de los caninos superiores derecho e izquierdo (ver Fig. II.3).

APIM1: ancho máximo del paladar entre los bordes internos de los M^1 derecho e izquierdo (ver Fig. II.3).

APIM2: ancho máximo del paladar entre los bordes internos de los M^2 derecho e izquierdo (ver Fig. II.3).

APP: ancho máximo de la frente, tomada entre los procesos postorbitales (ver Fig. II.3).

DCP4: distancia entre el borde posterior del canino superior y el anterior del P^4 .

DHON: diámetro horizontal del orificio nasal (ver Fig. II.3) .

DVON: diámetro vertical del orificio nasal (ver Fig. II.3).

LBL C: longitud buco labial del canino superior, tomada a nivel de la base de la corona.

LBL M1m: longitud buco labial del M^1 a nivel del metacono (ver Fig. I.1).

LBL M1p: longitud buco labial del M^1 a nivel del paracono (ver Fig. I.1).

LBL M2: longitud máxima buco labial del M^2 (ver Fig. I.1).

LBL M2t: longitud buco labial del talón del M^2 (ver Fig. I.1).

LCB: longitud cóndilo basal (ver Fig. II.3).

LMD M1: longitud mesio distal del M^1 (ver Fig. II.2).

LMD M2: longitud mesio distal del M^2 (ver Fig. II.2).

LMD P4: longitud máxima mesio distal del P^4 (ver Fig. II.2).

LP: longitud del paladar, tomada desde el borde medio anterior de los premaxilares hasta el borde medio posterior del paladar (ver Fig. II.3).

LPM2: longitud del paladar, tomada desde una línea imaginaria que une los bordes posteriores de los M^2 izquierdo y derecho hasta el borde medioposterior del paladar (ver Fig. II.3).

LPM: longitud de la serie premolar-molar superior tomada desde el borde mesial del P^1 hasta el borde distal del talón del M^2 .

LP4M1: longitud de P^4+M^1 , tomada desde el borde mesial del P^4 hasta el distal del M^1 .

LP4M2: longitud de $P^4+M^1+M^2$, tomada desde el borde mesial del P^4 hasta el distal del talón del M^2 .

LSM: longitud de la serie molar superior, tomada desde el borde mesial del M^1 hasta el distal del talón del M^2 .

LSP: longitud de la serie premolar superior, tomada desde el borde mesial del P^1 hasta el borde distal del P^4 .

Mandíbulas y series dentarias inferiores

ARA: altura de la rama ascendente (ver Fig. II.4).

ARH m1: altura de la rama horizontal a nivel del M_1 (ver Fig. II.4).

ARH m2: altura de la rama horizontal a nivel del M_2 (ver Fig. II.4).

ARH p1-3: altura de la rama horizontal a nivel de los P_{1-3} (ver Fig. II.4).

ARH p4: altura de la rama horizontal a nivel del P₄ (ver Fig. II.4).

Dcm1: distancia entre el borde distal del canino inferior y el borde mesial del M₁.

DTC: diámetro transversal del cóndilo (ver Fig. II.3).

DVC: diámetro vertical del cóndilo (ver Fig. II.3).

ERH m1: espesor de la rama horizontal a nivel del M₁ (ver Fig. II.3).

ERH m2: espesor de la rama horizontal a nivel del M₂ (ver Fig. II.3).

ERH p4: espesor de la rama horizontal a nivel del P₄ (ver Fig. II.3).

LBL c: longitud buco labial del canino inferior, tomada a nivel de la base de la corona.

LBL m1: longitud buco labial del M₁ a nivel del protocónido (ver Fig. I.1).

LBL m1t: longitud buco labial del M₁ a nivel del talónido (ver Fig. I.1).

LBL m2: longitud buco labial del M₂ a nivel de protocónido y metacónido (ver Fig. I.1).

LBL m2t: longitud buco labial del M₂ a nivel del talónido (ver Fig. I.1).

LBL m3: longitud buco labial del M₃ (ver Fig. I.1).

LCBc: longitud desde el cóndilo hasta el borde anterior del canino inferior (ver Fig. II.2).

Lcm3: longitud desde el borde anterior del canino inferior hasta el borde distal del M₃.

LCS: longitud cóndilo sinfisaria (ver Fig. II.2).

LMD m1: longitud mesio distal del M₁ (ver Fig. I.1).

LMD m2: longitud mesio distal del M₂ (ver Fig. I.1).

LMD m3: longitud mesio distal del M₃ (ver Fig. I.1).

LMD p4: longitud mesio distal del P₄ (ver Fig. I.1).

Lp4m3: longitud de P_4+M_{1-3} . Tomada desde el borde mesial del P_4 hasta el borde distal del M_3 .

LSm: longitud de la serie molar inferior; tomada desde el borde mesial del M_1 hasta el borde distal del M_3 .

VFP: volumen de la fosa premasetéica. El volumen de la fosa fue estimado rellenando la cavidad con plastilina, la superficie fue emparejada con una regla usando como guías el borde superior e inferior de la rama mandibular, luego la plastilina fue retirada y sumergida en agua dentro de una probeta graduada donde se midió el volumen del líquido desplazado.

II.2. Del Análisis Filogenético

Se realiza un análisis cladístico con el fin de determinar las relaciones entre los taxones terminales de la subfamilia Tremarctinae. La monofilia de este grupo fue establecida por Trajano y Ferrarezzi (1994).

La metodología denominada cladismo o sistemática filogenética permite obtener una jerarquía de grupos naturales sobre la base de las relaciones de parentesco (Hennig, 1950, 1966).

El cladismo parte de la premisa de que la similitud global entre los taxones no necesariamente indica relaciones de parentesco, ya que los taxones pueden asemejarse entre sí y no compartir un ancestro común más próximo.

Los pasos a seguir en un análisis cladístico son:

- Selección de los taxones
- Selección de los caracteres
- Polarización y codificación de los caracteres
- Construcción del cladograma/s

- Como paso adicional se realizó una evaluación del soporte de los clados del árbol.

En los incisos II.2.1 a II.2.5 de este capítulo se desarrollarán los ítems arriba mencionados, a continuación se presenta una breve síntesis.

Se utilizaron 11 taxones en este análisis: uno constituye el grupo externo (“outgroup”) y los otros diez constituyen el grupo interno (“ingroup”) formado por todos los Tremarctinae (ver inciso II.2.1).

Se analizaron un total de 44 caracteres (ver inciso II.2.2 para su descripción detallada). Estos corresponden a: 14 caracteres craneanos, 2 caracteres mandibulares, 27 dentarios y uno postcraneano. Para su polarización se utilizó el método del outgroup (Watrous y Wheeler, 1981). De los 44 caracteres 31 son binarios y 13 multiestado, dos caracteres presentan estados polimórficos. La matriz de datos resultante se presenta en la TABLA 1 (ver inciso II.2.3).

El análisis de la matriz de datos se realizó mediante la aplicación de un algoritmo de simplicidad (“parsimony”) (Crisci, 1982). Se realizaron dos tipos de análisis de parsimonia: bajo pesos iguales mediante la aplicación del programa NONA 2.0 (Goloboff, 1998) y bajo pesos implicados (Goloboff, 1993) mediante el programa Pwree (Goloboff, 1998); en ambos casos se utilizó un algoritmo de búsqueda exacto (ver inciso II.3.4).

Dos de los caracteres utilizados presentaron polimorfismos (31 y 32); los programas NONA y Pwree permiten el análisis de caracteres multiestado con la restricción de que son considerados no aditivos durante el análisis.

Adicionalmente se aplicó el método de “Bremer support” (Bremer, 1994) con el objetivo de evaluar la confianza de los datos (ver inciso II.2.5).

II.2.1. Taxones

a) Grupo interno (“ingroup”)

Se toma como “ingroup” a los Tremarctinae considerando como terminales para el análisis a once taxones: *Plionarctos*, *Tremarctos floridanus*, *T. ornatus*, *Arctodus pristinus*, *A. simum*, *Arctotherium vetustum*, *A. brasiliense*, *A. latidens*, *A. bonariense* y *A. tarijense*.

b) Grupo externo (“outgroup”)

Se optó por *Ursus americanus* ya que este taxón se ubica por fuera del nodo del “ingroup” en hipótesis filogenéticas previas; presenta caracteres comparables con los aquí analizados y por otra parte hay suficiente cantidad de material en colecciones accesibles en la República Argentina.

Aunque fue sugerido que algún taxón de Agriotherinae es el grupo hermano de los Tremarctinae (Kurtén, 1967), no se incluyen en este análisis debido a la imposibilidad de relevar la mayoría de los caracteres considerados, dada la naturaleza fragmentaria del material conocido y el escaso acuerdo sobre la sistemática del grupo, cuestión que escapa a los objetivos de este trabajo.

NOTA: En las páginas siguientes se utilizará el nombre “osos de rostro corto”, traducción textual de “short-faced bears” (*sensu* Kurtén, 1967) al referirse al clado formado por *Arctodus* + *Arctotherium*.

II.2.2. Análisis de Caracteres

Caracteres utilizados en el presente análisis

0. Tamaño absoluto del cráneo: 0= pequeño; 1= mediano; 2= grande.

1. Longitud del rostro: 0= largo; 1= corto.

Merriam y Stock (1925), Kurtén (1967), Trajano y Ferrarezzi (1994) y Perea y Ubilla (1983) caracterizan a los Tremarctinae por presentar el rostro corto y ancho, en contraste con el rostro largo y angosto de los Ursinae.

A *Plionarctos* se le asigna el estado 1, aunque no se conoce ningún cráneo completo del taxón, ya que presenta los primeros tres premolares superiores dispuestos en triángulo por lo que se infiere el acortamiento del rostro.

2. Desarrollo de la cresta sagital: 0= poco desarrollada; 1= desarrollo medio; 2= muy desarrollada.

El desarrollo de la cresta sagital en los mamíferos está muy relacionado con la edad y el sexo de cada individuo dentro de una misma especie. Se ha observado que en *U. americanus* la cresta sagital está poco desarrollada y restringida a la región posterior del cráneo en el punto de contacto con la cresta lambdoidea y la cresta occipital, y hacia la región anterior sólo se observan dos marcas de inserciones musculares sobre los parietales a ambos lados del plano sagital. Dentro de los Tremarctinae la cresta sagital siempre es más importante, alcanzando mayor desarrollo en las especies *Arctodus simus* y *Arctotherium latidens*.

3. Caja craneana: 0= globosa; 1= estrecha.
4. Cantidad de forámenes anteorbitarios: 0= uno; 1= dos o tres.

Merriam y Stock (1925) separan a los Tremarctinae de los Ursinae por la presencia general de más de un foramen infraorbital, pero durante el presente estudio se observó que *Tremarctos*, *Arctodus pristinus* y *Arctotherium brasiliense* presentaban un solo foramen infraorbital.

5. Borde interno de la órbita: 0= redondeado; 1= recto.
6. Forma de los arcos cigomáticos en vista dorsal: 0= pegados al cráneo; 1= sobresalientes con el ángulo posterior pronunciado.
7. Desembocadura, en la región esfenoidal, del foramen redondo y del canal aliesfenoidal: 0= confluyente; 1= independiente.

El canal aliesfenoidal está presente en todos los Ursidae (Wyss and Flynn, 1993). No se han encontrado datos en la bibliografía sobre la constancia de la ocurrencia en los Ursidae del foramen rotundo, pero en todos los materiales examinados tanto de

Tremarctinae como de Ursinae, la presencia del foramen rotundo es constante. Kraglievich y Ameghino (1940) y Merriam y Stock (1925) hacen notar que en los Ursinae, así como en *Tremarctos*, el canal aliesfenoideo y el foramen rotundo confluyen, antes de alcanzar el exterior del cráneo, en un canal aliesfenoideo + rotundo (lo mismo sucede en las especies de *Arctodus*), pero que en *Pararctotherium* (= *A. tarijense* y *A. bonariense*) ambos conductos emergen independientemente.

Según Paula Couto (1960: 22) no hay canal aliesfenoideo en *A. brasiliense* y el rotundo está bien desarrollado, pero Trajano y Ferrarezzi (1994) sostienen que en *A. brasiliense* ambos están presentes y se abren independientemente en la región esfenoidal.

No se posee información sobre el carácter en *A. vetustum* debido a que el único cráneo de la especie se encuentra roto en esta zona.

8. Bullas timpánicas: 0= planas; 1= globosas.

Este carácter fue usado por Perea y Ubilla (1985) para caracterizar los dos patrones (grande y pequeño) que según ellos se corresponden con los géneros *Arctotherium* (= *A. latidens*) y *Pararctotherium* (= *A. tarijense* y *A. bonariense*) de América del Sur. Dentro de los Ursidae actuales no se han encontrado casos de bullas timpánicas globosas, siendo un carácter exclusivo de *A. vetustum*, *A. brasiliense*, *A. tarijense* y *A. bonariense* al menos entre los Tremarctinae.

9. Número de forámenes incisivos: 0= dos; 1= tres.

Los Ursinae presentan dos forámenes incisivos de tamaño semejante, en la región palatal de los premaxilares. Se desarrollan uno al lado del otro a ambos lados de la sutura entre los premaxilares. En algunos Ursinae y en todos los Tremarctinae se desarrollan tres, de los cuales el tercero es posterior a los dos primeros y de tamaño variable (Merriam y Stock, 1925). No se conoce el paladar de *Plionarctos* por lo que este carácter es incomparable para el taxón. En *Ailuropoda* se desarrolla un tercer foramen en la misma posición, homologable al de los tremarctinos.

10. Distancia desde el borde posterior del alvéolo del canino superior hasta el borde anterior del P^4 comparada con la longitud mesiodistal del P^4 : 0= distancia entre el canino y el P^4 mayor que la longitud mesiodistal del P^4 ; 1= distancia entre el canino y el P^4 menor que la longitud mesiodistal del P^4 .

En los Ursinae la distancia entre el canino superior y el P^4 es siempre mayor que la longitud del P^4 . Para los Tremarctinae Kraglievich (1926) demostró que “en la serie norteamericana la distancia desde el borde posterior del canino hasta el anterior del P^4 (espacio ocupado por los tres primeros premolares) es proporcionalmente mucho mayor que en las especies de la serie austral, vale decir, que el rostro de los arctoterios norteamericanos es más largo y más aproximado al de los úrsidos típicos que el de los nuestros” y que “...en las especies boreales la longitud del P^4 es constantemente inferior que la del espacio ocupado por los P^{1-3} , ocurriendo lo contrario en los animales de la serie austral”.

Es interesante señalar que *Plionarctos* presenta el mismo estado del carácter que *Arctotherium*.

11. Forma del contorno de la escotadura postpalatina: 0= en forma de U; 1=en forma de V.

La forma del contorno de la escotadura postpalatina es variable dentro de los Ursidae. Perea y Ubilla (1985) distinguen dos morfologías que utilizan para caracterizar al patrón grande (*Arctotherium latidens*) (borde posterior del paladar en forma de V) y al pequeño (*Arctotherium tarijense* y *A. bonariense*) (en forma de U). En cuanto al resto de los Tremarctinae, *Tremarctos*, *Arctodus pristinus* y *Arctotherium brasiliense* presentan la escotadura postpalatina en U, mientras que en *A. simus* la escotadura tiene forma de V. Este carácter no es comparable para *Plionarctos* debido a la imposibilidad de relevarlo debido a que no se conoce ningún resto de cráneo excepto algún fragmento de maxilar. En los Ursinae se presentan ambas posibilidades.

12. Extensión del margen posterior del paladar por detrás del borde distal de los M^2 : 0= media; 1= muy grande; 2= pequeña.

Kraglievich (1926) enuncia este carácter como diagnóstico de *Pararctotherium* (= *Arctotherium tarijense* y *A. bonariense*) y expresa "... el paladar termina al nivel de los últimos molares y no bastante atrás de ellos, como ocurre en *Arctotherium s. str.* (= *A. latidens*) y en las especies norteamericanas emparentadas". Otros autores como Perea y Ubilla (1985), Trajano y Ferrarezzi (1994) y Soibelzon (2000) han utilizado también este carácter como diagnóstico de *Pararctotherium* (*A. tarijense*, *A. bonariense* y *A. brasiliense*). El estudio realizado reveló que *Arctodus simus* es la especie dónde el paladar se extiende en mayor medida por detrás de los últimos molares superiores, en situación intermedia se encuentran *A. pristinus*, *Tremarctos*, *Arctotherium latidens* y *U. americanus*, mientras que el grado máximo de acortamiento se alcanza en *Arctotherium tarijense*, *A. brasiliense* y *A. vetustum*. El carácter no es comparable para *Plionarctos* y *A. bonariense* ya que no se conoce el cráneo del primero y los dos cráneos conocidos del segundo se encuentran rotos en esa zona.

13. Escotadura sobre el borde dorsal del foramen magno: 0= presente; 1= ausente.

La presencia de una escotadura más o menos desarrollada sobre el borde dorsal del foramen magno, es un carácter de presencia variable en los mamíferos y probablemente no tenga ningún significado funcional. Dentro de los Ursidae, se presenta en forma constante en los Ursinae, pero dentro de los Tremarctinae sólo está siempre presente en *Tremarctos*, *Arctodus*, *Arctotherium brasiliense* y *A. vetustum*; nunca se desarrolla en *A. latidens*, *A. tarijense* y *A. bonariense*.

14. Presencia y desarrollo de la fosa premasetéica: 0= ausente; 1= presente y reducida; 2= presente y bien desarrollada.

La presencia de una fosa premasetéica en la cara externa de la mandíbula fue uno de los caracteres usados tradicionalmente en la definición de la subfamilia Tremarctinae (Merriam y Stock, 1925; Berman 1994; Trajano y Ferrarezzi 1994, Perea y Ubilla 1998). La fosa premasetéica en *Tremarctos ornatus* de acuerdo con Davis (1955) es una gran depresión oval que se desarrolla en la cara lateral externa del cuerpo de la mandíbula, justo por delante de la fosa masetéica y por debajo del último molar. Esta fosa es más larga que alta, alcanzando anteriormente el borde posterior del

talónido del segundo molar. Bajo la fosa, el borde inferior de la rama mandibular tiene el ancho normal, por lo tanto aunque la fosa premasetéica se extiende en casi todo el espesor del cuerpo de la mandíbula, deja intacto el borde alveolar por arriba y el borde inferior de la mandíbula por debajo.

Esta descripción se ajusta perfectamente a lo observado en *T. floridanus* y las especies de *Arctodus*. Pero en los restos mandibulares conocidos de las especies fósiles registradas en América del Sur, la fosa premasetéica está reducida o ausente (Cope, 1896; Ameghino, 1902; Soibelzon y Bond, 1998; Soibelzon, 2000). Esta última condición es la que se observa también en *Plionarctos* (Tedford y Martin, 2001).

15. Morfología de la cresta masetéica: 0= convexa hacia el borde mesial de la mandíbula; 1= cóncava hacia el borde mesial de la mandíbula; 2= rectilínea e inclinada hacia el borde distal de la mandíbula, 3= rectilínea y perpendicular al eje mesiodistal de la mandíbula.

Dentro de los Carnivora la configuración primitiva de la cresta masetéica corresponde al estado 0, todos los Ursinae estudiados mantienen este estado. Las variaciones que se encuentran en los Tremarctinae podrían estar relacionadas, en principio, con el mayor o menor grado de desarrollo o la ausencia de una fosa premasetéica.

16. Disposición de los P^{1-3} sobre la arcada maxilar: 0= alineados; 1= subalineados; 2= dispuestos en triángulo.

Dentro de los Ursidae los tres primeros premolares superiores (P^{1-3}) se disponen comúnmente en una línea sobre la arcada maxilar, esta disposición es la que se presenta invariablemente en los Ursinae tanto fósiles como actuales, donde también se observa reducción en número que se interpreta como indicador del grado de evolución de la especie en cuestión (Torres, 1988). Entre los Tremarctinae existe una tendencia a la disposición en triángulo de los premolares anteriores al cuarto; en este caso el P^2 se encuentra reducido en tamaño y ubicado en posición labial a los P^{1-3} , mientras que el P^3 se ubica cerca del borde mesiolingual del P^4 . Se cree que existe una relación entre el acortamiento del rostro y, por ende, del lugar disponible para la

implantación de los P¹⁻³. En este sentido es interesante remarcar que *Plionarctos*, el taxón más antiguo del grupo presenta una disposición en triángulo muy marcada, pero *T. floridanus* el taxón que le sigue en antigüedad, según el registro fósil, presenta una disposición alineada y *T. ornatus* subalineada. Dentro de *Arctodus*, *A. pristinus* presenta los P¹⁻³ dispuestos en línea, pero en *A. simus* la disposición es subalineada. Como lo señalaron Kraglievich y Ameghino (1940) en todos los taxones fósiles registrados en América del Sur los tres primeros premolares se disponen en triángulo.

17. Cíngulo linguodistal en el P⁴: 0= bien desarrollado; 1= reducido; 2= ausente.

La presencia de un cíngulo linguodistal en el P⁴, que une el protocono y la base del metacono, es común en los Ursinae. Dentro de los Tremarctinae se observa una tendencia a la reducción, hasta la desaparición en los taxones fósiles registrados en América del Sur con la excepción de *A. vetustum*.

18. Protocono en el P⁴: 0= bien desarrollado; 1= vestigial o ausente.

La presencia de un protocono en el P⁴ de los Ursinae es constante. Dentro de los Tremarctinae se encuentra bien desarrollado en la mayoría de los taxones. Kraglievich (1926) estudiando el tipo de *Pararctotherium pamparum* (= *A. tarijense*) observa que en esta especie el P⁴ no presenta protocono. Trajano y Ferrarezzi (1994) sostienen que un protocono vestigial o ausente en el P⁴ es una sinapomorfía de *Pararctotherium* (= *A. tarijense* y *A. brasiliense*). El registro de nuevos materiales asignables a *A. vetustum*, *A. tarijense* y *A. brasiliense*, permitió observar que una muy pequeña cúspide lingual en el P⁴, homologable con seguridad al protocono, se encuentra en algunos ejemplares. Es importante resaltar que con frecuencia se observa el desarrollo de un pequeño protocono sólo en el P⁴ izquierdo o derecho de un mismo individuo, lo que sugiere una alta variabilidad al respecto en estos taxones. *A. bonariense* es la única especie, de la subfamilia Tremarctinae, en la que nunca se ha observado la presencia de un protocono en el P⁴.

19. Forma del contorno de la corona del M¹ en vista oclusal: 0= diámetro máximo mesiodistal mayor que diámetro máximo labiolingual; 1= diámetro máximo mesiodistal

igual o levemente mayor que diámetro máximo labiolingual; 2= diámetro máximo mesiodistal menor que diámetro máximo labiolingual.

El M^1 de todos los Ursidae actuales (incluso *T. ornatus*) es elongado en sentido mesiodistal, lo mismo sucede en los Ursinae fósiles. Dentro de los Tremarctinae se verifican variaciones en la forma de este molar. Merriam y Stock (1925) caracterizan a los Tremarctinae por presentar los M^{1-2} cortos y anchos, y observan que *Arctodus simus* es el taxón de Tremarctinae donde el M^1 se aproxima más a la forma cuadrada perfecta.

Trajano y Ferrarezzi (1994) consideran que el M^1 tan largo como ancho o más ancho que largo constituye una sinapomorfía del grupo *Arctotherium* + *Pararctotherium* (= *Arctotherium*). Perea y Ubilla (1998) sostienen que el M^1 en *Tremarctos* y los Ursinae es subrectangular, mientras que en los otros Tremarctinae es subcuadrangular.

Las morfologías observadas en los Tremarctinae van desde subrectangulares (diámetro mesiodistal mayor) como en *Tremarctos*, subcuadrados (diámetro mesiodistal y bucolingual semejantes) como en *Plionarctos*, *Arctodus*, *Arctotherium vetustum* y *A. brasiliense*, hasta aquellas donde el diámetro mayor es el bucolingual como en *A. latidens*, *A. tarijense* y *A. bonariense*.

20. Desarrollo del parastilo en el M^1 : 0= muy conspicuo; 1= vestigial.

En los Ursidae actuales y los Ursinae fósiles normalmente tanto el parastilo como el metastilo se encuentran bien desarrollados. En *Ursus*, la importancia del parastilo y metastilo varía, fundamentalmente, con el mayor o menor desarrollo de los caracteres hipocarnívoros en la dentición de las diversas especies (Torres, 1988).

Merriam y Stock (1925) sostienen que el metastilo y particularmente el parastilo son caracteres más prominentes en *Arctotherium* (= *Arctodus* + *Arctotherium*) que en *Ursus* o *Tremarctos*. Como respuesta Kraglievich (1926) expresa “Entre las especies australes únicamente *brasiliense*... posee un parastilo definido. En todos los demás casos por mí examinados o falta completamente esa cúspide o se encuentra apenas un vestigio, representado por un ligero relieve de esmalte, indefinido como cúspide. En

cuanto al metastilo falta prácticamente en los arctoterios de Sud América”. Los nuevos materiales disponibles asignados a *Arctotherium vetustum* permiten observar que en este taxón el parastilo está bien definido al igual que en *A. brasiliense*.

21. Desarrollo del metastilo en el M^1 : 0= muy conspicuo; 1= vestigial o ausente.

La descripción de este carácter fue dada en el carácter 20.

22. Tamaño de las cúspides del borde lingual del M^1 en relación con las del borde labial: 0= pequeñas; 1= muy pequeñas; 2= medianas.

El tamaño de las cúspides linguales del M^1 (protocono e hipocono) es muy variable dentro de los Ursidae, pero constante para cada taxón. En los Tremarctinae encontramos taxones donde las cúspides linguales son prácticamente indiferenciables una de otra y forman una cresta continua que recorre el borde lingual de la corona hasta taxones donde las cúspides se encuentran perfectamente diferenciadas.

23. Forma del contorno del borde lingual del M^1 : 0= recto; 1= levemente convexo hacia el lado lingual; 2= francamente convexo hacia el lado lingual.

El contorno del borde lingual de la corona es recto en los Ursinae. En los Tremarctinae se encuentran ambas formas como hiciera notar Kraglievich (1926) cuando subraya refiriéndose a *Arctodus* y a *A. latidens* “...el molar de las especies boreales tiene su costado interno más alargado y sus ángulos interiores más aproximadamente rectos...”. “En nuestras especies la parte interna del molar es algo más breve y más redondeada”. Esto es válido para *A. latidens* y *A. brasiliense*. Pero *A. tarijense* y *A. bonariense* presentan un estado intermedio entre los dos descriptos, mientras que *A. vetustum* presenta una morfología muy cercana a la de las especies boreales.

24. Relación entre el diámetro transversal de la corona del M^2 a la altura del paracono y del metacono: 0= diámetro en el paracono menor al diámetro en el metacono; 1= diámetro en el paracono mayor al diámetro en el metacono.

Merriam y Stock (1925) notan que el diámetro transversal de la corona a la altura del paracono es mayor que la misma medida a la altura del metacono en

Arctotherium (= *Arctodus* + *Arctotherium*) pero que esta diferencia no es tan importante en *Ursus* y *Tremarctos*. El material estudiado de *Ursus americanus* y *Tremarctos ornatus* muestra que el diámetro transversal en el metacono es mayor que en el paracono, mientras que en *T. floridanus* la situación es la normal para el resto de los Tremarctinae.

25. Tamaño del parastilo en relación con el tamaño del paracono en el M^2 : 0= pequeño; 1= grande.

El M^2 de los Ursidae presenta un parastilo de desarrollo variable, en algunos casos es muy conspicuo y se encuentra bien diferenciado del paracono y en otros está representado sólo por un engrosamiento sobre la cresta de esmalte que desciende por la cara anterior del paracono. Dentro de los Tremarctinae, las formas fósiles representadas en América del Sur presentan un parastilo muy pequeño con la excepción de *Arctotherium vetustum*.

26. Tamaño del paracono con relación al del metacono en el M^2 : 0= paracono algo más grande que metacono; 1= paracono mucho más grande que metacono.

El tamaño del paracono es levemente mayor al tamaño del metacono en los Ursinae y algunos Tremarctinae, pero en las especies de *Arctodus* y *Arctotherium*, el paracono es más alto y más comprimido lateralmente que el metacono, que es más bien bajo y globoso.

27. Borde mesiolingual del M^2 : 0= levemente engrosado, con un resalto anguloso poco marcado; 1= muy engrosado formando un resalto anguloso muy marcado.

El borde lingual del M^2 en los Ursidae es generalmente grueso y de contorno recto, pudiendo diferenciarse un cíngulo, que recorre gran parte de la cara lingual, como sucede en *U. americanus*. El borde mesial es normalmente de contorno más o menos curvo. Dentro de los Tremarctinae la presencia y el desarrollo de un cíngulo lingual es variable, como así también la forma del contorno del borde mesial que puede ser curvo o rectilíneo.

Según Merriam y Stock (1925) “la esquina anterointerna del M^2 (en *Arctodus*) es más rectangular debido a la prominencia del cingulo”. Esto es válido para *A. simus* pero no para *A. pristinus*, un resalto anguloso en la esquina mesiolingual puede observarse también en *Arctotherium vetustum*, *A. tarijense* y *A. bonariense*. En *Plionarctos*, *Tremarctos*, *Arctodus pristinus*, *Arctotherium brasiliense* y *A. latidens* el ángulo mesiolingual es subrectangular o de contorno francamente curvo debido a que el borde mesial es curvo.

28. Cúspides del borde lingual del M^2 : 0= levemente diferenciadas, separadas por valles muy poco profundos; 1= poco diferenciadas, formando una cresta continua; 2= bien diferenciadas, separadas por valles más profundos.

El tamaño y la disposición de las cúspides del borde lingual en los Tremarctinae es altamente variable y no está directamente relacionado con el tamaño corporal de cada taxón, aunque siempre las cúspides del borde lingual son más bajas que las del borde labial. En algunos taxones las cúspides linguales componen una cresta continua donde es difícil individualizar cada una; en otros las cúspides son fácilmente individualizables al encontrarse separadas por valles. De todas formas el protocono es por lo general elongado en sentido anteroposterior y la diferencia mayor la presenta el hipocono que puede ser elongado o globoso.

Paula Couto (1960) observa que en *Arctotherium brasiliense* “El protocono y el hipocono son, como los del M^1 , muy bajos, más o menos de la misma altura, poco salientes, y apenas distinguibles de las arrugas del esmalte”; esto mismo vale para *A. vetustum*, pero en las otras tres especies de *Arctotherium* las cúspides linguales son bien distinguibles.

29. Porcentaje que representa el diámetro transverso máximo del M^2 en su longitud total mesiodistal: 0= menos de 63%; 1= más de 73%.

Merriam y Stock (1925) sostienen que los Tremarctinae presentan un M^2 relativamente corto y ancho y que, en los tremarctinos registrados en América del Sur, se observa que el M^2 es mucho más ancho en relación con su longitud que en las especies registradas en América del Norte, como observara también Kraglievich

(1926). Perea y Ubilla (1998) sostienen que el M^2 “Except in ursines, *Tremarctos* and *Ailuropoda*, in all others tremarctines is short.” Pero el presente estudio permitió observar que, en realidad, en las especies registradas en América del Norte y en *T. ornatus* las proporciones del M^2 son más semejantes a las observadas en los Ursinae.

30. Forma del talón del M^2 : 0= talón aplanado y poco definido continuando la superficie masticatoria del trígono; 1= talón levemente diferenciado del trígono; 2= talón globoso y bien diferenciado respecto del área del trígono.

El M^2 de los Ursinae es elongado y el trígono forma un área masticatoria continua con el talón. Entre los Tremarctinae, algunos taxones (*Plionarctos* y *Tremarctos*) presentan una morfología semejante a la descripta, pero en otros (*Arctodus*, *Arctotherium vetustum* y *A. brasiliense*), el talón comienza a diferenciarse gradualmente con el desarrollo de un flexo sobre el borde lingual justo por detrás del protocono, hasta alcanzar un estado de diferenciación en *A. latidens*, *A. bonariense* y *A. tarijense*, que se encuentra en el otro extremo con relación a la morfología descripta en los Ursinae.

31- Disposición de los P_{1-3} sobre la mandíbula: 0= alineados o subalineados; 1= dispuestos en triángulo.

Con este carácter sucede algo semejante a lo dicho para el anterior. Dentro de los Ursidae, la disposición más frecuente de los tres primeros premolares inferiores (P_{1-3}) es alineada. Esto es lo que ocurre en los Ursinae, donde también es común observar reducciones parciales o totales en el número de premolares con el consiguiente desarrollo de un diastema (Torres, 1988).

Dentro de los Tremarctinae la disposición de los P_{1-3} es variable. En *Plionarctos*, *Arctodus*, *Tremarctos* y *Arctotherium vetustum* forman una hilera. En algunos restos de *Arctotherium latidens* los premolares están alineados y en otros subalineados. Mientras que en *A. tarijense* se disponen en todos los casos en triángulo como observara Ameghino (1904c) sobre el ejemplar tipo de *Pararctotherium enectum*.

A. bonariense y *A. brasiliense* presentan polimorfismo, encontrándose ejemplares con una u otra disposición de los P_{1-3} . El tipo de *A. bonariense* está roto por delante

del P₄; de todas formas por las marcas observadas sobre el hueso puede inferirse que se encuentran dispuestos en triángulo como sucede en otros dos restos asignados a la especie. En otro resto se observa que los P₁₋₃ se disponen en hilera. Sobre el tipo de *A. brasiliense* es imposible contrastar este carácter ya que falta el alvéolo del P₂, en el resto GP2T4 se disponen en línea y en el IGC 10 se encuentran en triángulo, según Paula Couto (1960: 7) los P₁₋₃ se disponen en una línea en *A. brasiliense*, pero Cartelle (1998: 173) en su diagnosis del taxón expresa que se disponen en triángulo, por esta razón se consideran las dos opciones.

32. Forma del contorno de la corona del P₄: 0= base de la corona de sección ahusada; 1= base de la corona de sección elipsoidal ancha; 2= base de la corona de sección subcircular.

El P₄ de los Ursidae es un diente muy interesante, clave en la distribución entre las diferentes especies, constituyendo un registro evolutivo de gran valor (Torres, 1988).

Dentro de los Ursinae las formas más carnívoras presentan el P₄ ahusado con el protocónido relativamente alto y comprimido lateralmente; las formas hipocarnívoras poseen la base de la corona subcircular y el protocónido relativamente bajo (Torres, 1988). Esta descripción se ajusta a lo observado en la mayoría de los Tremarctinae, donde son más frecuentes las morfologías comprimidas entre los taxones boreales y las elipsoidales anchas y subcirculares entre los taxones australes. Es importante aclarar que si bien *T. ornatus* es una forma francamente hipocarnívora, presenta el P₄ lateralmente comprimido con el protocónido relativamente alto.

33. Morfología general de la corona del M₁: 0= trigónido comprimido, surco labial principal (ectolófido) bien definido, talónido proyectado labialmente; 1= trigónido ensanchado, surco labial principal poco definido, talónido algo proyectado labialmente.

El M₁ es el diente que conserva de forma más manifiesta los caracteres carnívoros y constituye una pieza clave en el estudio de la evolución de la dentición de los Ursidae (Torres, 1988). Dentro de los Tremarctinae, las formas boreales (y *T. ornatus*) presentan un M₁ de aspecto más sectorial que el de las formas australes, en las que se verifica un aumento del volumen del molar y de la superficie masticatoria.

Sobre los pocos materiales disponibles de *Plionarctos* se observan los dos estados, por lo que se considera polimórfico al taxón.

34. Configuración del trigónido del M_1 : 0= cúspides del trigónido de tamaño semejante, metacónido dividido en dos y ubicado lingualmente al protocónido; 1= protocónido de mayor tamaño que paracónido y metacónido, metacónido formado por una sola cúspide empotrada sobre la cara posterolingual del protocónido.

Merriam y Stock (1925) caracterizan a los Tremarctinae por presentar el trigónido del M_1 cortante más que machacante y sin cúspides accesorias, Perea y Ubilla (1998) sostienen que “en los Ursinae (y *Ailuropoda*) el trigónido es aplanado y con algunas cúspides bajas; en los Tremarctinae es alto y con la corona comprimida lateralmente”.

35. Tamaño del protocónido en relación con el tamaño del paracónido y metacónido en el M_1 : 0= protocónido de tamaño algo mayor que el de paracónido y metacónido; 1= protocónido de tamaño mucho mayor que paracónido y metacónido.

El trigónido del M_1 en todos los Tremarctinae está formado sólo por tres cúspides, paracónido, protocónido y metacónido y una cúspide accesorial empotrada sobre el borde postero labial del protocónido (ver carácter 7). El protocónido es siempre la cúspide más voluminosa del M_1 , ocupando en todos los casos todo el ancho del molar con el consecuente desplazamiento del paracónido y metacónido.

En los Ursinae el protocónido no alcanza el gran desarrollo observado en los Tremarctinae y nunca ocupa todo el ancho del trigónido; el metacónido se encuentra usualmente representado por más de una cúspide y la cúspide accesorial posterolabial al protocónido no se encuentra en todos los taxones.

36. Número de cúspides que forman el metacónido y su posición respecto del protocónido en el M_1 : 0= formado por más de una cúspide y ubicado lingualmente al protocónido; 1= formado por una cúspide y ubicado disto-lingualmente al protocónido.

Como notaron Merriam y Stock (1925) “El M_1 de *Arctotherium* (= *Arctodus* + *Arctotherium*) recuerda el mismo diente en *Tremarctos* y difiere del de *Ursus* por

poseer una región cortante en el trigónido. En el M_1 de *Ursus* una serie de tubérculos se extiende hacia delante desde el metacónido hacia el paracónido, formando una región machacante en el trigónido”. Torres (1988) expresa que en los Ursinae “Las formas más sencillas de morfología del metacónido presentan dos cúspides”.

37. Tamaño relativo de la cúspide accesoria distolabial al protocónido en el M_1 : 0= relativamente pequeña; 1= relativamente grande.

Kurtén (1967) y posteriormente Emslie (1995), entre otros, notan que tanto en *Tremarctos* como en *Arctodus* (= *Arctodus* + *Arctotherium*) existe una pequeña cúspide ubicada externamente sobre el límite entre el trigónido y el talónido. Se ha observado que *Plionarctos* también la presenta. Por lo tanto, esta cúspide se desarrolla en todos los taxones de Tremarctinae y sólo en algunos taxones de la subfamilia Ursinae, donde además siempre es comparativamente más pequeña.

38. Número de cúspides que conforman el entocónido en el M_1 : 0= una, 1= dos o tres.

El entocónido del M_1 de los Ursinae está formado por un número variable de cúspides; según Torres (1988) el número de cúspides (generalmente dos) aumenta en las especies espéleas del género *Ursus*. En *Ursus americanus*, como observaran Merriam y Stock (1925), el entocónido está formado por una sola cúspide, y esta es de posición más posterior que en los Tremarctinae.

En los Tremarctinae, es común la presencia de más de una cúspide correspondiente al entocónido, a excepción de *Tremarctos* que presenta una sola y de posición semejante a la de *U. americanus*. Aunque el número más común entre los Tremarctinae es dos, al menos en un resto de *Arctotherium latidens* (MMPH 018) se han encontrado tres cúspides formando el entocónido. En todos los casos el tamaño de las cúspides disminuye de adelante hacia atrás.

39. Tamaño comparado de las cúspides que conforman el entocónido del M_1 : 0= cúspide mesial mucho más grande que la distal, 1= cúspide mesial algo más grande que la distal.

En los Tremarctinae el entocónido del M_1 está formado al menos por dos cúspides, de las cuales la mesial es siempre de mayor tamaño que la/s posterior/es; esta diferencia de tamaño es más acusada en los taxones registrados en América del Norte que en los registrados en América del Sur.

Para *Ursus americanus* y *Tremarctos* el carácter no es comparable, pues el entocónido está formado por una sola cúspide.

40. Forma del contorno de la corona del M_2 : 0= rectangular; 1= arriñonada.

El contorno de la corona del M_2 puede ser rectangular (como en *U. americanus*, *Plionarctos*, *Tremarctos* y *Arctodus*), siendo en tal caso el borde lingual y el labial prácticamente rectos. El contorno puede ser arriñonado (*Arctotherium*), dónde el borde lingual sigue siendo recto pero el labial es curvo producto del engrosamiento del borde mesiolabial.

41. Número de cúspides que conforman el entocónido en el M_2 : 0= dos; 1= tres o más.

En la mayoría de los Tremarctinae el entocónido está representado por tres o más cúspides, verificándose variaciones intraespecíficas en el número existiendo casos con cuatro o cinco cúspides. La excepción la constituyen *A. brasiliense* y *A. tarijense*, ya que en los M_2 conocidos de estas especies el entocónido está formado por dos cúspides, al igual que en *U. americanus*.

42. Forma del contorno de la corona del M_3 : 0= alargado en sentido mesiodistal; 1= subcircular.

El M_3 se encuentra muy reducido en los Ursidae y está ausente en la mayoría de los Carnívora. En los Tremarctinae es común que se implante sobre el borde anterior de la rama ascendente al no haber suficiente lugar para su implantación sobre la rama horizontal. La morfología del contorno del M_3 presenta una alta variabilidad intra e interespecífica, sin embargo todos los restos estudiados pueden agruparse en una de estas dos grandes categorías.

43. Perforación entepicondilar en el húmero: 0= ausente; 1= presente.

La presencia de una perforación entepicondilar en la epífisis distal del húmero de los Tremarctinae (Gervais, 1867; Cope, 1896; Merriam y Stock, 1925; Kraglievich y Ameghino, 1940; Paula Couto, 1943, Trajano y Ferrarezzi, 1994; Berman, 1994; Perea y Ubilla, 1998; Soibelzon y Bond, 1998) fue uno de los caracteres más utilizados para definir a los Tremarctinae. Rusconi (1927) sostiene que la presencia de este canal es inconstante en *Arctotherium latidens* ya que un húmero (N° 191 Col. Rusconi), carecía de esta perforación. Se cree que la ausencia de la perforación en el resto estudiado por Rusconi se debe sólo a variación individual. El carácter no es comparable para *Plionarctos* ya que no se conocen húmeros atribuidos a ese taxón. Si bien este carácter constituye una sinapomorfía de los Tremarctinae cuando se utiliza como “outgroup” un taxon derivado de Ursinae (como *U. americanus* en este análisis); es importante tener en cuenta que en *U. etruscus*, una de las especies más primitivas del género, esta perforación se encuentra bien desarrollada (Torres, *com. pers.*). Por lo tanto, el desarrollo de la perforación podría ser una simplesiomorfía de la familia Ursidae y una sinapomorfía de los Tremarctinae.

Caracteres propuestos previamente y que no han sido utilizados en el presente análisis

La presencia de series dentarias cerradas utilizado por Merriam y Stock (1925) y Perea y Ubilla (1985; 1998) para caracterizar a los Tremarctinae, no fue considerada un buen carácter. Esto se debe a que no hay acuerdo sobre el significado de “serie dentaria abierta”, ya que este concepto puede referirse a la presencia de un diastema por falta de alguna/s piezas dentarias o a la falta de oclusión entre piezas superiores e inferiores debido a la reducción de alguno/s de los dientes. Adicionalmente, en todos los Ursidae es común la reducción o ausencia de los tres primeros premolares tanto superiores como inferiores y los Tremarctinae no son una excepción.

El atlas con la abertura posterior del canal vertebro-arterial sobre el lado superior de la apófisis transversa y por delante de su borde posterior caracteriza a los Tremarctinae (Merriam y Stock, 1925). Este carácter fue descartado debido a que no fue posible relevarlo en la mayoría de los taxones a causa de la falta de material y consecuentemente tampoco fue posible conocer la variabilidad que pudiera presentar.

La forma general del cráneo (Trajano y Ferrarezzi, 1994), no fue utilizada debido a que su variabilidad morfológica es notable en los Ursidae, inclusive a nivel intraespecífico (Nowak y Paradiso, 1983).

Kraglievich y Ameghino (1940), Trajano y Ferrarezzi (1994) y más tarde Soibelzon (2000) sostienen que las especies de *Arctotherium* se caracterizan por poseer molares relativamente anchos. Este carácter no ha sido utilizado en el análisis debido a que si bien a simple vista se observan diferencias en tamaño entre la mayoría de los restos de *Arctotherium*, *Arctodus* y *Tremarctos*, la superposición existente entre las medidas de los molares de los distintos taxones impide formar clases de tamaño.

Perea y Ubilla (1985) proponen que la apófisis estiloides unida al borde lateral de la fosa mesopterigoidea caracteriza a *A. latidens* mientras que la apófisis separada caracteriza a *Pararctotherium* (= *A. tarijense*, *A. bonariense*, *A. brasiliense*). Berman (1994) toma el carácter postulado por Perea y Ubilla (1985). Recientemente, Ubilla (com. pers) aclaró que hubo un error involuntario en el trabajo de 1985: donde se leía apófisis estiloides, debía leerse apófisis estiliforme. Este carácter no ha sido utilizado ya que fue imposible relevarlo sobre los restos fósiles estudiados.

Kraglievich (1926: 13, 14) propone varios caracteres, enunciados como relaciones entre medidas del cráneo y de las series dentarias, para diferenciar a *Arctodus* de *Arctotherium*. Berman (1994: 84, 85) toma los caracteres propuestos por Kraglievich (1926). Estos caracteres no se emplean en el presente análisis, ya que algunos de ellos no pudieron relevarse en todos los taxones. Otros demostraron no funcionar como los autores proponían, en todos o algunos de los restos fósiles estudiados, debido probablemente al crecimiento alométrico del cráneo.

II.2.3. Polarización

Por polarización se entiende la imposición de una dirección de cambio a los estados de los caracteres. Un carácter se considera polarizado cuando se ha establecido el estado plesiomórfico del mismo (Kitching *et al.*, 1998). 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 estado dentro de un grupo, el

estado presente en grupos relacionados es el que es considerado como plesiomórfico (Watrous y Wheeler 1981; Madison *et al.*, 1984). La selección del “outgroup” para este análisis fue presentada en el inciso II.2.1. Los 13 caracteres multiestado (caracteres 0, 2, 12, 14, 15, 16, 17, 19, 22, 23, 28, 30 y 32) fueron tratados como no aditivos para minimizar los supuestos previos sobre orden.

La matriz de datos resultante se presenta en la tabla 1.

II.2.4. Análisis cladístico

La matriz de datos fue analizada aplicando el principio de simplicidad bajo dos enfoques diferentes. El primer enfoque se llevó adelante mediante una búsqueda exacta utilizando el programa NONA 2.0 (Goloboff, 1998) aplicando los comandos search; ms+;. En este enfoque los datos se analizan bajo pesos iguales. El segundo enfoque se llevó adelante mediante una búsqueda exacta utilizando el programa Piwe 3.0 (Goloboff, 1998) aplicando los comandos search; ms+; y usando los valores de concavidad 1 a 6 (comando concN). En este enfoque los datos se analizan bajo pesos implicados; es decir, se aplica un esquema de pesaje no iterativo (Goloboff, 1993) basado en la idea de Farris (1969) de asignar pesos a los caracteres de acuerdo a una función cóncava.

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

Finalmente en la aplicación de ambos enfoques se utilizó el comando amb- con el objetivo de colapsar aquellos nodos que tuviesen soporte ambiguo.

La graficación de los cladogramas y el análisis de la distribución de los caracteres fueron realizadas utilizando el programa Winclada (Nixon, 1999).

II.2.5. 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 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.

Para aplicar las técnicas de “Bremer support” absoluto y relativo en el programa NONA 2.0, se utilizaron los comandos `su5;find;bs5;` y `su5;find;bs*` respectivamente, estimando el soporte de los resultados del análisis bajo pesos iguales.

“In comparison with *Tremarctos* the short-faced bears have had a complicated taxonomic history, which can only be briefly recounted” (Kurtén, 1967:3).

III. REVISIÓN SISTEMÁTICA Y DESCRIPCIÓN DE LOS TAXONES

III.1. INTRODUCCIÓN

En este capítulo se revisa y discute la sistemática de los taxones registrados en la República Argentina; se enmiendan las diagnósis y se describe, para cada especie, el cráneo, la mandíbula y las series dentarias superiores e inferiores. Para cada taxón se revisa la procedencia geográfica y estratigráfica. También se describen, por primera vez para los Tremarctinae, varios dientes deciduos.

La historia de la sistemática de los osos fósiles registrados en América del Sur puede dividirse tentativamente en dos etapas principales, la primera descriptiva y la segunda de discusión sistemática.

La primera de ellas comienza con la primera descripción de una mandíbula fósil de un oso dada por Gervais en el año 1852 y culmina en el año 1940 con el trabajo de revisión de Kraglievich y C. Ameghino. Esta primera etapa estuvo caracterizada principalmente por la descripción de varios géneros (cinco) y gran cantidad de especies (12). Algunas especies fueron descritas sobre la base de restos tales como mandíbulas y cráneos, muchos de ellos mal preservados, con los dientes muy desgastados o sin varias piezas dentarias, lo que hacía imposible efectuar comparaciones entre las nuevas especies y las previamente descritas. Durante la última parte de esta etapa, varios tipos de especies previamente descritas fueron utilizados como tipos de nuevas especies. Otros tipos fueron depositados en museos europeos, de forma tal que se siguieron asignando nuevos materiales a esas especies sin el debido contraste con los ejemplares tipo.

La segunda etapa comienza en 1966 con los trabajos de Kurtén y continúa actualmente; esta etapa está caracterizada principalmente por la discusión sobre la pertenencia genérica de las formas registradas en América del Sur, desatándose una

controversia entre los autores que incluyen las formas australes en el género boreal *Arctodus* y los que creen que las especies registradas en América del Sur pertenecen a uno o varios géneros distintos de *Arctodus*. Poco se ha hecho, durante los últimos 35 años, por depurar el esquema sistemático a nivel específico, con la única excepción del trabajo realizado por Berman (1994) en su Tesis Doctoral.

Los autores recientes, enfrascados en la discusión sobre la pertenencia genérica, optaron por una simplificación extrema del esquema sistemático a nivel específico, sin realizar una revisión detallada de todos los restos fósiles asignados a las distintas especies. Esta situación provocó que el reconocimiento de especies y la asignación específica de nuevos materiales se realizara sin un criterio taxonómico, complejizando aún más la sistemática del grupo. La situación descrita justifica la decisión de presentar en primer lugar este capítulo y luego el capítulo IV, “Análisis Filogenético”.

Durante la primera etapa del presente estudio se trabajó sobre la base de los taxones reconocidos por el último revisor: Berman (1994). Pronto se observó que muchos restos asignados previamente a los géneros y especies reconocidas no respondían a las diagnósticos de esos taxones; luego que los restos tipo, sobre todo de las especies de gran tamaño registradas en el Ensenadense, no poseían caracteres cualitativos que apoyaran su identidad específica. El estudio de todos los materiales conocidos y depositados principalmente en museos de la República Argentina, la mayoría inéditos, permitió poseer por primera vez cráneos y mandíbulas asociados, completos y en buen estado. A raíz de esto se observó, por una parte, que algunos de los nombres de las especies descritas sobre la base de mandíbulas eran sinónimos de los nombres de las descritas sobre la base de cráneos y viceversa, y por otra que varios de los nombres sinonimizados previamente eran válidos. La gran cantidad de especies de *Arctotherium* descritas desde los primeros trabajos hasta el momento, fue puesta en duda entre otros por Kurtén (1967) quien escribió “the oversplitting carried out by Ameghino is obviously unrealistic”.

Ante este panorama se optó por despojarse de todo arreglo sistemático previo y comenzar desde cero, agrupando los restos fósiles en especies utilizando criterios propios; de esta forma se reconocieron cinco especies fósiles para América del Sur:

Arctotherium latidens, *A. vetustum*, *A. tarijense*, “*Pararctotherium*” *brasiliense* y “*P.*” *bonariense*.

Pero quedaba aún pendiente el agrupamiento de estas especies en uno o varios géneros. A partir de la información obtenida en el análisis filogenético realizado (ver Capítulo IV) se reconoció un sólo género (*Arctotherium*) para las especies fósiles registradas en América del Sur, las que forman un grupo natural sustentado por numerosas sinapomorfías y bien separado del género boreal *Arctodus*.

III. 2. Subfamilia TREMARCTINAE Merriam y Stock 1925

ARCTOTHERIINAE Ameghino, 1906: 398 **nomen nudum**; Kraglievich, 1926: 2; Kraglievich y Ameghino, 1940: 583, 590.

TREMARCTINAE Merriam y Stock, 1925: 4; Kraglievich, 1926: 2; Kurtén, 1966: 8; Perea y Ubilla, 1985: 25, 26; Berman, 1994: 82, 83; Trajano y Ferrarezzi, 1994: 558, Soibelzon y Bond, 1998: 276.

Diagnosis

Rostro corto; presencia de tres forámenes incisivos; diámetro transversal de la corona del M^2 a la altura del paracono mayor que el mismo diámetro a la altura del metacono; trigónido del M_1 con el protocónido de mayor tamaño que el del paracónido y metacónido y con el metacónido formado por una sola cúspide empotrada sobre la cara posterolingual del protocónido; protocónido de tamaño mucho mayor que el del paracónido y metacónido en el M_1 ; metacónido formado por una cúspide y ubicado distolingualmente al protocónido en el M_1 ; cúspide accesoria (ubicada en posición distolabial al protocónido en el M_1) de tamaño relativamente grande; entocónido del M_1 formado por dos o tres cúspides.

Distribución estratigráfica y geográfica: su distribución es exclusivamente americana. En América del Norte se registran desde el Hemphilliense Medio (parte más temprana del Mioceno tardío) hasta el Rancho Labrense (Pleistoceno Superior a Holoceno Inferior). Los registros en América Central son sumamente escasos y mal conocidos. En América del Sur los registros más antiguos corresponden al Ensenadense (Pleistoceno Inferior a Medio) y los más modernos al Lujanense (Pleistoceno Superior a Holoceno Inferior).

Observaciones y comentarios: Ameghino (1906) expresa “Depuis lors, on découvrit des débris de véritables Ursidés dans le miocène d’Europe, et ce qu’il y a des plus curieux, appartenant à des genres qui, comme *Ursavus*, rentrent indiscutablement dans le même groupe que les Arctotheriinae.” De esta forma utiliza el término Arctotheriinae para referirse a la subfamilia Tremarctinae sin dar más detalles ni fundamentos; de todas formas no aclara explícitamente que esté proponiendo la denominación “Arctotheriinae” para la subfamilia. Llamativamente, en la traducción al español (Obras Completas XVI: 515) se lee “Desde entonces se han descubierto restos de verdaderos Ursidos en el Mioceno de Europa, y, lo que resulta más curioso, pertenecientes a géneros que, como *Ursavus*, entran indiscutiblemente en el mismo grupo que los *Arctotherium*”, el cambio de “Arctotheriinae” a *Arctotherium* debe haber sido un *lapsus* del traductor (Alfredo Torcelli) o una indicación de Carlos Ameghino o Lucas Kraglievich. Merriam y Stock (1925) proponen formalmente el término Tremarctinae para nombrar a la subfamilia. Kraglievich (1926) considera que “el nombre subfamiliar Tremarctinae, adoptado por los autores (se refiere a Merriam y Stock, 1925) con preferencia al nombre Arctotherinae, para el grupo de úrsidos vinculados a *Tremarctos* y *Arctotherium*, lo creo bien aplicado, por cuanto *Tremarctos* Gervais, 1885, tiene prioridad (de publicación por lo menos) sobre *Arctotherium* Bravard, 1857”.

A pesar de lo antes mencionado, Kraglievich y C. Ameghino (1940: 583) titulan una de las secciones de su trabajo: “Caracteres craneodentales distintivos de los representantes de la subfamilia Arctotheriinae”, pero en el primer párrafo bajo el título expresan “Varias razones pueden alegarse a favor de la separación de los Arctoterios americanos extinguidos en la subfamilia Tremarctinae que incluye también el género viviente *Tremarctos*”, lo mismo sucede con otro título en la página 590: “Subdivisión genérica de la subfamilia Arctotheriinae”.

En este trabajo se considera válido el nombre Tremarctinae Merriam y Stock 1925.

Discusión: La presencia de una perforación entepicondilar en la epífisis distal del húmero de los Tremarctinae (Gervais, 1867; Cope, 1896; Merriam y Stock, 1925; Kraglievich y Ameghino, 1940; Paula Couto, 1943, Trajano y Ferrarezzi, 1994; Berman, 1994; Perea y Ubilla, 1998; Soibelzon y Bond, 1998), si bien resultó ser en el presente

análisis filogenético (ver carácter 43 en Capítulo IV) una sinapomorfía de los Tremarctinae (utilizando como “outgroup” a *U. americanus*), no es utilizado como un carácter para diagnosticar la subfamilia debido a que esta perforación se desarrolla también en *U. etruscus* (Ursidae:Ursinae), especie fósil relacionada filogenéticamente con *U. spelaeus* y *U. arctos*.

III.3. *Arctotherium* Bravard, 1857

Ursus Lund, 1839: 69, 134 **nec** Linneo, 1758; 1840b: 234, 265, lám. 19, figs. 3-6 **nec** Linneo, 1758; Gervais, 1852: 189 **nec** Linneo, 1758; Kraglievich y Ameghino, 1940: 581 **nec** Linneo, 1758.

Arctotherium Bravard, 1857: 16 (**nomen nudum**). Bravard **in** Gervais y Ameghino, 1880: 24-25; Gervais y Ameghino, 1880: 24 (**partim**); Lydekker, 1885: 157; F. Ameghino, 1889: 295, 315-317; 1898: 191-192; Flower y Lydekker, 1891: 561; C. Ameghino, 1916a: 286; 1916b: 435, 436, 437; Kraglievich L., 1926: 3, 6-7; 1934: 68, 69; 1938: 230; Matthew, 1929: 474; Kraglievich y Ameghino, 1940: 570, 581, 584, 588, 589, 590, 591, 600, 601, 621; Paula Couto, 1943: 110, 111; Hoffstetter, 1963: 198; Pascual *et al.*, 1966: 150; Trajano y Ferrarezzi, 1994: 555, 560, 558, 559; Cartelle, 1998: 173; Soibelzon, 2000: 50.

Arctoidotherium Bravard (MS) **in** Lydekker, 1885: 157, **genus coelebs, nomen nudum**; L. Kraglievich, 1926: 6; Kraglievich y Ameghino, 1940: 570, 581, 590, 591; Paula Couto, 1943: 111.

Arctodus (Leidy) Hay, 1902: 763 (**partim**) **nec** Leidy 1854; Kurtén, 1967: 3 **nec** Leidy 1854; Berta y Marshall, 1978: 11 (**partim**) **nec** Leidy 1854; Perea y Ubilla, 1983: 88, 90 **nec** Leidy 1854.

Pararctotherium Ameghino., 1904a: 61-62, figs. 55, 56; 1904c: 120; Rusconi, 1938: 230; L. Kraglievich, 1926: 6; 1934: 68-70; Matthew, 1929: 474; Kraglievich y Ameghino 1940: 585, 586, 589, 590, 591, 595, 601, 602, 621; Paula Couto, 1960: 6, 11, 12; Trajano y Ferrarezzi, 1994: 558-560; Soibelzon, 2000: 50; Carlini y Tonni, 2000: 98.

Proarctotherium Ameghino, 1904c: 121-122; L. Kraglievich, 1926: 6, 7; Kraglievich y Ameghino, 1940: 578, 592.

Arctotherium (*Pseudarctotherium*) L. Kraglievich, 1928: 58; Hoffstetter, 1963: 198 **partim**.

Pseudarctotherium L. Kraglievich, 1928: 58; Kraglievich y Ameghino, 1940: 621.

Arctodus (*Arctotherium*) Kurtén, 1967: 4; Berman, 1994: 89-91.

Arctodus (*Pararctotherium*) Berman, 1994: 103.

Arctotherium (*Pararctotherium*) Trajano y Ferrarezzi, 1994: 555, 560.

Diagnosis enmendada: bulas timpánicas globosas; pequeña extensión del margen posterior del paladar por detrás del borde distal de los M^2 ; tres primeros premolares

superiores (P^{1-3}) dispuestos en triángulo; protocono vestigial o ausente en el P^4 ; distancia entre el canino y el P^4 menor que la longitud mesiodistal del P^4 ; metastilo vestigial o ausente en el M^1 ; el diámetro transversal máximo del M^2 representa más del 73% de la longitud total mesiodistal del mismo diente; base de la corona del P_4 de sección elipsoidal ancha; corona del M_1 con el trigónido ensanchado, el surco labial principal (ectolofido) poco definido y el talónido algo proyectado labialmente; forma del contorno de la corona del M_2 arriñonada; contorno de la corona del M_3 de forma subcircular.

Especie tipo: *Arctotherium latidens* Bravard, 1857 (validada por Burmeister, 1891 y Kraglievich y Ameghino, 1940)

Distribución estratigráfica y geográfica del taxón: Pleistoceno Inferior a Holoceno Inferior (Edades Ensenadense a Lujanense). En Argentina se ha registrado en las provincias de Buenos Aires, Santa Fé, San Luis y Entre Ríos. Fuera de Argentina se ha registrado en Venezuela (ver Yerena Ocando, 1987), Bolivia, Brasil, Uruguay y Chile.

Observaciones y comentarios: Berman (1994) sostiene que la especie tipo del género *Arctotherium* es *Arctotherium bonariense*, pero Kraglievich (1926) expresa claramente que “el genotipo de *Arctotherium* es la especie *latidens* Bravard y no *bonariense* Gervais”.

Discusión: Desde los primeros hallazgos hasta el momento, las especies de osos fósiles registradas en América del Sur fueron incluidas en varios géneros, algunos de ellos previamente creados para otros taxones y otros para estas especies. Lund (1839) y Gervais (1852), los autores de las dos primeras especies descritas en América del Sur (“*U. brasiliensis*” y “*U. bonariensis*” respectivamente), consideran que estas pertenecen al género *Ursus*. Bravard (1857) crea los géneros *Arctotherium* y *Arctoidotherium* (Bravard MS in Lydekker, 1885) para las especies *A. latidens* y “*A. angustidens*” respectivamente. Hay (1902) considera que las especies fósiles registradas en América del Sur deben ser incluidas en el género *Arctodus* Leidy, 1854. Ameghino (1904 a, b, c) erige los géneros “*Pararctotherium*” (para las especies “*P. enectum*” y “*P. pamparum*”) y “*Proarctotherium*” para la especie “*Proarctotherium*” *vetustum* previamente descrita, por él mismo en 1902, bajo el género *Arctotherium*.

Kraglievich (1928) describe un nuevo género y especie “*Pseudarctotherium debilis*”; sin embargo en el mismo trabajo coloca su nuevo género como subgénero de *Arctotherium*.

Durante largo tiempo los géneros más usados para las especies australes fueron *Arctotherium* (para las especies registradas en el Ensenadense y “*Pararctotherium*” (para las especies registradas en el Lujanense *s. l.*); pero Kurtén (1967) propone que las especies registradas en América del Sur pertenecen al género *Arctodus* dejando *Arctotherium* como subgénero, con la excepción de *A. brasiliense*, que él considera como perteneciente sólo al género *Arctodus*, por sus caracteres primitivos respecto de las otras especies australes.

Perea y Ubilla (1985) describen dos patrones morfológicos para los Tremarctinae registrados en América del Sur, el patrón P (pequeño) correspondiente al género “*Pararctotherium*” y el G (grande) correspondiente a *Arctotherium*.

Berman (1994) adopta en parte el criterio de Kurtén (1967) y expresa “Se considera a los osos fósiles de América del Sur como dos subgéneros dentro del género reconocido previamente para las formas del norte: (1) *Arctodus (Arctotherium)* para los grandes osos, y (2) *Arctodus (Pararctotherium)* para aquellos de menor tamaño” no considera válidos a los géneros “*Pseudarctotherium*” y “*Proarctotherium*”. En el mismo año Trajano y Ferrarezzi (1994) sostienen que las especies australes deben incluirse en el género *Arctotherium* con dos subgéneros *Arctotherium (Arctotherium)* y “*Arctotherium (Pararctotherium)*”. Más tarde, Perea y Ubilla (1998) reconocen dos géneros para las especies registradas en América del Sur: *Arctodus* (bajo el que incluyen las especies de *Arctotherium*) y “*Pararctotherium*”.

Considerando los resultados del análisis filogenético realizado en esta tesis (ver Capítulo IV) se optó por reconocer como válido un sólo género (*Arctotherium*) para las especies australes, ya que éstas forman un grupo natural bien sustentado por varias sinapomorfías y además las especies previamente asignadas a “*Pararctotherium*” no formaron un grupo monofilético en ninguno de los dos árboles obtenidos, pues los caracteres que las reunían se distribuyeron de forma tal que no sustentan grupos naturales.

Por otra parte, la inclusión de todas las especies australes en un sólo género es coherente con la sistemática de nivel genérico de la familia Ursidae, ya que el género *Arctodus* incluye a las especies fósiles boreales de “osos de rostro corto” de la subfamilia Tremarctinae y *Ursus* incluye a todas las especies actuales y la gran mayoría de las fósiles de la subfamilia Ursinae.

III.4. *Arctotherium vetustum* Ameghino, 1885

Arctotherium vetustum Ameghino, 1885: 22-25; 1886: 219; 1889: 21, 317, 319, 320, 461, 930, lám. 21, fig. 1; 1898: 192; 1904c: 121; Kraglievich y Ameghino, 1940: 578, 611; Paula Couto, 1943: 110; Berman, 1994: 109, 110, 111; Soibelzon *et al.*, 2001c: 41R.

Proarctotherium vetustum (Ameghino) Ameghino, 1904c: 121-122; L. Kraglievich, 1926: 7; 1928: 121; 1934: 67; Kraglievich y Ameghino, 1940: 579, 584; Mones, 1986: 131; Berman, 1994: 109.

Pararctotherium pamparum Ameghino, 1904c: 121 **partim**; Kraglievich y Ameghino, 1940: 619; Paula Couto, 1960: 9.

Arctotherium (Proarctotherium) vetustum (Ameghino) Ameghino, 1906: 397.

Arctotherium (Pseudarctotherium) debilis L. Kraglievich, 1928: 58; 1934: 71; Rusconi, 1936: 205; Mones, 1986: 131; Berman, 1994: 106, 107, 108.

Pseudarctotherium debilis (Kraglievich) Kraglievich, 1934: 70; Rusconi, 1938: 228; Paula Couto, 1960: 9.

Pseudarctotherium lundi Kraglievich y Ameghino, 1940: 619, 620, 623; Paula Couto, 1960: 9; Mones, 1986: 131; Berman, 1994: 106, 107.

Arctotherium ? Kraglievich y Ameghino, 1940: 615.

Arctotherium debilis (Kraglievich) Paula Couto, 1960: 8.

Arctodus vetustus (Ameghino) Berta y Marshall, 1978: 12.

Arctodus debilis (Kraglievich) Berta y Marshall, 1978: 12.

Arctotherium brasiliense (Lund) Cartelle, 1994: fig. en pág. 90 **partim**.

Arctodus (Pararctotherium) pamparum (Ameghino) Berman, 1994: 105 **partim**, 106.

Arctodus (Pararctotherium) sp Berman, 1994: 108, 111.

Pararctotherium pamparum (Ameghino) Soibelzon *et al.*, 1999: 384.

Diagnosis enmendada: arcos cigomáticos sobresalientes y con el ángulo posterior pronunciado; lóbulo distal del I¹ muy pequeño; presencia de un abultamiento en el esmalte sobre el surco que separa los lóbulos mesial y distal del I¹; lóbulo mesial del I³ pequeño; paracono más alto que metacono en el P⁴; borde mesiolingual del M² muy

engrosado formando un resalto anguloso muy marcado; lóbulo distal del I^2 diminuto; presencia de un abultamiento en el esmalte sobre el surco que separa los lóbulos mesial y distal del I^2 ; cúspula distal del P_4 pequeña.

Tipo: MACN A1277. (calcotipo) *Arctotherium vetustum* Ameghino 1885, individuo adulto senil, fragmento de hemimandíbula derecha con M_{2y3} ; procedente de Villa Urquiza, provincia de Entre Ríos; Pleistoceno Medio a Holoceno Inferior (*vide infra*). (Fig. III.1)

Distribución estratigráfica y geográfica del taxón: Bonaerense (Pleistoceno Medio).

En Argentina se ha registrado el taxón en la provincia de Buenos Aires y en la de Entre Ríos; también existe al menos un registro en Brasil.

Tipo del sinónimo:

MACN 1201. sintipo de *Paractotherium pamparum* Ameghino 1904c, tipo de *Arctotherium (Pseudarctotherium) debilis* Kraglievich, 1928, tipo de *Pseudarctotherium lundii* Kraglievich y Ameghino 1940; individuo adulto, mandíbula incompleta con la región ventral de ambas ramas horizontales mal restaurada, hemimandíbula izquierda completa, hemimandíbula derecha sin porción posterior al M_3 , sin P_4 izquierdo ni P_2 derecho, algunos de los dientes presentes se encuentran rotos; procedente de Mercedes, provincia de Buenos Aires; Bonaerense (Pleistoceno Medio) (Ameghino, 1904c) (Fig. III.2).

Hipodigma:

MACN 17486. individuo adulto joven, hemimandíbula izquierda con canino y M_{1y2} ; procedente del arroyo Alcaráz, provincia de Entre Ríos; "Pampeano" (Pleistoceno).

MMMP 1233M. individuo adulto joven, cráneo y hemimandíbula derecha; procedente de Coronel Pringles, provincia de Buenos Aires; Bonaerense (Pleistoceno Medio) (Berman, 1994).

MLP 10-5. fragmento posterior de cráneo; procedencia geográfica incierta; "Pampeano" (Pleistoceno). Descrito en Kraglievich y Ameghino (1940: 615).

MLP 10-7. fragmento posterior de cráneo; procedente de Arrecifes, provincia de Buenos Aires, Bonaerense (ver Soibelzon *et al.*, 1999).

MHN s/n. individuo juvenil, cráneo completo con la región posterior del paladar rota, con todos los dientes menos los P^{1-3} derechos. (ver Cartelle, 1994)

Observaciones y comentarios: El tipo de *A. vetustum* Ameghino se encuentra extraviado, pero existen dos calcos de ese resto fósil: MACN A1277 y MLP M137.

El material fue hallado fuera de contexto estratigráfico, y dado que su procedencia

geográfica es muy vaga, no existe modo de establecer su procedencia estratigráfica. En la zona afloran las formaciones Alvear y Hernandarias (Pleistoceno Medio) y Tezanos Pinto (Lujanense Superior).

Descripción: la descripción del cráneo y serie dentaria superior de esta especie se realiza fundamentalmente sobre el individuo MMMP 1233M y la mandíbula y serie dentaria inferior sobre el resto MACN 1201.

a. Cráneo (Tabla III.a; Fig. III.3)

El cráneo de *Arctotherium* llama poderosamente la atención por su gran tamaño y masividad. Cómo observara Torres (1988) sobre *U. spelaeus*: el cráneo “Es pesado, de gruesas paredes que deben recurrir a una intensa neumatización para aligerar su peso, que tuvo que estar soportado músculos del cuello excepcionalmente robustos. En este cráneo todo se hiperdesarrolla, desde el ya aludido espesor de los huesos, a las crestas, arcos (oculares y cigomáticos), apófisis, etc., y todo ello para alojar un cerebro que volumétricamente se diferencia bien poco del de *U. arctos*”.

El carácter más llamativo del cráneo de los tremarctinos, en vista lateral, es la extrema reducción de la longitud del rostro cuando se lo compara con el de ursinos de tamaño semejante (*i.e. U. spelaeus, U. maritimus, U. arctos*). También la disposición de los nasales en un plano acusadamente inclinado con respecto al plano horizontal y la frontalización de las órbitas; estas dos últimas características probablemente estén relacionadas con la primera. En vista palatal puede observarse la enorme diferencia en el ancho del paladar existente entre *Arctotherium* y el resto de los tremarctinos (excepto *Tremarctos* y *Plionarctos*?) y los Ursinae; el mayor ancho del paladar está acompañado por el ensanchamiento de toda la región anterior del cráneo, muy notable en la frente, el orificio nasal y los nasales. También es notable el acortamiento de la distancia entre el borde posterior del paladar y una línea imaginaria trazada entre los bordes posteriores de los M^2 . Los tremarctinos poseen tres forámenes palatinos, ya que se desarrolla un tercer foramen palatino ubicado sobre el eje sagital y por detrás de los otros dos. En vista posterior se observa que el llano occipital de *Arctotherium* se encuentra verticalizado respecto al de los Ursinae y *Arctodus*. En vista dorsal el extremo posterior del cráneo, en el punto de unión de la cresta sagital con la lambdoidea, se encuentra más

proyectado hacia atrás en los Ursinae que en los Tremarctinae; el mayor acortamiento de esta proyección se observa en *Arctotherium*.

El cráneo de *A. vetustum*

En vista lateral el contorno del cráneo es marcadamente convexo, ya que describe una semiarco entre el extremo anterior de los premaxilares y el punto de encuentro de la cresta sagital y la lambdoidea. Esto se debe a que el extremo anterior de los nasales está bastante retrasado respecto a los premaxilares; de esta forma, el plano del hocico se encuentra volcado hacia atrás. A esto se suma la frente también volcada hacia atrás, la cresta sagital no muy desarrollada, la caja craneana de aspecto globoso y la pared de la cresta lambdoidea suavemente inclinada hacia atrás.

El arco cigomático también describe una curva, de tal forma que su borde superior es convexo y el inferior cóncavo. Esta especie presenta un sólo orificio anteorbitario o infraorbitario.

En vista anterior se observa que la frente es plana y que el borde interno de las órbitas es recto. El orificio nasal es subcircular; los nasales son angostos, elongados y sus bordes internos y externos subparalelos.

En vista posterior se observa que el llano occipital es amplio; el borde dorsal, recorrido por la cresta lambdoidea, describe un arco algo aplanado en la zona más alta. La superficie de la región occipital es muy irregular debido al desarrollo de rugosidades relacionadas con la inserción muscular.

En vista dorsal puede observarse que los arcos cigomáticos se encuentran bien despegados del cráneo, son sobresalientes y con el ángulo posterior pronunciado. La caja craneana es globosa. La cresta sagital no se encuentra muy desarrollada, pero es conspicua. En su extremo anterior se bifurca dando dos crestas que divergen, desde el eje sagital, hacia la región anterior hasta alcanzar los procesos postorbitales derecho e izquierdo respectivamente. Los procesos postorbitales son conspicuos y sobresalientes.

En vista palatal, se observa que las bulas timpánicas son globosas. La escotadura postpalatina presenta forma de U, ya que sus bordes son paralelos. El margen posterior

del paladar se encuentra muy cerca del borde posterior de los M^2 . Las fosas glenoideas son lateralmente angostas pero de superficie amplia. El borde anteroexterno de las fosas y la mitad interna del posterior se encuentran proyectados en dirección ventroanterior; probablemente esto limite los movimientos del cóndilo mandibular. Las apófisis mastoideas son gruesas y cortas; las paraoccipitales pequeñas y de sección subtriangular.

b. Mandíbula (Tabla III.b; Fig. III.4)

La mandíbula es el hueso más ancho de la cabeza, sirve de soporte para los dientes inferiores, articulando sus cóndilos en las fosas glenoideas del cráneo. Para su descripción anatómica puede dividirse en dos regiones claramente definidas: el cuerpo y las ramas (horizontal y vertical) (Torres, 1988). El cuerpo constituye la parte anterior de la mandíbula y alberga los seis incisivos, su cara mentoniana corresponde al labio inferior, es convexa y en su centro se marca un surco más o menos sinuoso que define la posición de la sínfisis mandibular. La cara lingual del cuerpo de la mandíbula es lisa y marcadamente cóncava. La región alveolar es plana, posee seis alvéolos para los incisivos, tres para cada lado, estrechos (transversalmente) y bien desarrollados en sentido mesiodistal, sus dimensiones se incrementan desde el primero, que es el menor, al último; generalmente estos alvéolos no se encuentran alineados ya que el correspondiente al segundo incisivo se sitúa algo más retrasado que los otros dos.

A partir del cuerpo de la mandíbula, se desarrollan las dos ramas, divergiendo marcadamente y determinando entre ellas el espacio mandibular. Cada rama termina en el cóndilo, cuerpo más o menos cilíndrico orientado oblicuamente. De cada rama mandibular se pueden considerar dos porciones claramente definidas: la porción horizontal y la porción vertical.

El borde superior de la rama horizontal prácticamente comienza en el alvéolo del canino, que posee un contorno elíptico con su eje mayor orientado en sentido mesiodistal. Por detrás de este alvéolo y hasta el cuarto premolar el borde alveolar es comprimido linguolabialmente y recto. Sobre este sector se disponen los premolares, que en esta especie se encuentran dispuestos en una hilera mesiodistal.

Por detrás del P₄ el borde alveolar se ensancha marcadamente, apareciendo los alvéolos correspondientes a los tres molares. Por detrás del tercer molar el hueso se levanta abruptamente proyectándose hacia atrás, a la vez que se adelgaza progresivamente en sentido transversal. La base de esta zona constituye los límites anterior y superior de la rama vertical, determinando el origen de la cresta coronoidea. Visto lateralmente este borde es suavemente cóncavo.

El borde inferior de la mandíbula (borde ventral), visto lateralmente, muestra una zona mesial cóncava seguida de otra zona convexa que termina en el proceso angular.

El borde posterior de la mandíbula está formado por la escotadura mandibular superior, el cóndilo mandibular, la escotadura mandibular inferior y el proceso angular. La escotadura mandibular superior, que es prácticamente recta en esta especie, se encuentra limitada por arriba por el proceso coronoideo y por debajo por el cóndilo mandibular. El cóndilo se desarrolla en posición oblicua respecto al eje mesiodistal de la rama horizontal y perpendicular al plano de simetría que pasa entre las dos hemimandíbulas. Bajo el cóndilo se encuentra la escotadura mandibular inferior que es fuertemente cóncava, ventralmente se encuentra limitada por el proceso angular. El proceso angular es una pequeña apófisis curva proyectada linguodorsalmente.

La cara lingual de la rama horizontal es plana, en la región distal presenta un foramen nutricio por debajo de la rama vertical. La cara labial de la rama horizontal presenta, en su región mesial y por debajo de la zona donde se implantan los premolares, entre dos y tres forámenes mentonianos. En esta misma cara, y por debajo del segundo y tercer molar, se desarrolla una leve concavidad correspondiente a la fosa premasetéica. La región posterior al último molar se encuentra ocupada por una gran depresión correspondiente a la fosa masetéica. El borde anterior de la fosa masetéica se encuentra demarcado por el desarrollo de la cresta masetéica, que en su tercio ventral es rectilínea, e inclinada hacia el borde distal de la mandíbula en esta especie. La superficie de esta fosa es sumamente irregular, ya que se encuentra surcada por pequeñas líneas rugosas que sirven de inserción al masetero. La rugosidad de la fosa aumenta con la edad de los individuos.

Finalmente, si se observa la cara lingual de la región anterior de la mandíbula se aprecia un área rugosa correspondiente a la superficie sutural sinfisaria. En los Ursidae las dos hemimandíbulas no se fusionan totalmente, de forma tal que existe una sínfisis permanente. La superficie sinfisaria se encuentra muy desarrollada alcanzando distalmente la altura del borde mesial del cuarto premolar.

c. Serie dentaria superior¹

Las medidas tomadas sobre los yugales superiores se encuentran en la Tabla III.c. En la Tabla III.d se compara la morfología de los I^{1-3} de las distintas especies de *Arctotherium* registradas en la Argentina. En la Tabla III.e se compara la morfología de los principales dientes yugales de las especies de *Arctotherium* registradas en la Argentina.

Primer incisivo superior (I^1): Es el más pequeño de los incisivos, sus caras mesial y distal son planas. La cara labial es convexa, con un perfil triangular casi isósceles; la cara lingual es cóncava.

La cúspide principal es muy sobresaliente y comprimida en sentido labiolingual; se encuentra recorrida por una arista de esmalte en sentido mesiodistal. Dos lóbulos flanquean los bordes mesial y distal de la cúspide principal. Estos lóbulos divergen desde la cara lingual hacia la cara oclusal. El lóbulo mesial se encuentra mucho más desarrollado y es bastante más alto que el distal. El ápice del lóbulo mesial es aplanado, el del lóbulo distal se encuentra descompuesto en tres cúspulas alineadas. Sobre un surco que se hace más profundo hacia la cara oclusal, y que separa los lóbulos entre sí se desarrolla un abultamiento globoso en el esmalte.

Segundo incisivo superior (I^2): Este diente es morfológicamente similar al I^1 , pero de mayor tamaño. El lóbulo mesial se encuentra bien desarrollado, el distal es mucho más bajo y menos importante. Entre ambos y sobre el surco que separa al lóbulo mesial del distal se desarrolla un pequeño abultamiento en el esmalte, al igual que en el I^1 .

Tercer incisivo superior (I^3): Este diente es de tamaño algo mayor que el de los otros dos incisivos superiores y de morfología caniniforme en todos los Ursidae. Se

¹ Debido a la escasez de restos fósiles conocidos, no es posible apreciar la diversidad morfológica intraespecífica que pudieran presentar las distintas piezas dentarias superiores.

encuentra formado por una gran cúspide principal cónica en su base y comprimida linguolabialmente hacia el ápice. Esta cúspide presenta una curvatura hacia el lado distolingual. La cara mesial de la cúspide es plana, la distal y lingual cóncavas y la labial convexa. Las caras distal, lingual y labial son mucho más largas que la mesial. Se observa una arista de esmalte sobre el borde mesial de la cúspide central, entre su ápice y el punto donde contactan la cara mesial del este incisivo y la distal del I².

En este incisivo no se desarrolla el lóbulo distal, mientras que el mesial es muy conspicuo. El lóbulo mesial se encuentra bien desarrollado, recorre los dos tercios proximales de la cúspide, pero no posee un ápice definido. El lóbulo distal se encuentra reemplazado por una arista de poca importancia que corre desde el cuello del diente hasta la mitad de la corona por la cara distal de la cúspide principal.

Canino superior (C¹): El canino es un diente muy grande, la corona es cónica y algo comprimida labiolingualmente, lo que le da una sección subelíptica. La raíz, de enorme tamaño, se halla profundamente implantada en el maxilar. El diente se encuentra desplazado labialmente de la línea dentaria por lo tanto la curvatura de la corona se proyecta en dirección distolabial. La corona se adelgaza progresivamente desde la base hasta el ápice. La cara mesial es convexa y la distal cóncava.

Dos aristas de esmalte recorren la corona desde la base hasta el ápice, una muy gruesa por la cara distal y otra más delicada por el límite entre la cara mesial y la lingual. Estas aristas son claramente visibles sólo en ejemplares jóvenes, ya que parecen desgastarse con relativa rapidez.

Se ha observado, en todas las especies de *Arctotherium*, un desgaste muy particular que afecta el extremo distal del canino superior e inferior dándoles forma de cono truncado. Este tipo de desgaste no ha sido observado en las especies de *Ursus*; se desconoce la razón de este tipo particular de desgaste, que no es fruto del roce con el canino inferior.

Primeros tres premolares superiores (P¹⁻³): Los primeros tres premolares son dientes pequeños y de corona simple, aparentemente sin función en el procesamiento de alimento ya que no llegan a ocluir con los inferiores. En todas las especies de *Arctotherium* se encuentran dispuestos en triángulo, el P¹ y el P³ se ubican en posición

lingual al P². Generalmente el P³ se desarrolla en contacto con el ángulo mesiolingual del P⁴. El ordenamiento en triángulo de los P¹⁻³ está en relación con el acortamiento del espacio entre el canino y el P⁴.

Primer premolar superior (P¹): éste es el de mayor tamaño de los tres; en vista oclusal se observa que la corona es elongada en sentido mesiodistal, el borde interno es casi recto y el resto del contorno es redondeado. La corona presenta una cúspide única con el ápice bien marcado y ubicado en la región mesial de la corona. El ápice es globoso y de aspecto poco punzante. La mitad labial de la corona es convexa y la mitad lingual algo cóncava; esta última presenta un esbozo de cingulo. La zona de unión de ambas mitades forma una arista que recorre longitudinalmente la corona, pasando por el vértice de la cúspide.

Segundo premolar superior (P²): no es posible realizar la descripción de este diente ya que los cráneos asignados a esta especie no presenta la pieza.

Tercer premolar superior (P³): la corona es subcircular, el borde lingual es casi recto mientras que el resto del contorno es redondeado. La única cúspide presente es baja, difícil de distinguir y se encuentra ubicada en el centro de la corona. Una arista de esmalte, en forma de U, asciende desde el ángulo mesiolingual de la corona hacia el ápice de la única cúspide y luego desciende hacia el ángulo distolingual, delimitando una concavidad; el resto de la corona es convexa. No se observa el desarrollo de cingulos.

Cuarto premolar superior (P⁴): El diente es relativamente pequeño comparado con el tamaño de los molares superiores. Vista por su cara oclusal la corona muestra un contorno subtriangular característico, recordando la forma de un triángulo equilátero (Fig. III.5). La cara labial, que es lisa, está formada por dos lóbulos convexos, separados por un canal superficial. El lóbulo anterior corresponde al paracono y el posterior al metacono. Una arista de esmalte recorre ambas cúspides en sentido mesiodistal. El paracono está mucho más desarrollado que el metacono, se encuentra inclinado posterolingualmente y ocupa los dos tercios anteriores del diente, mientras que el metacono es subvertical y relativamente pequeño. El metacono es más bajo que el

paracono. Las caras linguales del paracono y metacono forman un sólo plano suavemente inclinado desde el ápice de las cúspides hacia el borde lingual de la corona.

Sobre el borde lingual, justo frente al canal que separa al paracono del metacono, se encuentra el protocono; que es de dimensiones muy modestas en relación con las cúspides labiales y de ápice romo. El borde lingual de la corona se encuentra formado por dos planos que divergen desde el punto donde se desarrolla el protocono, uno en dirección mesiolabial y otro en dirección distolabial, formando un ángulo obtuso.

Un leve engrosamiento de esmalte recorre el borde lingual por delante del protocono y un cingulo se desarrolla sobre este borde, entre el protocono y el extremo distal de la corona. Es interesante señalar que ésta es la única especie de *Arctotherium* que presenta el cingulo lingual anteriormente descrito.

Primer molar superior (M¹): Morfológicamente es un diente bunodonte. No se aprecia una diferencia neta entre la zona del trígono y la del talón que se halla extremadamente reducido.

Visto por la cara oclusal su contorno es subcuadrado. La cara labial es bilobulada y más larga que la lingual, que es rectilínea; las caras anterior y posterior son rectas y convergen hacia el lado lingual (Fig. III.5).

Topográficamente puede dividirse la corona en dos regiones, una labial de cúspides altas y bien desarrolladas y otra lingual de cúspides mucho más pequeñas. Estas dos regiones están separadas por un surco mesiodistal, que recorre al molar en toda su longitud, prolongándose tanto en el borde mesial como en el distal.

El borde labial está ocupado por dos cúspides, la mesial o paracono algo más alta que la distal o metacono, ambas levemente inclinadas hacia la línea media. La cara externa de ambas cúspides es convexa mientras que la interna presenta dos planos que forman un ángulo agudo entre sí, dando como resultado un vértice de sección subtriangular.

Por la cara anterior del paracono ascienden dos aristas romas que convergen hacia la línea media uniéndose en el sitio donde se desarrolla el parastilo. La arista resultante

de la unión se continua hasta el vértice y luego por la cara posterior hasta un surco transversal relativamente profundo que marca el límite entre paracono y metacono. El metacono es más bajo y de base algo mayor que el paracono. Una arista roma recorre al metacono en toda su longitud; sobre ésta y en la cara posterior se ubica el metastilo, una cúspula de dimensiones modestas en relación al parastilo.

Sobre el lado lingual se desarrollan dos cúspides principales dispuestas una a continuación de la otra, la mesial corresponde al protocono y la distal al hipocono (Torres, 1988; Wozencraft, 1989), aunque según Szalay *et al* (1993) no habría un hipocono en el M^1 de los Ursidae. El protocono se ubica al mismo nivel que el paracono, pero algo distalmente respecto del ápice de la cúspide labial, es bajo y elongado. El hipocono se desarrolla al mismo nivel que el ápice del metacono, pero a diferencia del protocono es globoso.

Por delante del protocono se desarrolla una cúspide accesoria de aparición constante en los Tremarctinae conocidos. En *A. vetustum*, esta cúspula no se encuentra netamente separada del protocono, aunque posee un ápice bien diferenciado del correspondiente al protocono. El conjunto de las tres cúspides se dispone sobre una línea oblicua y algo curva formando una cresta continua, la cúspide accesoria se encuentra muy cerca del paracono, casi cerrando el surco mesiodistal ya descrito, mientras que el hipocono se desarrolla relativamente lejos del metacono y, consecuentemente, el surco mesiodistal es más ancho a este nivel. La cresta compuesta por las cúspides linguales se encuentra desplazada hacia el eje central del molar, sobre todo en el extremo mesial, disminuyendo en gran medida la superficie oclusal eficaz del molar, ya que se desarrolla un área importante entre la cresta y el borde lingual de la corona desprovista de cúspides.

La superficie del surco mesiodistal se halla tapizado por microcúspulas y vermiculaciones de esmalte, sobre todo en la región posterior al canal que separa al paracono del metacono. Tres cúspulas bajas y globosas de morfología variable, aparentemente formadas por la coalescencia de microcúspulas, se desarrollan sobre el piso del surco medio. La mesial se ubica frente al límite entre protocono e hipocono, la intermedia entre las caras enfrentadas del hipocono y el metacono. La distal (de mayor tamaño que las otras dos) se desarrolla sobre el borde posterior del molar, más cerca del

lado lingual que del labial, prolongando la cresta formada por protocono e hipocono, pero netamente separada de este último. Los extremos anterior y posterior del surco medio se encuentran abiertos.

La cara lingual presenta un fino estriado vertical; no se observan engrosamientos del esmalte a modo de cíngulos.

Segundo molar superior (M²): El contorno de la corona es subtriangular recordando un triángulo rectángulo, donde el lado mayor es el lingual, el lado menor es el mesial y la hipotenusa es el lado distolabial (Fig. III.5). El trígono de este molar se diferencia del talón (que está siempre muy desarrollado), aunque forman una misma superficie masticatoria. El borde mesial y el lingual del diente son más o menos rectos y forman un ángulo de casi 90 grados entre sí. La esquina mesiolingual del molar presenta un resalto anguloso muy marcado. El borde distal es redondeado y muy breve, mientras que el labial está formado por dos lóbulos a la altura del trígono que corresponden al paracono y metacono, y una escotadura posterior a nivel del talón. El borde mesial de la corona está cerrado por una cresta baja, probablemente formada por microcúspulas fusionadas. Esta cresta toma contacto con el parastilo.

En vista oclusal el lóbulo correspondiente al paracono es más sobresaliente que el correspondiente al metacono.

Un valle mesiodistal recorre el trígono y el talón separando las cúspides linguales de las labiales; el fondo de este valle se encuentra tapizado por cúspulas, microcúspulas y vermiculaciones de esmalte de desarrollo variable en los distintos individuos.

Sobre el borde labial encontramos en primer lugar una cúspide cónica correspondiente al paracono, esta es la cúspide más conspicua del molar. En la base de la cara lingual de esta cúspide se observan algunas rugosidades muy débiles dirigidas hacia el ápice. Sobre la cara mesial del paracono se desarrolla el parastilo; dentro de *Arctotherium*, esta especie es la que posee mayor tamaño de parastilo con respecto al del paracono. Una arista de esmalte recorre todo el paracono en sentido mesiodistal desde el parastilo hasta un profundo surco transversal que separa al paracono del

metacono. Otra arista de esmalte desciende desde el ápice del paracono por la cara distolingual de la cúspide hacia el valle medio.

Por detrás del paracono se desarrolla el metacono que es de menor tamaño que el primero, de forma cónica y ápice romo.

Las cúspides del borde lingual son, en relación con las labiales, muy bajas y forman una cresta continua interrumpida sólo por un surco transversal entre el protocono y el hipocono. En la zona correspondiente al trígono la cresta se encuentra ubicada hacia el eje central del diente y por esta razón se desarrolla un área importante entre la cresta y el borde lingual de la corona desprovista de cúspides, lo que disminuye el área masticatoria efectiva del molar.

Sobre este borde y en la zona correspondiente al trígono, se desarrollan dos cúspides elongadas y lateralmente comprimidas, la mesial es una cúspide accesoria (homologable a la descrita en el M^1) y la que le sigue corresponde al protocono. El ápice del protocono se encuentra frente al surco transversal que divide paracono de metacono. Uniendo el protocono al metacono se desarrollan dos o más cúspulas bajas, alineadas y perpendiculares al eje mesiodistal de la corona, las cuales cierran el canal longitudinal.

Por detrás del protocono se desarrolla una cresta correspondiente al hipocono, el extremo mesial de la cresta se encuentra a la misma altura que el ápice del metacono y el extremo distal alcanza el borde distal del talón. Esta cresta decrece en altura desde el extremo mesial al distal.

Una arista de esmalte muy débil que desciende por la cara posterior del protocono contacta la cara anterior del hipocono.

El talón ocupa cerca del 45% de la longitud mesiodistal del molar; es un plano inclinado en dirección posterolabial. Su superficie está tapizada por cúspulas, microcúspulas y vermiculaciones de esmalte. Como se adelantó más arriba, el trígono y el talón constituyen un área masticatoria continua, pero sobre el talón ocluye el M_3 mientras que sobre el trígono ocluye el talónido del M_2 .

d. Serie dentaria inferior

Las medidas tomadas sobre los yugales inferiores se encuentran en la Tabla III.f. En la Tabla III.g se compara la morfología de los incisivos inferiores de esta especie con la de *A. latidens*. En la Tabla III.h se compara la morfología de las principales piezas yugales inferiores.

Primer incisivo inferior (I₁): Es el más pequeño de los incisivos inferiores. Visto por su cara labial, la corona es lisa y levemente convexa, más alta que ancha. En esta vista la corona es subrectangular debido a que su diámetro mesiolingual se mantiene casi constante, aunque hacia el borde inferior disminuye levemente. La cúspide principal se comprime labiolingualmente en forma progresiva hacia el ápice.

Un delicado surco se observa sobre la cara labial en el tercio superior de la corona, a igual distancia del borde distal que del mesial. Visto por su cara oclusal se observan dos lóbulos delicados y elongados, uno sobre el borde mesial y otro sobre el distal de la cúspide principal, separados por un surco central poco profundo.

Segundo incisivo inferior (I₂): Este incisivo posee un tamaño intermedio entre el del I₁ y el del I₃. Se implanta lingualmente respecto a los otros dos incisivos. Visto por su cara labial, la corona posee un contorno subtriangular, donde el diámetro mesiolingual va disminuyendo progresivamente desde el borde oclusal hacia el borde inferior de la corona. También sobre la cara labial, se desarrolla un leve surco en la mitad superior de la corona. Al igual que en el I₁, la cúspide principal se va comprimiendo linguolabialmente hacia el ápice.

Sobre la cara oclusal, se observan dos lóbulos finos y elongados, uno sobre el borde mesial y otro sobre el distal. Entre estos lóbulos se observa una superficie plana bien desarrollada dividida por un delicado surco vertical.

Sobre el borde lingual se observa un abultamiento redondeado en el punto donde se unen ambos lóbulos.

Tercer incisivo inferior (I₃): Es el más robusto de los incisivos inferiores, posee una morfología muy distinta a la de los otros dos. Visto por su cara labial, la corona posee forma de triángulo invertido; se observa un surco muy leve que marca el límite entre el lóbulo central y el distal.

Este incisivo se caracteriza por el gran desarrollo del lóbulo distal, que se encuentra separado de la cúspide principal por un profundo surco vertical e inclinado distolingualmente. El lóbulo distal presenta sección transversal triangular y ápice globoso. El lóbulo mesial se encuentra representado por una fina arista de esmalte y separado de la cúspide principal por un leve surco.

El ápice de la cúspide central se encuentra inclinado mesiolingualmente y, a diferencia de lo observado en los otros incisivos, su sección transversal es subtriangular.

Como en los otros incisivos inferiores, se desarrolla un engrosamiento globoso sobre el borde lingual de la corona.

Canino inferior (C_1): El canino inferior es de menor tamaño que el superior, pero de morfología muy similar. La corona se encuentra incurvada labiodistalmente. Desde el ápice descienden tres aristas de esmalte, una por la cara lingual, otra por la distal y la última (y la más conspicua) por el límite entre la cara labial y mesial.

Primer premolar inferior (P_1): Éste es el premolar de mayor tamaño de los tres primeros. Morfológicamente es semejante al P^1 , pero el borde lingual es suavemente curvo y no recto, y la corona es mucho más baja y aplanada. El cingulo lingual se encuentra bien desarrollado.

Segundo premolar inferior (P_2): Es un diente pequeño y morfológicamente simple; en vista oclusal la corona es redondeada, con la excepción del borde lingual que es casi recto. La corona presenta una sola cúspide, baja y globosa, ubicada en el centro de la corona. Una arista de esmalte recorre al diente en sentido mesiodistal y delimita una zona cóncava sobre el borde lingual. Bajo esta zona se desarrolla un cingulo.

Tercer premolar inferior (P_3): Es muy semejante al segundo pero la cúspide es más elevada.

Cuarto premolar inferior (P_4): Es un diente morfológicamente simple, constituido básicamente por una cúspide correspondiente al protocónido. Visto por su cara oclusal este premolar presenta un contorno de la corona subelipsoidal ancho (Fig. III.5). El protocónido es relativamente bajo y globoso, su ápice se encuentra algo inclinado lingualmente. Una arista de esmalte recorre el diente en dirección mesiodistal desde el borde mesiolingual de la corona al distal, ascendiendo por la cara mesial del

protocónido y descendiendo por la distal. Sobre esta arista, en el borde distal de la corona, se desarrolla una pequeña cúspula.

Primer molar inferior (M_1): El diente es bunosecodonte, más largo que ancho; se encuentra dividido en dos zonas funcionalmente distintas; los dos tercios anteriores corresponden al trigónido, mientras que el tercio posterior corresponde al talónido. El trigónido, la región cortante, es más alto que el talónido, la región triturante. La cara mesial del molar es ahusada mientras que la distal es redondeada; la cara lingual es rectilínea. Del lado labial se insinúan dos lóbulos, correspondientes al trigónido y talónido, separados por un surco en el límite entre ambas regiones.

En la región correspondiente al trigónido se distinguen las tres cúspides principales: paracónido en la región mesial, protocónido en la región media, y metacónido en la región distal. El trigónido se halla dominado por el protocónido, por delante del cual se presenta el paracónido mucho más pequeño y bajo; en el borde distolingual del protocónido se encuentra el metacónido de tamaño y altura menores a las del paracónido. Los vértices de las dos primeras cúspides se encuentran en la línea media del diente, mientras que el metacónido se encuentra desplazado hacia el borde lingual.

Visto el molar por su cara oclusal, el paracónido tiene forma de cono suavemente comprimido hacia el ápice; mirándolo de lado se aprecia que se encuentra algo inclinado hacia la cara lingual y claramente hacia el lado mesial. El paracónido se encuentra apoyado en la cara mesial del protocónido; un surco que corre por la cara lingual del conjunto separa ambas cúspides. Por el contrario, las caras labiales de ambas cúspides forman una superficie continua. El ápice del paracónido se encuentra recorrido por una arista que va a encontrarse con otra, que desciende por la cara mesiolabial del protocónido, en el surco que separa ambas cúspides.

La base del protocónido ocupa todo el ancho del molar y separa completamente al paracónido del metacónido. Esta cúspide posee un vértice de sección triangular debido al desarrollo de tres aristas, que descienden desde el vértice, una por la cara mesial y las otras dos por la cara distal. De estas últimas, una (que es la más conspicua de las tres) va al encuentro del metacónido. La otra, luego de pasar sobre una cúspide accesoria (de

presencia constante en los Tremarctinae), que se encuentra incrustada sobre la cara posterolabial del protocónido, alcanza un surco que marca el límite posterior del trigónido en el borde labial.

El metacónido es una cúspide cónica, de vértice globoso, algo más pequeña que el paracónido. Se desarrolla sobre la base del protocónido, en su cara distolingual.

La región correspondiente al talónido posee cúspides bajas y romas en relación con las del trigónido. Las cúspides ubicadas sobre los bordes labial y lingual prolongan las dos aristas que descienden por la cara distal del protocónido; el amplio valle que delimitan es una zona francamente triturante erizada por microcúspulas y rídulas de fuerte relieve.

Sobre el borde labial se coloca en primer lugar una cúspide baja, el hipocónido formando una estructura masiva que domina la mitad labial del talónido y es más alta que las cúspides del borde lingual. El hipocónido posee dos ápices, de los cuales el anterior es mayor que el posterior, ya que se encuentra dividido por el desarrollo de un leve surco transversal. Sobre la base de la cara interna del hipocónido se encuentran fundidas una o más cúspulas, achatadas y sin ápice definido, que refuerzan la estructura.

El entocónido, ubicado sobre el borde lingual, se halla representado por dos cúspides bajas y de aspecto globoso. La mesial es más alta que la distal.

El borde distal de la corona se encuentra cerrado por una cresta de esmalte compuesta por numerosas microcúspulas.

Segundo molar inferior (M_2): Comparado con el anterior, este molar presenta una morfología acusadamente hipocarnívora; es el más ancho de la serie dentaria inferior.

En vista oclusal la corona presenta contorno subrectangular (Fig. III.5). Los lados mayores son el lingual y el labial; este último presenta una constricción correspondiente al límite trigónido-talónido, lo que le da aspecto arriñonado a la corona en vista oclusal. Los bordes mesial y distal son redondeados. La zona correspondiente al trigónido es más ancha y de menor longitud que la correspondiente al talónido.

Un valle medio divide la corona desde el borde anterior al posterior en una región lingual y otra labial. Este valle es más evidente en la región correspondiente al talónido, debido a que el trigónido se interrumpe por el gran desarrollo del metacónido y protocónido.

El borde anterior del trigónido se encuentra cerrado por el desarrollo de gran cantidad de cúspulas. En los Ursidae no se desarrolla el paracónido, aunque Torres (1988) considera que las cúspulas que se desarrollan sobre el borde mesial de la corona podrían corresponder al paracónido.

Las cúspides de mayor tamaño son el protocónido y el metacónido, aunque son mucho más bajas que las homólogas del M_1 . El protocónido y el metacónido se ubican uno frente al otro formando una cresta transversal característica de los Ursidae. El protocónido se desarrolla sobre el borde labial y el metacónido sobre el lingual. En vista lateral externa el contorno de ambas cúspides es subtriangular.

Desde el vértice del protocónido descienden tres aristas de esmalte, una por la cara mesial, otra por la distal y la última por la lingual. Como resultado el vértice presenta sección triangular. La cara labial es plana, la lingual se encuentra dividida en dos planos, que forman entre sí un ángulo agudo. Una cúspula, baja y aplanada, se desarrolla cerca de la base del protocónido, sobre el borde distolingual, interrumpiendo la arista que desciende por la cara posterior. Esta cúspula es homóloga a la descrita en el M_1 .

El vértice del metacónido presenta sección triangular debido al desarrollo de tres aristas de esmalte que descienden desde el vértice, una por la cara mesial, otra por la distal y la tercera por la labial, al igual que en el protocónido. Cerca de la base del metacónido y sobre las aristas mesial y distal se desarrollan dos pequeñas cúspulas, una sobre cada arista.

Menos de la mitad posterior de la corona corresponde al talónido. Las cúspides de esta región son bajas en relación con las del trigónido.

Sobre el borde labial se desarrolla el hipocónido relativamente bajo y chato. Sobre la base de la cara lingual del hipocónido se desarrolla una cúspula aplanada.

El borde lingual está ocupado por el entocónido desdoblado en tres cúspides bajas y algo comprimidas, pero bien individualizables. El tamaño de las cúspides disminuye de adelante hacia atrás, siendo la mesial mucho más importante que las dos distales.

El valle central del talónido se encuentra tapizado por cúspulas, microcúspulas y vermiculaciones de esmalte.

Existe una acusada desproporción entre la superficie oclusal y la superficie máxima de la corona.

El borde distal de la corona se encuentra cerrado por una cresta de esmalte compuesta por numerosas microcúspulas.

Tercer molar inferior (M_3): Es un diente de corona típicamente subcircular (Fig. III.5), donde no se pueden determinar fácilmente las homologías de las cúspides. El M_3 se encuentra siempre inclinado hacia el lado lingual; de esta forma ocluye perfectamente con el talón del M^2 que se encuentra también inclinado, pero hacia el lado labial. En algunos casos se desarrolla sobre la base de la rama ascendente de la mandíbula. Este molar es el que se encuentra generalmente más desgastado, quizás por estar implantado mucho más alto que el resto de la serie dentaria. En algunos casos, la inclinación del M_3 es tan importante que el desgaste se produce sobre la cara labial y parte de la cara oclusal sin afectar la cara lingual.

La superficie oclusal de la corona está tapizada por gran cantidad de cúspulas, microcúspulas y vermiculaciones de esmalte. El borde mesial y el lingual están cerrados por una hilera de microcúspulas, que en algunos tramos pueden fusionarse formando una cresta continua.

El borde labial presenta un leve estrechamiento aproximadamente en el tercio posterior de la corona, correspondiente al límite entre trigónido y talónido. En esta especie, el estrechamiento no afecta el borde inferior de la corona. Sobre el borde labial y por delante del estrechamiento puede distinguirse una cúspide baja y plana, homologable al protocónido. Por detrás del estrechamiento y sobre el mismo borde se encuentra otra cúspide, elongada y también relativamente baja, el hipocónido.

Discusión: Se reconoce la validez de la especie *Arctotherium vetustum* Ameghino 1885 y se le asigna el resto fósil MACN 1201 sintipo de "*Paractotherium pamparum*" Ameghino 1904c (*vide infra*), tipo de "*Arctotherium (Pseudarctotherium) debilis*" Kraglievich 1928 y tipo de "*Pseudarctotherium lundī*" Kraglievich y Ameghino 1940 (*vide infra*).

Es interesante remarcar que tanto la especie *A. vetustum* como "*A. debilis*" no fueron consideradas válidas en la mayoría de los trabajos posteriores a 1940. Berman (1994) sostiene que ambos taxones son sinónimos de "*Arctodus (Pararctotherium) pamparum*". El resto de los materiales asignados aquí a *A. vetustum* fueron considerados anteriormente como pertenecientes a distintos taxones: MMMP 1233, "*A. (P.) pamparum*" (Berman, 1994); MLP 10-5 y MLP 10-7, "*Pararctotherium sp.*" (Berman, 1994); MHN s/n, *A. brasiliense* (ver Cartelle, 1994).

Berman (1994: 111) expresa "La revisión del holotipo de "*A.*" *vetustum* del MACN indica que el material en cuestión no se distingue de *Pararctotherium*. No existen diferencias significativas respecto del holotipo de *Arctodus (Pararctotherium) pamparum* y el ejemplar MMMP 1233 asignado aquí a dicha especie". Es verdad que no existen diferencias significativas entre el tipo de *A. vetustum* y el ejemplar MMMP 1233; pero sí existen grandes diferencias, sobre todo en lo concerniente a la morfología de los molares, entre el ejemplar MMMP 1233 y el MACN 971, tipo de "*Pararctotherium pamparum*".

Kraglievich (1928) describe un nuevo subgénero y especie "*Arctotherium (Pseudarctotherium) debilis*" sobre la base de una mandíbula (que había sido designada por Ameghino (1902) sintipo de "*Pararctotherium pamparum*"); Kraglievich y C. Ameghino (1940) utilizan la misma mandíbula como tipo de la nueva especie "*Pseudarctotherium lundī*" Kraglievich.

La especie "*A. debilis*" había sido considerada sinónimo de "*A. (P.) pamparum*" por Berman (1994), quien no fundamenta la decisión tomada; en este sentido, es necesario aclarar que el tipo de "*P. pamparum*" (MACN 971) es un cráneo sin mandíbula asociada y el de "*A. debilis*" una mandíbula, por lo que son prácticamente incomparables.

Un cráneo (MHN s/n) asignado por Cartelle (1994) a *Arctotherium brasiliense* es referido provisoriamente en este trabajo a *A. vetustum*; esto es sumamente significativo, ya que hasta este momento sólo se reconocía una especie para Brasil (*A. brasiliense*).

Rusconi (1938) asigna una tibia derecha (que encuentra en las "toscas" del Río de La Plata) a la especie "*Arctotherium (Pseudarctotherium) debilis*" y basándose en esta evidencia sostiene que "*Pseudarctotherium*" se registra también en el Ensenadense. Rusconi (1938) fundamenta su decisión en el pequeño tamaño del resto en relación a los tamaños mayores de otros restos registrados en la zona. En realidad no existe fundamento para asignar este resto (n° 771 Col. Rusconi) a la especie "*A. debilis*", ya que tanto el tipo de la especie como los materiales referidos no se encuentra asociado a restos de postcráneo; lo que hace imposible referir el resto en cuestión a esta especie. En este trabajo se supone que en realidad este resto pertenece a un individuo joven de *A. latidens*.

La especie *A. vetustum* es la más primitiva del género *Arctotherium* y la más semejante, sobre todo en la morfología los molares, a las especies del género *Arctodus*.

III.5. *Arctotherium brasiliense* (Lund, 1840)

Ursus brasiliensis Lund, 1839: 224 (**nomen nudum**) **non** Thunberg, 1820; 1840: 234, 265, lám. 19, figs. 3-6; Gervais, 1855: 7; 1873: 21; Burmeister, 1879: 169; Gervais y Ameghino, 1880: 24; F. Ameghino, 1881: 321; 1889: 320; 1902: 228; Winge, 1895-96: 31-35, 118-120, Pl. VI, figs. 1-4, Pl. VII; L. Kraglievich, 1934: 71; Kraglievich y Ameghino, 1940: 565, 576, 622; Paula Couto, 1943: 111, 112; 1960: 5, 9, 10; Mones, 1986: 131; Cartelle, 1998: 171.

Arctotherium bonariense (Gervais) Lydekker, 1885: 157 **partim**.

Ursus? brasiliensis (Lund) F. Ameghino, 1889: 985.

Ursus bonariensis (Gervais) Winge, 1895-96: 32-35, 118-120, Pl. VI fig. 5; Paula Couto, 1960: 9.

Ursus major Lund (MS) **nomen nudum**; Winge, 1895-96: 81; Kraglievich y Ameghino 1940: 580; Paula Couto, 1960: 9, 10.

Arctotherium wingei Ameghino, 1902: 228-231, lám. II figs. 4-6; 1906: 500; Boule, 1920: 231, 232; Castellanos 1928: 79, 84; Rusconi, 1932: 7; L. Kraglievich, 1926: 16; 1934: 71; Paula Couto, 1960: 5, 6, 7, 10, 15, 16; Mones, 1986: 131; Cartelle, 1998: 176, 180, 181.

- Ursus (Tremarctos?) brasiliensis* (Lund) Ameghino, 1902: 228, Kraglievich y Ameghino 1940: 622; Paula Couto, 1960: 9.
- Arctotherium brasiliense* (Lund) L. Kraglievich, 1926: 11-14, 16; Castellanos, 1928: 84; Trajano y Ferrarezzi, 1994: 555, 556, 558-560, figs. 2-4; Cartelle, 1998: 172 **partim**, 173, 175, 176, 179, 180, 181, 182, figs. 1-9.
- Pseudarctotherium wingei* (Ameghino) Rusconi 1932: 7; Kraglievich y Ameghino, 1940: 592, 622; Paula Couto, 1943: 112.
- Arctotherium (Pseudarctotherium) wingei* (Ameghino) L. Kraglievich, 1934: 71; Paula Couto, 1960: 5; Hoffstetter, 1963:198.
- Pararctotherium parodii* Kraglievich y Ameghino 1940: 625, 626 (**nomen nudum**); Mones, 1986: 131.
- Pseudarctotherium majus* (Lund) Kraglievich y Ameghino, 1940: 592
- Ursus lundii* Kraglievich y Ameghino, 1940: 581; Paula Couto, 1960: 9.
- Pseudarctotherium brasiliensis* (Lund) Kraglievich y Ameghino, 1940: 592, 622; Paula Couto, 1960: 5, 9.
- Arctotherium brasiliensis* (Lund) Paula Couto, 1943: fig. 15; Berman, 1994: 108.
- Arctotherium (Ursus) brasiliensis* (Lund) Paula Couto, 1943: fig. 12.
- Pararctotherium brasiliensis* (Lund) Paula Couto, 1943: 112; 1960: 6, 7, 12, 15, 25, 26, figs. 1-8.
- Arctodus brasiliensis* (Lund) Kurtén, 1967: 4, 10, 11, 14, 15, 18, 28, 31, 32, 35, 38, 40, 42, 46; Paula Couto, 1970: 10; Berta y Marshall, 1978: 12; Perea y Ubilla, 1983: 90; 1985: 26; Trajano y Ferrarezzi, 1994: 552.
- Arctotherium brasiliense* (Lund) Cartelle, 1994: fig. en pág. 90 **partim**; Soibelzon *et al.*, 2001c: 41R.
- Arctodus (Pararctotherium) brasiliensis* (Lund) Trajano y Ferrarezzi, 1994: 552, 553.
- Arctotherium (Pararctotherium) brasiliense* (Lund) Trajano y Ferrarezzi, 1994: 555, 559, 560.
- Arctotherium (Pararctotherium) brasiliensis* (Lund) Soibelzon y Bond, 1998: 277.

Diagnosis enmendada: cráneo de tamaño pequeño; cresta masetérica rectilínea y perpendicular al eje anterior de la mandíbula; ausencia de cingulo linguodistal en el P⁴; parastilo de tamaño pequeño en relación con el tamaño del paracono en el M¹; entocónido formado por dos cúspides en el M₂.

Tipo: Sin numeración original (ver Winge, 1895-6; Paula Couto, 1960; Cartelle, 1998). **Materiales tipo de “Ursus” brasiliensis** UZM 5249 individuo adulto, fragmento de hemimandíbula izquierda con canino y M₁₋₃. UZM 5715 individuo juvenil, fragmento de maxila derecha con P^{1,3y4} y M¹. UZM 5717 individuo juvenil, canino superior derecho. UZM 5721+5722 individuo juvenil, M_{y2} izquierdos.

UZM 5723 individuo juvenil, M² izquierdo. Procedentes de varias cuevas de la región de Lagoa Santa, Brasil (Fig. III.6).

Distribución estratigráfica y geográfica del taxón: Algunos autores han sostenido que esta especie se registra en el Pleistoceno Superior a Holoceno Inferior, pero la ausencia de un contexto estratigráfico para los hallazgos no permite tener certeza sobre la verdadera procedencia estratigráfica de los restos fósiles. La especie se registra principalmente en Brasil y al menos dos restos fósiles asignables a *A. brasiliense* provienen de Bolivia; por último Yerena Ocando (1987) y Linares (com. pers.) sostienen que también se registra en Venezuela (Cueva del Guácharo, Estado Monagas y Muaco), pero a diferencia de lo que sucede en Brasil, estos restos poseen procedencia estratigráfica (*vide infra*).

Tipo del sinónimo:

MACN 1453. tipo de *Arctotherium wingei* Ameghino, 1902, individuo adulto joven llamativamente pequeño, porción de hemimandíbula derecha sin P₁₋₄ y M₃; procedente del Valle de Tarija, Bolivia; Pleistoceno (Fig. III.7).

Hipodigma:

MACN 6273. individuo juvenil, M₁ derecho; procedentes de distintas grutas de Lapa da Escrivania N°5, Minas Gerais; Pleistoceno Superior.

MACN 1454. individuo adulto joven, canino inferior derecho; procedente de Tarija, Bolivia; “Pampeano” Pleistoceno. En la ficha de este material dice que es co-tipo de “*A. wingei*”, pero en realidad Ameghino no designa un co-tipo.

GP/2-T4. (ver Trajano y Ferrarezzi, 1994).

IGC 10. (ver Cartelle, 1998).

Venezuela, repositorio desconocido- Restos craneales y dentales. Fauna Local El Muaco, cerca de Coro (Estado Falcón), Pleistoceno tardío (Linares, com. pers.).

Venezuela, repositorio desconocido. Un esqueleto incompleto. Fauna Local Cueva del Guácharo, cerca de Caripe (Estado Monagas), Holoceno Temprano (Linares, com. pers.).

Observaciones y comentarios: Lund (1839, 1840 a, b) describe la especie “*Ursus*” *brasiliensis* sobre la base de varios restos colectados por él mismo en varias grutas de la región de Lagoa Santa; estos restos forman parte de la colección Lund que se halla depositada en el Museo de Zoología de la Universidad de Copenhague. Lund (MS)

describe una segunda especie sobre la base de un fragmento de maxilar izquierdo con el P³, a la que denomina “*U. major*”.

Lydekker (1885) considera que “*U.*” *brasiliensis* posiblemente sea sinónimo de *Arctotherium bonariense*. Winge (1895-96) identifica el fragmento de maxilar sobre el que Lund (MS) había fundado la especie “*U. major*” como “*U.*” *bonariense* sin ningún fundamento, ya que el tipo de “*U.*” *bonariense* es una hemimandíbula y, por otra parte, el resto en cuestión carece absolutamente de caracteres diagnósticos que permitan su determinación. Kraglievich y Ameghino (1940) discrepan al respecto con Winge (1895-96) y prefieren conservar la especie de Lund. Paula Couto (1960) considera que la especie “*U. major*” es de validez dudosa.

Ameghino (1902) describe la especie “*Arctotherium wingei*” sobre la base de una hemimandíbula (MACN 1453); Kraglievich (1934) considera que el nombre de esta especie es sinónimo de “*U.*” *brasiliensis* y que “*U.*” *brasiliensis* Lund, 1839 era homónima de “*U. brasiliensis*” Thunberg, 1820 (empleado para designar al mustélido *Galictis vittata* (Schreber)). Por esta razón rebautiza a la especie brasileña con el nombre de “*Arctotherium (Pseudarctotherium) wingei*”, subgénero propuesto por el mismo autor para la especie “*A. debilis*” (*vide supra*).

En 1940 Kraglievich en colaboración con Carlos Ameghino propone el epíteto específico *lundi* en sustitución de *brasiliensis* Lund. Finalmente, páginas adelante se refieren a la especie brasileña con el nombre “*Pseudarctotherium brasiliensis*”.

Paula Couto (1943) y Cartelle (1998) incluyen a la especie brasileña en el género *Arctotherium*; luego Paula Couto (1960) la coloca bajo el género “*Pararctotherium*”. Kurtén (1967) la incluye en el género *Arctodus* y Trajano y Ferrarezzi (1994) sostienen que la especie debe llamarse *Arctotherium* (“*Pararctotherium*”) *brasiliense*.

En cuanto al registro del taxón en Venezuela, dado por Yerena Ocando (1987), existen serias dudas sobre la identidad específica de los restos (identificados por Omar Linares *in* Yerena, 1987; Linares com. pers.) y es necesario reestudiar los restos para poseer certeza sobre su identidad.

El estudio de esta especie no forma parte de los objetivos del presente trabajo ya que no se la registra en la República Argentina. Pero es interesante, de todas maneras realizar algunos breves comentarios: *Arctotherium brasiliense* es una especie válida y diferenciable de las otras especies australes; contra la opinión de Cartelle (1998) se considera que el tipo de "*Arctotherium wingei*" es indiferenciable del material tipo de *A. brasiliense*. Los restos fósiles de osos registrados en Brasil han sido asignados a *A. brasiliense* sin el debido contraste con el ejemplar tipo. Se cree que, probablemente, no todos los materiales hallados en Brasil pertenecen a esta especie y por esta razón es necesario un reestudio de todos los restos fósiles de úrsidos hallados en Brasil.

Descripción: la descripción de esta especie escapa a los objetivos del presente trabajo; se espera contar con los medios para realizar este estudio en un futuro próximo.

III.6. *Arctotherium latidens* Bravard, 1857

Arctotherium latidens Bravard MS in Burmeister, 1879: lám. XI, figs. 1-3; Lydekker, 1885: 157; Ameghino, 1889: 315 **partim**, 317, 318, lám. 2, fig. 2; Kraglievich, 1926: 3, 4, 6, 12-14, lám. fig. B; 1934: 68, 69 **partim**; Rusconi, 1927: 288, figs. 1B, 2B, 3B; 1936: 204; 1938: 227, 232-234, 236, fig. 2; Kraglievich y Ameghino, 1940: 562, 568, 569, 571, 579, 580, 583, 591; Paula Couto, 1943: fig. 16; Mones, 1986: 130; Berman, 1994: 91, 99, 101; Soibelzon *et al.*, 2001a; Soibelzon *et al.*, 2001b: 40R; Soibelzon *et al.*, 2001c: 41R.

Arctotherium angustidens Bravard, 1857: 16 **nomen nudum** Bravard in Gervais y Ameghino, 1880: 24-25; Ameghino, 1881: 321; 1889: 33, 317, 318, 320, 939, 943, 985, lám. 2, fig. 1; 1898: 192; Kraglievich, 1926: 4-6, 11; 1934: 69; Rusconi, 1927: 288; 1932: 7; 1936: 205; Kraglievich y Ameghino, 1940: 568, 569, 575, 576, 579, 580; Paula Couto, 1943: 110; Pascual *et al.*, 1966: lám. XLV, fig. E; Mones, 1985: 202; 1986: 130; Berman, 1994: 92, 101, 102; Cartelle, 1998: 173, 175, 176; Soibelzon *et al.*, 2001c: 41R.

Arctotherium latideno (**sic**, probablemente error de imprenta) Bravard, 1857: 16 **nomen nudum**; Mones, 1986: 130.

Arctoidotherium angustidens Bravard MS. in Kraglievich y Ameghino, 1940: 570, 591; Mones, 1986: 130.

Ursus bonariensis Gervais, 1873: 17 **partim**, 18 **partim** (primer párrafo), 19-21 **partim**.

Ursus (Arctotherium) bonariensis Gervais, 1873: 17 **partim**, 18 **partim** (primer párrafo), 19-21 **partim**, 41 **partim**, lám. 24, figs. 8, 8a, 8b; Kraglievich, 1934: 69.

Ursus bonaerensis (Gervais) Burmeister, 1879: 170-178, Atlas II, pl. XI; Kraglievich y Ameghino, 1940: 561, 562, 568 **partim**, 571 **partim**, 574.

- Arctotherium bonariense* (Gervais) Gervais y Ameghino, 1880: 24 **partim**; Ameghino, 1902: 227, 228, 230, fig. en pág. 229; 1906: fig. 262; Lydekker, 1885: 157 **partim**, fig. 24; Pascual *et al.*, 1966: lám. LXV, fig. I; Trajano y Ferrarezzi, 1994: 553, 554, 556, 559; Cartelle, 1998: 177, 179.
- Arctotherium bonaerensis* (Gervais) Ameghino, 1885: 23 **partim**, 24 **partim**.
- Arctotherium bonaerense* (Gervais) Ameghino, 1889: 30, 71, 72, 319, 320, 939 **partim**, 943, 985; 1906: 500; 1905: 448, fig. 93; Smith Woodward, 1900: 75; Ameghino C., 1916b: 436; Boule, 1920: 232; Rusconi, 1938: 227, 232-236, fig. 3; 1936: 205; Kraglievich, 1926: 10 (segundo párrafo); Matthew, 1929: 473, figs. 12, 13; Paula Couto, 1943: 110, fig. 11 y 13; Cartelle, 1998: 172, 176, 177, 179, 180.
- Arctotherium bonaerense* (Gervais) Ameghino, 1889: 317, 318 **partim**, lám. II, figs. 2-4, lám. III, figs. 1, 2; 1898: 192; Ameghino, C. 1916a: 285; Pascual *et al.*, 1966: lám. XLV, figs. DH.
- Arctotherium candiottii* Ameghino C., 1916b: 436 **nomen nudum**; Kraglievich, 1926: 5, 12-14; 1934: 69; Rusconi, 1927: 283, 285, 286, figs. 1A, 2A, 3A; 1932: 7; 1936: 205; 1938: 227; Kraglievich y Ameghino, 1940: 569, 579, 617-619; Mones, 1986: 130; Soibelzon *et al.*, 2001c: 41R.
- Arctotherium bonaerense* (Gervais) Ameghino C., 1916 a: 285; Rusconi, 1927: 280.
- Arctotherium? latidens*; Rusconi, 1931: 7; 1938: 232.
- Ursus bonariensis* (Gervais) Rusconi, 1927: 280; Paula Couto, 1960: 10.
- Arctotherium? angustidens* (Bravard) Rusconi, 1932: figs. 1 y 2.
- Arctotherium (Pseudarctotherium) debilis* (Kraglievich) Rusconi, 1938: 228, 230, 235, fig. 1.
- Arctotherium bonariensis* (Gervais) Kraglievich y Ameghino, 1940: 562 **partim**; Paula Couto, 1960: 10; Soibelzon y Soibelzon, 1999: 20R.
- Arctoidotherium candiottii* (Ameghino) Kraglievich y Ameghino, 1940: 570, 583, 585, 586, 591.
- Ursus bonariensis* (Gervais) Kurtén, 1967: 3 **partim**.
- Arctodus latidens* (Bravard) Kurtén, 1967: 3.
- Arctodus (Arctotherium) bonariensis* (Gervais) Kurtén, 1967: 9 **partim**; Soibelzon y Bond, 1998: 276.
- Arctodus bonariensis* (Gervais) Kurtén, 1967: 4 **partim**, 11, 14, 15, 17, 18, 26, 28, 32, 33, 35, 38, 40, 41, 46; Perea y Ubilla, 1983: 90; Trajano y Ferrarezzi, 1994: 552 **partim**.
- Arctodus angustidens* (Bravard) Berta y Marshall, 1978: 11; Trajano y Ferrarezzi, 1994: 552.
- Arctotherium bonaerensis* (Gervais) Berman, 1994: 99, 100 **partim**, 101, 102, 107, 109.
- Arctodus (Arctotherium) bonaerensis* (Gervais) Berman, 1994: 91 **partim**, 92 **partim**, 96, 97, 98, 99, 100, 114.

Arctodus (Arctotherium) latidens (Bravard) Berman, 1994: 95.

Arctodus (Arctotherium) angustidens (Bravard) Berman, 1994: 100, 101, 114, 115; Soibelzon y Bond, 1998: 276.

Arctodus (Arctotherium) candiotti (Ameghino) Berman, 1994: 102, 114, 115; Soibelzon y Bond, 1998: 276.

Arctotherium (Arctotherium) bonariensis (Gervais) Soibelzon y Bond, 1998: 276 **partim**, 277 **partim**.

Arctotherium (Arctotherium) angustidens (Bravard) Soibelzon y Bond, 1998: 276.

Arctotherium (Arctotherium) candiottii (Ameghino) Soibelzon y Bond, 1998: 276.

Arctotherium (Arctotherium) latidens (Bravard) Soibelzon y Bond, 1998: 276.

Pararctotherium enectum (Ameghino) Carlini y Tonni, 2000: fig. en página 98.

Diagnosis enmendada: borde dorsal del foramen magno continuo, sin escotadura; presencia de dos forámenes anteorbitarios; cráneo de gran tamaño; cresta sagital muy desarrollada; caja craneana estrecha; arcos cigomáticos sobresalientes con el ángulo posterior pronunciado; bulas timpánicas planas; escotadura postpalatina en forma de V; distancia entre el borde posterior del paladar y los M^2 mediana; cresta masetérica rectilínea e inclinada hacia el borde posterior de la mandíbula; lóbulo distal del I^1 pequeño; lóbulo distal del I^2 pequeño; lóbulo mesial del I^1 bien desarrollado; ausencia de cingulo linguodistal en el P^4 ; protocono bien desarrollado en el P^4 ; paracono mucho más alto que metacono en el P^4 ; diámetro máximo mesiodistal de la corona del M^1 menor que el diámetro máximo bucolingual; parastilo vestigial en el M^1 ; cúspides del borde lingual del M^1 de tamaño mediano con relación a las del borde labial; hipocónido del M^1 representado por una sola cúspide; protocono del M^1 de mayor tamaño que el resto de las cúspides del borde lingual; parastilo de tamaño pequeño en relación con el tamaño del paracono en el M^2 ; cúspides del borde lingual de M^2 bien diferenciadas y separadas por valles muy profundos; talón del M^2 globoso y bien diferenciado respecto del área del triángulo; cúspula distal del P_4 relativamente grande y punzante; corona del M_3 alargada en sentido mesiodistal.

Tipo: MACN 43 tipo de *Arctotherium latidens* Bravard (MS), individuo adulto senil, cráneo con varias regiones reconstruidas: órbita, porción yugal del arco cigomático, foramen anteorbitario, premaxilar, canino, borde del orificio nasal, tabique nasal y proceso postorbitario todos del lado derecho, región aliesphenoidea de ambos lados, parte de la cresta sagital y paladar. Presenta los siguientes dientes P^4 , M^{1-2} izquierdos y C, M^{1-2} derechos. Procedente del Callejón

de Ibáñez, cerca de la localidad de Vicente López, provincia de Buenos Aires; Ensenadense (Pleistoceno Inferior a Medio). Descrito en Kraglievich y Ameghino (1940) (Fig. III.8).

Distribución estratigráfica y geográfica del taxón: Ensenadense (Pleistoceno Inferior a Medio); en la República Argentina se registra en la provincia de Buenos Aires; también se registra en el valle de Tarija, Bolivia.

Tipos de los sinónimos:

BMNH 32915. tipo "*Arctotherium angustidens*" Bravard (MS), individuo adulto, cráneo (gran parte de la región derecha y parietales, todo el llano occipital incluidos los cóndilos se encuentran reconstruidos) con todos los dientes excepto los P^{2y3} de ambos lados, el M^2 derecho presenta la corona muy rota; procedente de las "toscas" del río de La Plata, provincia de Buenos Aires; Ensenadense. (Fig. III.9)

BMNH 32916. (mismo individuo que BMNH 32915) mandíbula, sin la porción posterior al M_3 del lado derecho, faltan los P_{1-3} derechos y los P_{2y3} izquierdos. (Fig. III.10)

BMNH 32971. (mismo individuo que BMNH 32915) fémur derecho.

BMNH 32972. (mismo individuo que BMNH 32915) tibia y peroné derechos.

BMNH 32969. (mismo individuo que BMNH 32915) cúbito derecho

BMNH 32974-91. (mismo individuo que BMNH 32915) pié derecho.

MACN 5132. tipo "*Arctotherium candiotti*" Ameghino 1916b, individuo adulto senil, cráneo, hemimandíbula y varios huesos del postcráneo, muy mal preservados, con la superficie del hueso craquelada e infiltrado por la "tosca" con todos los dientes rotos y muy desgastados. Cráneo sin arcos cigomáticos ni cóndilos occipitales, paladar roto por detrás de los M^2 , también falta el proceso postorbital del lado derecho. Mandíbula sin rama ascendente y cóndilos mandibulares. En el cráneo se encuentran los siguientes dientes: I^3 , C, P^4 y M^{1y2} derechos y M^{1y2} izquierdos y en la mandíbula M_{2y3} de ambos lados; procedente de una excavación en el centro de la ciudad de Buenos Aires; Ensenadense cuspidal (Ameghino, 1916b). (Figs. III.11)

Hipodigma:

MACN 851. Individuo adulto joven, porción de hemimandíbula izquierda con P^4 y M^1 ; procedente del cauce del Río de La Plata, provincia de Buenos Aires; Ensenadense.

MACN 972. Dos metápodos, dos falanges; procedente de las "toscas" del río de La Plata, provincia de Buenos Aires; Ensenadense.

MACN 974. Gran porción de cráneo posterior a las fosas glenoideas; procedente del río de La Plata; provincia de Buenos Aires, Ensenadense. Descrito en Kraglievich y Ameghino (1940: 613).

MACN 1202. Cúbito; procedente de las toscas del río de La Plata, provincia de Buenos Aires; Ensenadense. El material se encuentra extraviado, en su ficha no se explícita que sea cotipo de "*A. debilis*" como fuera sugerido por algunos autores.

MACN 1892. Calcáneo izquierdo; procedente de las toscas del río de La Plata, provincia de Buenos Aires; Ensenadense.

MACN 1926. Astrágalo izquierdo; procedente de las toscas del río de La Plata en la localidad de Olivos, provincia de Buenos Aires; Ensenadense.

MACN 1994. Calcáneo izquierdo; procedente de las toscas del río de La Plata en la localidad de Olivos, provincia de Buenos Aires; Ensenadense.

MACN 1997. Calcáneo derecho; procedente de las toscas del río de La Plata en la localidad de Olivos, provincia de Buenos Aires; Ensenadense.

MACN 2011. Canino superior derecho con la corona rota; procedente de las toscas del río de La Plata en la localidad de Olivos, provincia de Buenos Aires; Ensenadense.

MACN 2020. Metacarpiáno V derecho; procedente de las toscas del río de La Plata en la localidad de Olivos, provincia de Buenos Aires; Ensenadense.

MACN 2024. Astrágalo derecho; procedente de las toscas del río de La Plata en la localidad de Olivos, provincia de Buenos Aires; Ensenadense.

MACN 2158. Canino inferior; procedente de las toscas del río de La Plata en la localidad de Olivos, provincia de Buenos Aires; Ensenadense.

MACN 2178. Individuo adulto senil, M² derecho; procedente de las toscas del río de La Plata en la localidad de Olivos, provincia de Buenos Aires; Ensenadense.

MACN 2179. Individuo adulto joven, canino inferior izquierdo; procedente de las toscas del río de La Plata en la localidad de Olivos, provincia de Buenos Aires; Ensenadense.

MACN 2275. Tibia; río de La Plata en la localidad de Martínez, provincia de Buenos Aires; Ensenadense.

MACN 2297. Pequeña porción de hemimandíbula derecha sin dientes, río de La Plata en la localidad de Martínez, provincia de Buenos Aires; Ensenadense.

MACN 2536. Individuo adulto senil, canino inferior derecho; procedente de las toscas del río de La Plata en la localidad de Olivos, provincia de Buenos Aires; Ensenadense. No localizado en las colecciones.

MACN 2547. Individuo juvenil, fragmento de premaxilar y maxilar derecho con el canino y los yugales; procedente de Olivos, provincia de Buenos Aires; Ensenadense. Descripto en Ameghino (1916c).

MACN 2548. Individuo juvenil, canino superior derecho; procedente de las toscas del río de La Plata en la localidad de Olivos, provincia de Buenos Aires; Ensenadense.

MACN 3158. Individuo adulto senil, canino superior derecho; procedente de las toscas del río de La Plata en la localidad de Olivos, provincia de Buenos Aires; Ensenadense.

MACN 5690. Individuo juvenil, porción posterior de M₁ izquierdo; procedente de Punta Piedras, provincia de Buenos Aires; Ensenadense.

MACN 5696. Individuo juvenil, I³ izquierdo; procedente de Punta Piedras, provincia de Buenos Aires; Ensenadense.

MACN 5702. Canino inferior muy roto; procedente de las toscas del río de La Plata en la localidad de Olivos, provincia de Buenos Aires; Ensenadense.

MACN 5705. Pisciforme y dos falanges; procedente de las toscas del río de La Plata en la localidad de Olivos, provincia de Buenos Aires; Ensenadense.

MACN 6132. Canino superior derecho de leche; procedente de Miramar provincia de Buenos Aires; Ensenadense. Descripto en Soibelzon y Carlini (MS).

MACN 6222. Astrágalo derecho; procedente de las toscas del río de La Plata en la localidad de Olivos, provincia de Buenos Aires; Ensenadense.

MACN 6223. Calcáneo derecho; procedente de las toscas del río de La Plata en la localidad de Olivos, provincia de Buenos Aires; Ensenadense.

MACN 8262. Individuo juvenil, P⁴ derecho; procedente de las toscas del río de La Plata en la localidad de Olivos, provincia de Buenos Aires; Ensenadense.

MACN 8691. Fémur; procedente de las toscas del río de La Plata en la localidad de Punta Piedras, provincia de Buenos Aires; Ensenadense.

MACN 8700. Metápodo; procedente de las toscas del río de La Plata en la localidad de Punta Piedras, provincia de Buenos Aires; Ensenadense.

MACN 8791. Falange; procedente de las toscas del río de La Plata en la localidad de Olivos, provincia de Buenos Aires; Ensenadense.

MACN 8792. Falange; procedente de las toscas del río de La Plata en la localidad de Olivos, provincia de Buenos Aires; Ensenadense.

MACN 8794. Falange; procedente de las toscas del río de La Plata en la localidad de Olivos, provincia de Buenos Aires; Ensenadense.

MACN 9609. Radio rodado; procedente de las toscas del río de La Plata en la localidad de Olivos, provincia de Buenos Aires; Ensenadense.

MACN 10094. Calcáneo rodado; procedente de las toscas del río de La Plata en la localidad de Olivos, provincia de Buenos Aires; Ensenadense.

MACN 10458. Metápodo rodado; procedente de las toscas del río de La Plata en la localidad de Vicente López, provincia de Buenos Aires; Ensenadense.

MACN 10459. Individuo adulto senil, M¹ derecho rodado; procedente de las toscas del río de La Plata en la localidad de Olivos, provincia de Buenos Aires; Ensenadense.

MACN 12529. Individuo adulto senil, cráneo completo sin I¹ y P¹⁻³ de ambos lados, extremo anterior del cráneo parcialmente reconstruido; procedente de la ciudad de Buenos Aires (intersección de las calles Directorio y San Pedrito a 3,5 metros de profundidad); Pleistoceno.

MACN 13265. Individuo adulto joven, canino inferior derecho, río de La Plata, provincia de Buenos Aires; Ensenadense.

MACN 15589. Individuo adulto, M² izquierdo; “Pampeano”.

MACN 16260. Tibia; procedente de las toscas del río de La Plata, provincia de Buenos Aires; Ensenadense.

MACN 17719. Individuo adulto, porción de cráneo anterior al estrechamiento postorbital, con todos los dientes fracturados a nivel del cuello de la corona; procedente de una excavación de 8 a 10 m de profundidad en un sitio distante 6 km de la Estación Moreno del FCS hacia San Miguel (Partido de Moreno), provincia de Buenos Aires; Ensenadense.?

MACN 17986. Fémur rodado; procedente de la playa Camet, Mar del Plata, provincia de Buenos Aires; Ensenadense?.

MACN 18008. Molar; procedente del río de La Plata en la estación Anchorena; Ensenadense.

MLP 35-IX-26-3 a 6. Ambos húmeros, ambos radios, un cúbito completo y parte proximal del otro, parte de una escápula, tres metápodos y fragmentos de otros cinco, once falanges, diecisiete fragmentos de huesos del autopodio; procedente de una excavación de 14 m de profundidad en el Hospital San Juan de Dios, La Plata, provincia de Buenos Aires; Ensenadense.

MLP 10-4. Individuo adulto senil, fragmento posterior de cráneo con M² izquierdo; sin procedencia geográfica; “Pampeano” (Pleistoceno).

MLP 10-73 (ex MLP 132). Individuo adulto senil, canino inferior derecho; sin procedencia geográfica; “Pampeano”. Descripto en Kraglievich y Ameghino (1940: 606).

MLP 10-81. Individuo adulto senil, fragmento de hemimandíbula izquierda; sin procedencia geográfica; “Pampeano”.

MLP 10-98. Individuo adulto joven, canino superior derecho; sin procedencia geográfica; “Pampeano”.

MLP 39-IV-21-1. Individuo juvenil, fragmento de mandíbula con ambos caninos, M_1 izquierdo, ambos M_2 todos rotos; procedente de una excavación en el cementerio de la ciudad de La Plata, provincia de Buenos Aires; Ensenadense.

MLP 56-VIII-19-2. Individuo adulto senil, M^2 izquierdo, sin procedencia geográfica; “Pampeano”.

MLP 58-X-4-1. Restos de pelvis y sacro; procedente de una excavación en la ciudad de la Plata, provincia de Buenos Aires; Ensenadense.

MLP 68-V-26-1. Vértebra dorsal, dos falanges y varios restos de costillas; procedente de una cantera ubicada en 514 y 28, partido de La Plata, provincia de Buenos Aires; Ensenadense.

MLP 82-X-22-1. Individuo adulto joven, cráneo completo sin P^{1-3} de ambos lados y P^4 izquierdo; procedente de las toscas del río de La Plata en la localidad de Punta Indio, provincia de Buenos Aires; Ensenadense. Descripto en Berman (1994).

MLP 87-V-5-1. Individuo adulto senil, M^2 derecho muy desgastado; procedente del sector D del perfil de Punta Hermengo ($38^\circ 17' 08''$ S y $57^\circ 50' 12''$ O), provincia de Buenos Aires; Ensenadense.

MLP 97-I-5-1. Individuo adulto, restos muy fragmentarios de cráneo: gran parte de maxilar y premaxilar izquierdo con I^{1-3} (con las coronas rotas), canino roto, P^{1-4} y M^{1-2} izquierdos. Parte de premaxilar derecho con I^{1-3} , fragmento de maxilar derecho con P^{3y4} con la corona rota. Gran parte de rama horizontal de la hemimandíbula derecha con I_{1-3} (el I_2 con la corona rota), canino y M_1 con las coronas rotas. Fragmentos del autopodio del miembro anterior; procedente de una cantera en la localidad de Gorina, provincia de Buenos Aires; Ensenadense.

MLP 97-II-2-1. Individuo adulto, porción de maxilar derecho con el canino y el P^4 , fragmento de hemimandíbula derecha con P_4 y M_{1y2} ; procedente de San Pedro, provincia de Buenos Aires; Ensenadense.

MLP 99-X-3-1. Individuo adulto, M_1 izquierdo y M^2 derecho; procedente de las toscas del río de La Plata en la localidad de Olivos, provincia de Buenos Aires; Ensenadense.

MLP 99-X-5-1. Fragmento distal de fémur derecho; procedente de las toscas del río de La Plata frente a balneario “El Águila”, cerca de estación Anchorena, provincia de Buenos Aires; Ensenadense.

MLP 00-VII-10-1. Individuo adulto, varios fragmentos de cráneo con canino, M^{1y2} izquierdos. Hemimandíbula derecha (sin cóndilo articular y rama ascendente) con

canino, P₄, M_{1y2} derechos y fragmento de hemimandíbula izquierda sin dientes; procedente de una cantera en Ezeiza en las cercanías de la ruta 3; Ensenadense.

MLP 00-VII-15-1. Individuo juvenil, varios fragmentos de cráneo con: I^{1y3}, C, P⁴, M¹ (roto), M² (fragmento) izquierdos; I², C (roto), M¹⁻² derechos. Fragmento de hemimandíbula izquierda con: M₁₋₃; fragmento de sínfisis mandibular con ambos caninos restaurados y ambos I₁. I₃ derecho y varios fragmentos de dientes sueltos: P₄ izquierdo, M_{1y3} derechos. Procedente de la cantera “Medula” sobre el margen izquierdo del A°. Gutiérrez, de la localidad de Ezpeleta, partido de Quilmes, Provincia de Buenos Aires; Ensenadense.

MLP 01-IV-1-1. Individuo adulto, P⁴ derecho; procedente de Punta Hermengo, Miramar, Buenos Aires; Ensenadense.

MLP 232. Individuo adulto senil, canino inferior izquierdo; sin procedencia.

MMMP 26S. Individuo adulto, cráneo completo sin incisivos, canino y P¹⁻³ del lado derecho y P²⁻³ del lado izquierdo; procedente de las barrancas costeras frente al hogar Unzué (37° 58' 50" S y 57° 32' 28" O) de la ciudad de Mar del Plata, provincia de Buenos Aires; Ensenadense.

MMMP 48S. Individuo adulto, fragmento de premaxilar y maxilar izquierdo con incisivos, canino, P¹⁻⁴ y M¹⁻²; procedente de la base de la barranca frente al parque Camet (37° 54' 15" S y 57° 31' 25" O) de la ciudad de Mar del Plata, provincia de Buenos Aires; Ensenadense.

MMMP 162S. Individuo adulto senil, cráneo completo con las coronas de los molares completamente arrasadas por el desgaste, sin incisivos, caninos, yugales del lado izquierdo y P⁴ del lado derecho; procedente de la parte media de la barranca costera frente al hogar Unzué (37° 58' 50" S y 57° 32' 28" O) de la ciudad de Mar del Plata, provincia de Buenos Aires; Ensenadense.

MMMP 1232. Individuo juvenil, cráneo completo; procedente de una excavación en la intersección de las calles Jara y Castelli de la Ciudad de Mar del Plata, provincia de Buenos Aires; procedencia estratigráfica incierta (probablemente provenga del límite entre el Ensenadense y el Bonaerense).

MMMP 1491M. Individuo adulto joven, varios fragmentos de cráneo, con canino, P⁴, M¹ derechos y M¹ izquierdo. Sin datos de procedencia.

MMMP 3980. Individuo adulto, gran parte del cráneo con: P²⁻³, M¹⁻² derechos, I³, C, P¹⁻², M² izquierdos. Hemimandíbula izquierda y parte de la derecha con: I₁₋₂ derechos, I₁₋₃, P₄, M₁₋₂ (sólo talónido) y M₃ izquierdos. Procedente de una cantera localizada a 37° 50' 30.1" S y 57° 36' 37.3" O, Ruta Nacional 2 (km 389), Vivoratá, Provincia de Buenos Aires; Ensenadense.

MMMP 3981. Individuo juvenil, fragmento de premaxilar con: I²⁻³ izquierdos y I² derecho; fragmento de maxilar izquierdo con: C, P¹⁻⁴ y M²; fragmento de maxilar derecho con M¹⁻². Fragmento de hemimandíbula izquierda con: P₂ y M₂; fragmento de

hemimandíbula derecha con: C, P_{1 y 4} y M₁. Procedente de una cantera localizada a 37° 50' 30.1'' S y 57° 36' 37.3'' O, Ruta Nacional 2 (km 389), Vivoratá, Provincia de Buenos Aires; Ensenadense.

MMMP 3982. Individuo juvenil, cráneo casi completo sin arcos cigomáticos, gran parte de frontales y palatinos. Fragmento de hemimandíbula izquierda sin la parte anterior al M₃. Procedente de una cantera localizada a 37° 50' 30.1'' S y 57° 36' 37.3'' O, Ruta Nacional 2 (km 389), Vivoratá, Provincia de Buenos Aires; Ensenadense.

MMPH 018. Individuo adulto joven, cráneo sin frontales, nasales y arco cigomático izquierdo, faltan también el canino y los yugales del mismo lado. Mandíbula completa sin los P₁₋₃ de ambos lados; procedente de las barrancas costeras de la Ea. "La Eufemia", Mar del Sur, provincia de Buenos Aires; Ensenadense (Soibelzon *et al.*, 2001). Berman (1994:93) sostiene que el resto proviene de Centinela del Mar del "miembro arenoso superior, piso bonaerense", tanto la procedencia geográfica como la estratigráfica que da el autor son erróneas.

MNH PAM 179. Individuo adulto, mandíbula completa con I₁ izquierdo, ambos caninos, P₃ izquierdo y P₄ y M₁₋₃ de ambos lados; procedente de la ciudad de Buenos Aires; "Pampeano" Ensenadense?.

MPV 613. Individuo juvenil, porción de maxilar con P⁴, M^{1y2}; procedente de Campana, provincia de Buenos Aires; Ensenadense.

MPV 614. Individuo adulto, porción de hemimandíbula izquierda con M_{1y2}; procedente de Campana, provincia de Buenos Aires; Ensenadense.

MST P2 99-IX-15. Gran porción de hemimandíbula izquierda con parte de la sínfisis mandibular, I₂, P₁₋₄ y M₁₋₃ izquierdos bien conservados. Estos materiales corresponden al mismo individuo que MLP 97-II-2-1.

AMNH 117433. Individuo adulto, hemimandíbula derecha sin M₁; procedente del Valle de Tarija, Bolivia; Ensenadense.?

Museo de Tucumán (ex Col. Rusconi n° 399). Individuo adulto senil, fragmento de hemimandíbula derecha con M_{2y3}; procedente de una excavación en la ciudad de Buenos Aires; Ensenadense. Descripta en Rusconi (1932).

PMUZ 45. Individuo adulto, hemimandíbula derecha, sin incisivos y premolares; procedente del arroyo Pergamino, Ensenadense. Colección S. Roth.

Colección privada de Aldo Balla, individuo juvenil, fragmento de hemimandíbula izquierda con M₁₋₂; procedente del barrio "Los Altos del Castillo" Lomas de Zamora, Burzaco; (excavación de 1,8 m de profundidad), Ensenadense.

Observaciones y comentarios: *A. latidens* es la especie genotípica de *Arctotherium*.

A este taxón pertenecen la mayoría de los restos fósiles de tremarctinos registrados en la República Argentina; de las “toscas” del río de La Plata entre Punta Piedras y el norte de la ciudad de Buenos Aires se han rescatado la mayor parte de los restos.

El género *Arctotherium* fue creado por Bravard y en él se incluyeron tradicionalmente las especies de gran tamaño provenientes del Ensenadense. Las especies *Arctotherium latidens*, “*A. angustidens*” y “*A. candiotti*” fueron definidas sobre la base de restos fósiles provenientes de niveles de Edad Ensenadense. Los tipos de las dos primeras especies fueron hallados en las “toscas” del Río de La Plata, mientras que el tipo de la última proviene de una excavación en el centro de la ciudad de Buenos Aires (ver Ameghino, 1916b).

En este trabajo se reconoce sólo la especie *A. latidens* incluyendo en la sinonimia de esta los nombres de la otras dos y se le asignan 74 restos fósiles en su mayoría inéditos.

Descripción: Para describir la especie se han usado distintos materiales, ya que el tipo MACN 43 se encuentra muy restaurado y no posee mandíbula asociada.

a. Cráneo (Tabla III.a; Fig. III.8 y III.9)

En esta especie se encuentran los cráneos de mayor tamaño dentro de *Arctotherium* y sólo comparables a los de *A. simus* entre los Tremarctinae.

En vista lateral el contorno del cráneo no es convexo, como en *A. vetustum*, sino que está formado por tres tramos subrectos: el primero formado por el plano del hocico más verticalizado, el segundo por la frente y el tercero por la cresta sagital recta que posee una pendiente suave. El arco cigomático describe una curva suave, y si bien su borde inferior es cóncavo, el superior es más bien subrecto; como observara Berman (1994) los arcos cigomáticos son “bajos y achatados”. *A. latidens* presenta los arcos cigomáticos más robustos entre las especies del género.

Esta especie presenta dos orificios anteorbitarios o infraorbitarios. El foramen redondo (fr) y el canal aliesfenóideo (ca) desembocan en una abertura común, este carácter no ha podido ser relevado sobre *A. vetustum*, pero en las otras especies el fr y el ca desembocan independientemente.

En vista anterior se observa que la frente es amplia y abultada sobre las órbitas; a diferencia de lo observado en *A. vetustum*. Estos abultamientos se encuentran más desarrollados en algunos individuos que en otros; esto está relacionado con el sexo y la edad. El borde interno de las órbitas es recto. El orificio nasal es subcircular.

En vista posterior se observa que el llano occipital es amplio por encima del foramen magno, pero se estrecha dorsalmente, esto le confiere aspecto triangular; a diferencia de lo observado en *A. vetustum*. La cresta lambdoidea se encuentra bien desarrollada. La superficie de la región occipital es muy irregular debido al desarrollo de rugosidades relacionadas con la inserción muscular. Los cóndilos occipitales son fuertes y de morfología semejante a la del resto de los úrsidos (para más detalles ver Torres, 1988). Sobre el borde dorsal del foramen magno no se observa la escotadura presente en *A. vetustum*.

En vista dorsal puede observarse que los arcos cigomáticos se encuentran bien despegados del cráneo, son sobresalientes y con el ángulo posterior pronunciado. La caja craneana es lateralmente estrecha, carácter único entre las especies australes. La cresta sagital se encuentra muy desarrollada. En su extremo anterior se bifurca dando dos crestas que divergen, desde la el eje sagital, hacia la región anterior hasta alcanzar los procesos postorbitales derecho e izquierdo respectivamente. Los procesos postorbitales son conspicuos y muy sobresalientes, éste es otro carácter relacionado con el sexo y la edad.

En vista palatal, se observa que las bulas timpánicas son planas (ver discusión del carácter 8 en los Capítulos II y IV) y que el contorno de la escotadura postpalatina presenta forma de V, ya que sus bordes divergen hacia la región posterior. El margen posterior del paladar se encuentra bastante extendido por detrás del nivel del borde posterior de los M². Estos son otros tres caracteres únicos entre las especies de *Arctotherium*. Las fosas glenoideas son lateralmente elongadas y de superficie amplia. El borde anterior de las fosas es curvo (a diferencia de *A. vetustum*), mientras que la mitad interna del posterior se encuentra proyectada en dirección ventroanterior. Las apófisis mastoideas son gruesas y cortas; las paraoccipitales, mucho más pequeñas y de sección triangular.

b. Mandíbula (Tabla III.b; Fig. III.10)

En esta especie, la mandíbula es mucho más robusta que en las otras del género. El borde ventral de la rama horizontal es muy diferente al de *A. vetustum*, ya que es suavemente cóncavo en su tercio mesial, convexo en el tercio medio y nuevamente cóncavo en el tercio distal. La rama horizontal es relativamente más baja y con el borde anterior más inclinado hacia atrás que en *A. vetustum*. La fosa masetérica es muy profunda y rugosa. La fosa premasetérica, que siempre se encuentra reducida, está más desarrollada en algunos individuos que en otros pero no en relación directa con la edad.

c. Serie dentaria superior

Las medidas tomadas sobre los yugales superiores se encuentran en la Tabla III.c. En la Tabla III.d se compara la morfología de los I^{1-3} de las distintas especies. En la Tabla III.e se compara la morfología de los principales dientes yugales superiores de las especies de *Arctotherium* registradas en la Argentina.

Primer incisivo superior (I^1): La cara labial está dividida por un surco poco profundo que la recorre por el centro a igual distancia del borde mesial que del distal.

En esta especie la desproporción entre el lóbulo mesial y el distal no es tan acusada como en *A. vetustum*. El lóbulo mesial se encuentra más desarrollado y es más alto que el distal. Los ápices de ambos lóbulos son globosos y se encuentran bien separados de la cúspide principal. Sobre el surco que separa los lóbulos entre sí no se desarrolla ningún abultamiento.

Segundo incisivo superior (I^2): El surco que recorre la cara labial se encuentra más cerca del borde distal que del mesial. La cúspide principal es asimétrica ya que su ápice se encuentra levemente inclinado hacia el lado distal; en su borde distal y sobre la arista que recorre este cúspide se desarrolla una cúspula accesoria. La diferencia de tamaño entre el lóbulo mesial y el distal es mucho más importante en este diente que en el I^1 , el ápice de ambos lóbulos es globoso y bien individualizable. Al igual que en el I^1 , no se observa el desarrollo de abultamientos sobre el fondo del canal que separa los lóbulos mesial y distal.

Tercer incisivo superior (I³): A diferencia de lo descrito para *A. vetustum*, la arista de esmalte que reemplaza el lóbulo distal recorre toda la cara distal de la cúspide. Otra arista se desarrolla sobre el borde mesial entre el ápice y el punto donde comienza el contacto con la cara distal del I². En algunos ejemplares se observa un fino denticulado sobre una o ambas aristas (e. g. MLP 00-VII-15-1) debido al desarrollo de microcúspulas. El lóbulo mesial, recorre los dos tercios proximales de la cúspide, al igual que en *A. vetustum*, pero posee un ápice globoso bien definido.

Canino superior (C¹): La morfología es muy similar a la descrita para *A. vetustum*. Es interesante remarcar el gran desarrollo de la raíz y el gran tamaño de la corona en relación a los observados en las otras especies del género.

Primer premolar superior (P¹): Comúnmente este diente se implanta al bias, con el extremo mesial dirigido hacia el lado lingual. Morfológicamente es muy semejante al de *A. vetustum*, pero a diferencia de esa especie, no presenta cingulos y la única cúspide es más alta y lateralmente comprimida.

Segundo premolar superior (P²): Es el más pequeño y el de morfología más sencilla de los primeros tres premolares; en vista oclusal la corona es subcircular. La cúspide única se encuentra en el centro de la corona, la arista de esmalte que recorre el diente en sentido mesiodistal es muy débil.

Tercer premolar superior (P³): morfológicamente es muy similar al de *A. vetustum*, aunque se diferencia de esa especie en el mayor tamaño de la cúspide única y en la forma en V de la arista que recorre la corona en sentido mesiodistal.

Cuarto premolar superior (P⁴): La morfología general del diente es semejante a la descrita para *A. vetustum*; a continuación se describen las particularidades de la especie.

En *A. latidens* se encuentran los tamaños relativos mayores de este diente, comparado con el tamaño de los molares superiores. El borde lingual de la corona es más redondeado que en *A. vetustum* (Fig. III.5).

Tanto el paracono como el metacono son cúspides relativamente altas (en comparación con las de *A. vetustum*), comprimidas y de aspecto muy cortante. La diferencia de altura entre el paracono y metacono, observada en *A. vetustum*, se hace mucho más importante. Las caras internas del paracono y metacono forman un mismo plano, pero a diferencia de lo descrito para *A. vetustum*, es subvertical.

Ésta es la única especie de *Arctotherium* dónde el protocono se encuentra bien desarrollado en todos los restos estudiados (excepto en los ejemplares MMMP 1232, MMMP 3980/82), es pequeño en relación al tamaño de las cúspides labiales y comprimido en sentido labiolingual. Su ápice, que es punzante a diferencia de lo observado en *A. vetustum*, se encuentra ubicado frente al canal que separa paracono de metacono. Es muy frecuente el desarrollo de una escotadura sobre el borde mesiolingual de la corona por delante del protocono.

Ésta es la especie de *Arctotherium* dónde se desarrolla, en mayor medida, un engrosamiento a modo de cingulo sobre el borde labial de la corona; vale aclarar que, de todos modos, su presencia es muy variable y no parece estar relacionada con la edad de los individuos. En algunos ejemplares el engrosamiento recorre todo el borde lingual desde el extremo mesial al distal (*e. g.* MACN 2547), en otros éste es más evidente a la altura del metacono (*e. g.* MLP 97-II-2-1) y en varios ejemplares no se desarrolla este engrosamiento (*e. g.* MPV 613, MLP, 00-VII-15-1, MLP 97-I-5-1). Salvo estas diferencias, la morfología del molar no presenta gran variabilidad en los distintos restos estudiados (Tabla III.e).

Primer molar superior (M¹): Visto el molar por su cara oclusal la forma de la corona es subrectangular dónde el diámetro mesiodistal es el mayor; el borde lingual es convexo hacia el lado lingual y describe un arco casi perfecto; el lóbulo labial correspondiente al metacono sobresale más que el correspondiente al paracono, a diferencia de lo observado en *A. vetustum*, donde ambos lóbulos eran subiguales (Fig. III.5).

El paracono es de base más amplia, bastante más alto que el metacono y comprimido lateralmente, ambas cúspides presentan aspecto cortante. El parastilo está mucho menos desarrollado que en *A. vetustum*. El metastilo se encuentra representado

por un leve engrosamiento de esmalte sobre la arista que desciende por la cara posterior del metacono.

Las cúspides linguales principales (protocono e hipocono) se encuentran mejor diferenciadas y son más altas que en *A. vetustum*. El protocono, que es la cúspide más voluminosa de la región interna, se encuentra comprimido lateralmente y elongado, mientras que el hipocono es globoso. La cúspula mesial al protocono está mejor diferenciada que en *A. vetustum* ya que se encuentra separada de éste por un surco transversal no muy profundo. En esta especie, en *A. bonariense* y *A. tarijense* las cúspides linguales se ubican sobre el borde lingual del molar, a diferencia de lo observado en *A. vetustum*, aumentando de esta forma el área masticatoria efectiva del molar.

De las tres cúspulas que se desarrollan sobre el piso del surco medio, la distal se halla más separada del hipocono que en *A. vetustum*, pero relacionada a éste por una hilera de microcúspulas.

En algunos ejemplares la base del borde labial del metacono y la cara lingual se hallan recorridas por un engrosamiento de esmalte o cingulo muy leve, en otros ejemplares esto no se observa (Tabla III.e).

Segundo molar superior (M²): El trígono y el talón forman superficies masticatorias claramente separadas en esta especie, en *A. bonariense* y *A. tarijense*. El borde mesial de la corona es curvo, el ángulo que forma este con el borde lingual es obtuso y el ángulo mesiolingual de la corona es redondeado, a diferencia de lo observado en *A. vetustum* (Fig. III.5). El lóbulo labial correspondiente al metacono se encuentra mejor desarrollado que en *A. vetustum*.

El paracono se encuentra algo comprimido lateralmente y elongado, su cara externa es lisa y convexa, mientras que la interna está dividida en dos planos, lo que le confiere aspecto bastante distinto al que presenta la misma cúspide en *A. vetustum*. El parastilo es muy pequeño en comparación con el tamaño del paracono.

La cara externa del metacono es lisa y convexa, la cara posterior es plana y transversal al eje anteroposterior del diente. Una arista delicada se dirige desde el ápice

hacia el talón indicando el límite entre la cara labial y la posterior. La cara lingual del metacono forma un plano transversal orientado en dirección posterolingual.

Las cúspides linguales se encuentran mejor diferenciadas y son más altas que en *A. vetustum*, aunque también componen una cresta continua. Se ubican cerca del borde lingual, a diferencia de lo observado en *A. vetustum*, lo que aumenta la superficie masticatoria efectiva del molar. Sobre el borde lingual se encuentra en primer lugar la cúspide accesoria ya descrita en *A. vetustum* y distalmente, frente al canal que separa al paracono del metacono, se desarrolla el protocono comprimido lateralmente y muy elongado.

Uniendo el protocono al metacono se desarrollan dos o más cúspulas, alineadas conformando una cresta alta, que cierran el canal longitudinal y separando netamente el trígono del talón. Éstas pueden fusionarse en algunos individuos dando una cresta de esmalte formado por la fusión de varias cúspulas.

El hipocono se encuentra formado por dos cúspides alineadas sobre el borde lingual de la corona, de las cuales la mesial es muy grande cónica y de ápice romo, mientras que la distal es muy pequeña.

Una arista de esmalte muy pequeña que desciende por la cara posterior del protocono contacta la cara anterior del hipocono.

El talón ocupa alrededor del 47% de la longitud mesiodistal del molar. Como ya fue descrito para *A. vetustum*, el talón forma un plano inclinado en dirección posterolabial, pero en esta especie, en *A. bonariense* y *A. tarijense* este plano muestra una pendiente mucho mayor. Su superficie está tapizada por cúspulas, microcúspulas y vermiculaciones de esmalte más prominentes que en *A. vetustum*.

Un engrosamiento de esmalte recorre la cara lingual del molar, se hace más importante por debajo del protocono hasta el hipocono y en la parte posterior del talón se pierde completamente. La cara labial también presenta esmalte engrosado en la base del paracono y metacono. Es importante aclarar que la presencia e importancia de estos engrosamientos varía fuertemente de un individuo a otro (Tabla III.e).

d. Serie dentaria inferior:

Las medidas tomadas sobre los yugales inferiores se encuentran en la Tabla III.f. En la tabla Tabla III.g se compara la morfología de los incisivos inferiores de esta especie con la de *A. vetustum*. En la Tabla III.h se compara la morfología de las principales piezas yugales inferiores.

Primer incisivo inferior (I₁): El I₁ de esta especie es morfológicamente similar al mismo diente descrito para *A. vetustum*, pero mucho más robusto. Tanto el lóbulo mesial como el distal se encuentran bien desarrollados, siendo el mesial de mayor tamaño que el distal. El surco que los separa es algo más profundo que en *A. vetustum*. Sobre el borde lingual se observa un abultamiento redondeado en el punto donde se unen ambos lóbulos.

Segundo incisivo inferior (I₂): A diferencia de lo observado en *A. vetustum*, un lóbulo elongado y sobresaliente se desarrolla entre los lóbulos mesial y distal, más cerca del primero que del segundo. Este lóbulo medio se encuentra separado del mesial y del distal por sendos surcos profundos, estando más desarrollado el surco que se encuentra entre el lóbulo distal y el medio. Al igual que en el I₁, se observa la presencia de un abultamiento en el esmalte sobre el borde lingual.

Tercer incisivo inferior (I₃): En esta especie, el lóbulo distal se encuentra hiperdesarrollado; desde el ápice descienden dos aristas de esmalte: una por el límite entre la cara mesial y la labial que corre al encuentro de otra arista que desciende por la cara distal de la cúspide principal. La segunda, desciende por la cara lingual hacia un engrosamiento que se desarrolla sobre el borde lingual de la corona.

La cúspide principal se encuentra inclinada mesiolingualmente, posee ápice punzante y sección triangular; dos aristas de esmalte descienden desde el ápice: una por la cara distal y otra por el límite entre la cara mesial y la labial. El lóbulo mesial se encuentra reducido a una arista no muy conspicua.

Canino inferior (C₁): En esta especie sólo se observan dos aristas de esmalte descendiendo desde el ápice, una por la cara distal y la otra por el límite entre la cara mesial y la labial. Esta última es la más desarrollada, como en *A. vetustum*.

Primer premolar inferior (P₁): Comúnmente este diente se implanta girado, con el extremo mesial dirigido hacia el lado lingual. Morfológicamente es muy semejante al

de *A. vetustum*, pero a diferencia de esa especie, no presenta cingulos y la única cúspide es más alta y lateralmente comprimida.

P₂₋₃: No es posible realizar la descripción de estas piezas ya que ningún resto las conserva.

Cuarto premolar inferior (P₄): La forma del contorno de la corona varía entre elipsoidal ancha y subcircular. El protocónido es relativamente alto y esbelto, se encuentra fuertemente inclinado distolingualmente (Fig. III.5). La cúspula distal en esta especie se encuentra muy desarrollada y su ápice es punzante; frecuentemente muestra una faceta de desgaste en su cara labial que es producida por el roce con el paracono del P⁴.

Primer molar inferior (M₁): En el punto de encuentro entre las aristas que descienden desde el ápice del paracónido y protocónido se observa la presencia de una pequeña cúspula, ausente en *A. vetustum* (Fig. III.5).

El entocónido, ubicado sobre el borde lingual, se halla formado por dos cúspides (*e. g.* MACN 851) o tres (*e. g.* MMPH 18) de las cuales las dos primeras se encuentran divididas por un surco débil, mientras que el surco que separa a la última de las dos primeras es más profundo. Las cúspides son bajas y de aspecto globoso. El hipocónido es una cúspide única y masiva que domina la mitad labial del talónido. En esta especie las cúspulas internas al hipocónido, descritas para *A. vetustum*, se encuentran prácticamente incorporadas al hipocónido y no poseen un ápice definido.

El borde distal de la corona se encuentra abierto a diferencia de las otras especies de *Arctotherium*.

Segundo molar inferior (M₂): En esta especie la cresta correspondiente al paracónido es relativamente más importante que en *A. vetustum*.

El hipocónido es relativamente más alto que en *A. vetustum* y cónico; se encuentra recorrido por una fuerte arista de esmalte (Fig. III.5). En la cara mesial del hipocónido se observa una pequeña cúspula sobre la arista que desciende desde el vértice de la

cúspide. La cúspula lingual al hipocónido se encuentran fundida con éste reforzándolo y aumentando su tamaño.

Las cúspulas y vermiculaciones de esmalte que tapizan el valle medio de la corona se encuentran mucho más desarrolladas que en *A. vetustum*.

El borde distal de la corona se encuentra abierto.

Sobre el M₂ derecho del ejemplar MMPH 018 se ha observado que el metacónido se encuentra desdoblado en tres cúspides, de las cuales la media es más pequeña y globosa y se encuentra desplazada hacia el centro de la corona. Las cúspides anterior y posterior son comprimidas en sentido anteroposterior y se desarrollan oblicuamente, divergiendo desde la central, la anterior en sentido anterolingual y la posterior en sentido posterolingual. Entre ambas se desarrolla una cúspula baja y globosa. El desdoblamiento del metacónido en dos o más cúspides es un fenómeno único entre los Tremarctinae, pero muy común en *Ursus spelaeus*. Es importante aclarar que el M₂ izquierdo del mismo ejemplar presenta el metacónido formado por una sola cúspide.

Tercer molar inferior (M₃) La corona es, a diferencia de las otras especies del género, elongada en sentido mesiodistal.

Entre las especies de *Arctotherium*, sólo en *A. latidens* el estrechamiento labial que marca el límite entre el trigónido y el talónido afecta toda la altura del borde labial. Este estrechamiento se prolonga en un profundo surco, sobre la cara oclusal, en forma de medialuna que corre desde el borde labial al distal aislando al hipocónido (Fig. III.5).

Tanto el protocónido como el hipocónido son altos y cónicos; el protocónido es de mayor tamaño que el hipocónido. Sus cúspides se encuentran recorridas por una arista de esmalte que se continúa con la cresta formada por microcúspulas que bordea la corona.

Discusión: Para una revisión minuciosa de la historia taxonómica de esta especie ver Burmeister, 1879; Gervais y Ameghino, 1880; Lydekker, 1885; Ameghino, 1889; Kraglievich, 1926; Rusconi, 1927; 1936; Kraglievich y Ameghino, 1940; Paula Couto, 1943; Berman, 1994. A continuación sólo se comentan las cuestiones más relevantes.

Bravard no publicó la diagnosis del género *Arctotherium* ni la de sus dos especies *Arctotherium latidens* y “*A. angustidens*” pero éstas fueron validadas por Burmeister (1879) y Gervais y Ameghino (1880) respectivamente; estos últimos también validan el género *Arctotherium*. El tipo de *A. latidens* es el resto MACN 43 y el de “*A. angustidens*” los restos BMNH 32915, 32916 y 32971 a 32996.

Un tiempo antes Gervais (1855) había descrito la especie “*U.* *bonariensis* sobre la base de una hemimandíbula (MNHN PAM 264 (ex MNHNP 494)); procedente del Lujanense *s. l.* de Mercedes (provincia de Buenos Aires); pero en 1873 completa la descripción de su especie “*U.* *bonariensis* utilizando una mezcla de materiales de distintos individuos pertenecientes a distintos taxones, entre otros los materiales tipo de *Arctotherium angustidens* Bravard y dientes sueltos que probablemente son los obtenidos del Sr. Seguin por el Muséum National d’ Histoire Naturelle, París. Debido a esto, autores posteriores como Ameghino, Kraglievich, Rusconi, etc. confunden el material tipo de “*Ursus*” *bonariensis* con otros materiales figurados en la obra de Gervais; esto es advertido y aclarado por Kraglievich y Ameghino (1940: 564, 565). Pero los revisores posteriores al trabajo de Kraglievich y Ameghino (1940) (*e.g.* Kurtén, 1967; Berman, 1994) parece que no advirtieron estas cuestiones ya que desde esa época y sin que mediara un reestudio del material tipo, gran parte de los nuevos restos de úrsidos fósiles de gran tamaño que se encontraron en la ciudad y provincia de Buenos Aires, especialmente en las capas de Edad Ensenadense, fueron referidos erróneamente a la especie descrita por Gervais (*e.g.* Burmeister, 1879; Gervais y Ameghino, 1880; Ameghino, 1885, 1889, 1902, 1905, 1906; Lydekker, 1885; Smith Woodward, 1900; Ameghino C., 1916b; Kraglievich, 1926; Matthew, 1929; Rusconi, 1927, 1931, 1936, 1938; Kraglievich y Ameghino, 1940; Paula Couto, 1943, 1960; Pascual *et al.*, 1966; Kurtén, 1967; Perea y Ubilla, 1983; Trajano y Ferrarezzi, 1994; Berman, 1994; Cartelle, 1998; Soibelzon y Bond, 1998; Soibelzon y Soibelzon, 1999). Debido a curiosos avatares la especie de Gervais terminó siendo la más comúnmente usada al referirse a restos de grandes osos del Ensenadense. En esta tesis se considera que *A. bonariense* es un taxón válido (*vide infra*), distinto de la especie *A. latidens* y con registro sólo en el Bonaerense y Lujanense.

En cuanto a las razones que llevaron a los autores del siglo pasado a describir varias especies de osos de gran tamaño, todos provenientes del Ensenadense, se cree que estos autores no tomaron en cuenta el gran dimorfismo sexual en tamaño característico de los Ursidae y la posibilidad de variaciones entre poblaciones locales o separadas en el tiempo (ver Capítulo VI). En este sentido Kraglievich y Ameghino (1940) hacen notar la importancia que debe darse al dimorfismo sexual en tamaño, a la hora de realizar estudios sistemáticos del grupo.

No se han hallado caracteres cualitativos que permitan separar en distintas especies los restos de *A. latidens* estudiados. Las diferencias observadas, como el mayor o menor grado de desarrollo de la cresta sagital, las protuberancias frontales, las “fosas anteorbitarias”, las inserciones musculares sobre el llano occipital, los arcos cigomáticos, como así también las diferencias en el ancho, inclinación y convexidad de la frente, ancho de los caninos, superficie de la abertura nasal, etc., deben atribuirse al gran polimorfismo existente en la especie. Se cree que el polimorfismo observado en *Arctotherium latidens* se debe a la combinación de variación sexual, local e individual dentro de la misma especie.

Nelson y Madsen (1983) describen un nuevo material de *Arctodus simus* de tamaño gigantesco y consideran que no hay diferencias morfológicas extraordinarias, excepto el tamaño, entre el resto que describen y otros ya registrados y opinan que estas diferencias no son suficientes para describir una nueva especie.

Berman (1994) remarca que la gran diversidad taxonómica observada para la Edad Ensenadense probablemente no sea real y las diferencias en tamaño usadas para distinguir algunas de las especies puedan deberse a dimorfismo sexual. De todas maneras el mismo autor reconoce tres especies para el Ensenadense (*vide supra*).

III.7. *Arctotherium bonariense* (Gervais, 1852)

Ursus bonariensis Gervais, 1852, 1: 189; 1855: 7, 8, lám. 4, fig. 1; Kraglievich y Ameghino, 1940: 560, 568 **partim**, 571 **partim**; Kurtén, 1967: 3 **partim**; Mones, 1986: 131.

Ursus bonaerensis (Gervais) Ameghino, 1889: 315, 317.

Ursus (Arctotherium) bonariensis: Gervais, 1873: 17 **partim**, 18 (primer párrafo) **partim**, 18 (último párrafo), 21 **partim**.

Arctotherium bonariense (Gervais) Gervais y Ameghino, 1880: 34 **partim**; Ameghino, 1881: 321; Lydekker, 1885: 157 **partim**; Trajano y Ferrarezzi, 1994: 556, fig. 3; Soibelzon *et al.*, 2001c: 41R.

Arctotherium bonaerensis (Gervais) Ameghino, 1885: 23 **partim**, 24 **partim**.

Arctotherium bonaerense (Gervais) Ameghino, 1889: 67, 317, 318 **partim**.

Arctotherium bonaerense (Gervais) Ameghino, 1889: 66, 938 **partim**; Kraglievich, 1926: 3, 4.

Arctotherium latidens (Bravard) Ameghino, 1889: 315 **partim**; Kraglievich, 1934: 69 **partim**; Kraglievich y Ameghino 1940: 620.

Arctotherium bonaerensis (Gervais) Rusconi, 1932: 7; Berman, 1994: 100 **partim**, 110.

Pararctotherium pamparum crassidens Kraglievich, 1934: 70 **nomen nudum**; Rusconi 1938: 228; Mones, 1986: 131; Berman, 1994: 106.

Pararctotherium enectum Ameghino, 1904c:269 **partim**; Kraglievich, 1934: 69 **partim**.

Arctotherium bonariensis (Gervais) Kraglievich y Ameghino, 1940: 562 **partim**, 564, 567.

Pararctotherium pamparum (Ameghino) Kraglievich y Ameghino 1940: 620.

Arctodus bonariensis (Gervais) Kurtén, 1967: 4 **partim**; Trajano y Ferrarezzi, 1994: 552 **partim**.

Arctodus (Arctotherium) bonariensis (Gervais) Kurtén, 1967: 9 **partim**; Mones, 1986: 130.

Arctodus (Pararctotherium) pamparum (Ameghino) Berman, 1994: 105 **partim**.

Arctodus (Pararctotherium) enectum (Ameghino) Berman, 1994: 104 **partim**, 105 **partim**, 115 **partim**.

Arctodus (Pararctotherium) pamparum crassidens (Kraglievich) Berman, 1994: 108.

Arctodus (Arctotherium) bonaerensis (Gervais) Berman, 1994: 91 **partim**.

Arctotherium (Arctotherium) bonariensis (Gervais) Soibelzon y Bond, 1998: 276 **partim**, 277 **partim**.

Arctodus bonaerense (Gervais) Fariña *et al.*, 1998: table 6b **partim**.

Pararctotherium bonariense; Soibelzon *et al.*, 2000: 79R.

Diagnosis enmendada: borde dorsal del foramen magno continuo, sin escotadura; presencia de dos forámenes anteorbitarios; cresta masetérica rectilínea y perpendicular al eje anteroposterior de la mandíbula, ausencia de cóngulo linguodistal en el P⁴; P⁴ sin protocono; paracono mucho más alto que metacono en el P⁴; diámetro máximo mesiodistal de la corona del M¹ menor que el diámetro máximo bucolingual; parastilo vestigial en el M¹; cúspides del borde lingual del M¹ de tamaño mediano con relación a las del borde labial; contorno del borde lingual del M¹ levemente convexo hacia el lado lingual; parastilo de tamaño pequeño en relación con el tamaño del paracono en el M²; cúspides del borde lingual de M² bien diferenciadas y separadas por valles muy profundos; talón del M² globoso y bien diferenciado respecto del área del triángulo; borde mesiolingual del M² muy engrosado formando un resalto anguloso muy marcado; base de la corona del P₄ de sección subcircular; cúspula distal del P₄ muy pequeña.

Tipo: MNHN PAM 264 (ex MNHNP 494). Tipo de “*Ursus*” *bonariensis* Gervais 1852, individuo adulto, hemimandíbula izquierda incompleta con M_{1y2} y gran parte de la rama ascendente y cóndilo mandibular; procedente de las cercanías de Luján, provincia de Buenos Aires, Pleistoceno Medio a Superior (Fig. III. 12).

Distribución estratigráfica y geográfica del taxón: Bonaerense y Lujanense (Pleistoceno Medio a Holoceno Inferior) de la provincia de Buenos Aires.

Tipos de los sinónimos:

MACN 2668. Sintipo de “*Pararctotherium enectum*” Ameghino 1904c (ver Kraglievich, 1934) individuo juvenil, hemimandíbula izquierda sin cóndilo mandibular, mitad superior de la rama ascendente, incisivos, canino y premolares; M¹ restaurado; procedente de una excavación en la ciudad de Buenos Aires (calles Cangallo y Cerrito); parte basal del horizonte Bonaerense (Pleistoceno Medio) (Ameghino, 1904c) (Fig. III.13 a y b).

MACN 9646. Tipo de “*Pararctotherium pamparum crassidens*” Kraglievich 1934, individuo adulto, hemimandíbula derecha con la porción dorsal de la rama ascendente rota, sin incisivos y P₁₋₃; procedente del río Quequén Salado, provincia de Buenos Aires, Lujanense (Pleistoceno Superior a Holoceno Inferior) (Fig. III.13 c y d).

Hipodigma:

MACN 37. Individuo adulto, hemimandíbula derecha (muy probable que corresponda al mismo individuo que MNHN PAM 264), muy mal restaurada en la región ventral de

la rama horizontal, con M_{1y2} , el M_1 no corresponde a esa hemimandíbula ya que es izquierdo (ver Burmeister, 1864); sin datos de procedencia.

MACN 9645. Varios restos del miembro posterior; procedente del río Quequén Salado, provincia de Buenos Aires; Lujanense. Quizás pertenezca al mismo individuo que MACN 9646.

MACN 9647. Tibia izquierda; procedente del río Quequén Salado, provincia de Buenos Aires; Lujanense. Quizás pertenezca al mismo individuo que MACN 9646.

MACN 18599. Individuo adulto, cráneo fragmentario sin gran parte de los parietales y todo el llano occipital, arco cigomático izquierdo, región ventral posterior a los M^2 . El paladar se encuentra roto en la línea media correspondiente a premaxilares, maxilares; no presenta palatinos y pterigoides. Los I^{1-2} izquierdos C I^2 y P^1 derechos no se han conservado. Faltan los alvéolos para los P^3 de ambos. Mandíbula completa y muy robusta, sólo falta el P_3 derecho. Procedencia geográfica incierta; Lujanense (Pleistoceno Superior a Holoceno Inferior). (Fig. III.14)

MACN 13971. Individuo adulto, hemimandíbula izquierda muy mal preservada sin rama ascendente, sólo se conserva el M_2 pero con la corona muy fragmentada; procedente de la ciudad de Necochea, provincia de Buenos Aires; "Pampeano".

MACN 14614. Individuo adulto senil, tres fragmentos de cráneo con I^{y3} izquierdos, canino superior izquierdo, P^{y4} izquierdos, M^{1-2} izquierdos, I^1 derecho, canino superior derecho, P^4 derecho, M^1 derecho y mandíbula sin porción posterior a M_3 de ambos lados, con ambos caninos, P_1 izquierdo y M_{1-3} de ambos lados; procedente del norte de la laguna de Lobos (Roque Pérez), provincia de Buenos Aires; "Pampeano".

MLP 00-VII-1-1. Individuo adulto, I^3 , P^{3y4} , canino y fragmentos de M^{1-2} todos izquierdos, I^1 , canino, P^3 , I_{1y3} , M_{1y3} derechos; sin datos de procedencia.

MLP 99-X-10-1. Cúbito derecho; procedente de 500 metros al sur de Parque Camet, Mar del Plata, provincia de Buenos Aires; base del Bonaerense.

MMCN 69-6-1. Individuo adulto, cráneo sin región facial, con P^4 , M^{1-2} derechos y M^{1-2} izquierdos, bulas timpánicas rotas, paladar roto; procedente del río Quequén Salado, en cercanías de Oriente, provincia de Buenos Aires; Lujanense.

Col. privada, individuo adulto, hemimandíbula izquierda con canino, P_{2-3} , M_{1-3} ; procedente de Camet Norte, Mar Chiquita; hallado rodado en la playa.

Observaciones y comentarios: La hemimandíbula MACN 37 probablemente pertenezca al mismo individuo que el tipo de "*U. bonariensis*", pero como observara Burmeister (1864) el M_1 que se encuentra implantado en esta hemimandíbula no le corresponde.

Ameghino (1904a, b ,c) funda la especie “*P. enectum*” sobre una mandíbula que en realidad estaba formada por dos hemimandíbulas (MACN 2667 y MACN 2668) pertenecientes a individuos distintos (Kraglievich, 1934) siendo el resto MACN 2667 el tipo de “*P. enectum*” y dejando el resto MACN 2668 como sintipo de la especie. El estudio realizado permitió determinar que no sólo las hemimandíbulas pertenecían a individuos distintos sino también a taxones distintos.

La especie había sido originalmente nominada “*Ursus*” *bonariensis*, pero al reasignarla al género *Arctotherium* debe cambiarse la terminación del epíteto específico quedando *A. bonariense*.

Descripción:

a. Cráneo (Tabla III.a; Fig. III.14)

Los dos cráneos asignados a esta especie se encuentran muy mal preservados; por esta razón, la descripción se circunscribe a los caracteres observables.

En vista lateral el contorno del cráneo es convexo, ya que describe una semiarco entre el extremo anterior de los nasales y el punto de encuentro de la cresta sagital y la lambdoidea. Pero este arco se encuentra interrumpido por delante de los nasales debido a que el plano del hocico se encuentra más verticalizado que en *A. vetustum* (en forma similar a lo observado en *A. latidens*). La frente se encuentra muy volcada hacia atrás, la cresta sagital se encuentra mejor desarrollada en el individuo MACN 18599.

El arco cigomático describe una curva suave, de tal forma que sus bordes superior e inferior son levemente cóncavo el primero y levemente convexo el segundo. Esta especie presenta dos orificios anteorbitarios, a diferencia de lo observado en *A. latidens*.

En vista anterior se observa que la frente es levemente convexa y que el borde interno de las órbitas es redondeado, a diferencia de lo descrito para *A. vetustum* y *A. latidens*. El orificio nasal es subcircular, los nasales son angostos, elongados y sus bordes internos y externos subparalelos.

En vista posterior se observa que el llano occipital presenta la misma morfología descrita para *A. vetustum*. Al igual que en *A. latidens* no existe una escotadura sobre el borde dorsal del foramen magno.

En vista dorsal puede observarse que los arcos cigomáticos se encuentran mucho más pegados al cráneo que en *A. vetustum* y *A. latidens*. La caja craneana es globosa. La cresta sagital no se encuentra muy desarrollada, pero es conspicua. Los procesos postorbitales no son tan conspicuos y sobresalientes como en *A. vetustum* y *A. latidens*.

En vista palatal, se observa que las bulas timpánicas son globosas. La escotadura postpalatina presenta forma de U, ya que sus bordes son paralelos. El margen posterior del paladar se encuentra roto en los dos cráneos conocidos. Las fosas glenoideas son lateralmente angostas pero de superficie amplia. El borde anterior de las fosas es subrecto, mientras que la mitad interna del posterior se encuentra proyectada en dirección ventroanterior. Las apófisis mastoideas son gruesas y cortas; las paraoccipitales se encuentran rotas en los materiales asignados a la especie, pero parecen haber estado poco desarrolladas.

b. Mandíbula (Tabla III.b; Fig. III.13)

En esta especie, la mandíbula es más robusta en *A. vetustum* pero menos en *A. latidens*. El borde ventral de la rama horizontal es muy diferente al de *A. vetustum*, y más semejante al de *A. latidens* (suavemente cóncavo en su tercio mesial, convexo en el tercio medio y nuevamente cóncavo en el tercio distal). La rama vertical es relativamente alta y con el borde mesial rectilíneo. La fosa masetérica es muy profunda y rugosa. No hay indicios de fosa premasetéica más allá de una muy leve depresión en la zona correspondiente a dicha fosa. El cóndilo mandibular es relativamente grande. La cresta masetérica es rectilínea y prácticamente perpendicular al eje anteroposterior de la mandíbula a diferencia de lo observado en *A. vetustum* y *A. latidens*. En algunos individuos puede observarse un acortamiento del borde alveolar, en la zona comprendida entre el borde posterior del canino y el anterior del cuarto premolar, por lo que los tres primeros premolares se implantan en triángulo (*e.g.* MACN 2668). Otros individuos no presentan este acortamiento y los P¹⁻³ se disponen en una hilera mesiodistal (*e.g.* MACN 18599, MACN 13971).

c. Serie dentaria superior:²

Las medidas tomadas sobre los yugales superiores se encuentran en la Tabla III.c. En la Tabla III.e se compara la morfología de los principales dientes yugales superiores de las especies de *Arctotherium* registradas en la Argentina.

Incisivos superiores (I¹⁻³): No es posible realizar la descripción de estos dientes debido a que no se conocen restos fósiles que conserven los incisivos en buen estado. La única observación que puede realizarse es que el tamaño de los incisivos es mayor que los correspondientes de *A. tarijense*.

Canino superior (C¹): La morfología de esta pieza es la misma que fuera descrita para *A. vetustum*.

Primer premolar superior (P¹): La morfología de este diente es muy semejante a la ya descrita para las otras especies. Es para destacar la posición del ápice de la única cúspide, que en esta especie se encuentra cerca del centro de la corona y no desplazada hacia el borde mesial como en las anteriormente descritas.

Segundo premolar superior (P²): Presenta la misma morfología ya descrita para *A. latidens*.

Tercer premolar superior (P³): No es posible describir esta pieza pues ningún resto asignado a esta especie la conserva.

Cuarto premolar superior (P⁴): La morfología general del premolar es semejante a la descrita para *A. vetustum*, se anotan sólo las diferencias observadas. El borde lingual de la corona es redondeado y el paracono es mucho más alto que el metacono como sucede en *A. latidens* (Fig. III.5). Un leve engrosamiento de esmalte se desarrolla sobre el borde labial de la corona a la altura del metacono. Ésta es la única especie en la que no se conoce ningún resto que presente protocono (Tabla III.e).

Primer molar superior (M¹): Existen pocas diferencias con respecto a lo ya descrito para las especies *A. vetustum* y *A. latidens*. Al igual que en *A. latidens*, el

² Debido a la escasez de restos fósiles conocidos, no es posible apreciar la diversidad morfológica intraespecífica que pudieran presentar las distintas piezas dentarias superiores.

lóbulo labial correspondiente al metacono es más sobresaliente que el correspondiente al metacono en vista oclusal y la forma de la corona es subrectangular (donde el diámetro mesiodistal es el mayor) (Fig. III.5). En la misma vista se observa que el borde lingual es levemente convexo hacia el lado lingual. El parastilo es algo más conspicuo que en *A. latidens*.

Las cúspides linguales principales (protocono e hipocono) se encuentran mejor diferenciadas y son más altas que en *A. vetustum*. La cúspula mesial al protocono se encuentra muy bien diferenciada y netamente separada del protocono, y es relativamente grande a diferencia de lo observado en las otras especies ya descritas (Tabla III.e).

Segundo molar superior (M²): El único M² conocido de esta especie se encuentra muy desgastado (Fig. III.5) y por esta razón no es posible realizar una descripción y comparación detallada de la morfología del molar.

En vista oclusal el borde mesial es redondeado como en *A. latidens*, el ángulo mesiolingual presenta un resalto anguloso marcado, pero no tan fuerte como en *A. vetustum*. El lóbulo labial, correspondiente al metacono, se encuentra mucho menos desarrollado que en *A. vetustum* y *A. latidens*. El parastilo es muy pequeño en comparación con el tamaño del paracono. Como en *A. latidens* se desarrollan dos o más cúspulas alineadas, conformando una cresta alta entre el protocono y el metacono, que cierran el canal longitudinal y separan netamente el triángulo del talón

El talónido ocupa cerca del 49% de la longitud mesiodistal del molar. No se observan engrosamientos del esmalte sobre el borde de la corona (Tabla III.e).

d. Serie dentaria inferior (Fig. III.5).

Las medidas tomadas sobre los yugales inferiores se encuentran en la Tabla III.f. En la Tabla III.h se compara la morfología de las principales piezas yugales inferiores.

Incisivos inferiores (I_{1,3}): No es posible realizar la descripción de estos dientes debido a que no se conocen restos fósiles que conserven los incisivos en buen estado.

Canino inferior (C₁): El canino inferior es de menor tamaño que el superior, pero de morfología muy similar. La corona se encuentra incurvada labiodistalmente. Desde el ápice, descienden tres aristas de esmalte, una por la cara lingual, otra por la distal y la última y la más conspicua por el límite entre la cara labial y mesial.

Primer premolar inferior (P₁): Esta pieza es muy similar a la de *A. vetustum*; la cúspide está bien desarrollada y se encuentra atravesada mesiodistalmente por una arista de esmalte.

Segundo premolar inferior (P₂): Esta pieza es muy similar a las descritas para las otras especies; es notable que en algunos ejemplares el borde lingual es recto y en otros redondeado.

Tercer premolar inferior (P₃): Posee la misma morfología que el segundo, pero la cúspide es más alta.

Cuarto premolar inferior (P₄): El contorno de la corona es subcircular, el protocónido es bajo y globoso y la cúspula distal es muy pequeña, apenas diferenciable de la arista de esmalte sobre la que se desarrolla (Fig. III.5).

Primer molar inferior (M₁): El hipocónido posee dos ápices como en *A. vetustum*, el mesial es de mayor tamaño que el distal. La cúspulas internas al hipocónido se hallan fusionadas en una sola que posee un ápice bien definido (Fig. III.5).

El entocónido, ubicado sobre el borde lingual, se halla formado por dos cúspides separadas por un surco relativamente profundo. Las dos cúspides son bajas y de aspecto globoso, la mesial es de mayor tamaño que la distal.

El borde distal de la corona se encuentra cerrado por una cresta de esmalte compuesta por numerosas microcúspulas.

Segundo molar inferior (M₂): La diferencia en el ancho entre el trigónido y el talónido, es mayor que en las otras especies de *Arctotherium*. Lo que le confiere a la corona, en vista oclusal, un aspecto algo diferente al de las otras especies (Fig. III.5). Al menos en un ejemplar (MACN 2668) no se desarrolla la constricción del borde labial de la corona.

El hipocónido se encuentra elongado y posee dos ápices separados por una delicada línea transversal. La cúspula interna al hipocónido posee un ápice bien definido.

El borde lingual está ocupado por el entocónido, desdoblado en tres cúspides, bajas y algo comprimidas, pero bien individualizables. Estas cúspides disminuyen en tamaño de adelante hacia atrás.

Tercer molar inferior (M₃): La corona es subcircular. El estrechamiento que marca el límite talónido-trigónido, no es tan evidente como en *A. latidens*; puede observarse una cúspide relativamente baja y cónica por delante del estrechamiento correspondiente al protocónido y otra por detrás, más baja, homologable al hipocónido (Fig. III.5). Se observa una hilera de cúspulas que corre desde el límite entre el protocónido e hipocónido, en diagonal sobre la superficie oclusal, hasta el borde mesiodistal de la corona.

Discusión: El tipo de “*Ursus*” *bonariensis* Gervais, 1852 es una hemimandíbula incompleta (MNHN PAM 264) proveniente de las cercanías de la ciudad de Luján; se encuentra depositado en Museo Nacional de Historia Natural de París. La procedencia estratigráfica es incierta; si bien ha sido considerada Ensenadense (Berman 1994), no existe evidencia al respecto. Gervais (1855) refiere que la hemimandíbula fue hallada junto a restos de *Toxodon platensis*, *Mastodon humboldtti* y *Gliptodon* sp. La presencia de estos taxones y el hecho de que el resto de los materiales que forman la colección a la que pertenece el tipo fueron colectados en sedimentos lujanenses *s. l.* (Bonaerense y Lujanense) permite inferir que este resto proviene también del Lujanense *s. l.*

El estudio del material tipo reveló que “*U.*” *bonariensis* es una especie distinta de *A. latidens* (y de las anteriormente descriptas para el Ensenadense y cuyos nombres son aquí sinonimizados con *A. latidens*). Las consecuencias taxonómicas de esto último, son sumamente trascendentes ya que los numerosos materiales de gigantescos Ursidae provenientes de capas del Ensenadense cuspidal de los alrededores de la ciudad de Buenos Aires, Mar del Plata y del puerto de la Ensenada, en La Plata (provincia de Buenos Aires) fueron tratados por numerosos autores como *Arctotherium bonariensis* (ver discusión de *A. latidens*). Kraglievich (1926: 6) escribió “Lo cierto es que tanto

Gervais, como Burmeister, Ameghino, Lydekker, Winge y otros autores han confundido bajo el nombre específico *bonariensis* restos provenientes de varias especies y quizás de géneros distintos”.

A este taxón se asignan el tipo de “*Pararctotherium pamparum crassidens*” (MACN 9646) y el sintipo de “*Pararctotherium enectum*” (MACN 2668), constituidos ambos por hemimandíbulas y, entre otros materiales inéditos, un cráneo asociado a una mandíbula (MACN 18599) y un cráneo procedente del río Quequén Salado (MMCN 69-6-1). El hallazgo del individuo 18599 en las colecciones del MACN permitió por primera vez conocer el cráneo de *A. bonariense* y, a su vez, asignar el cráneo MMCN 69-6-1 a esta especie.

Ameghino (1904c) describe un nuevo género y especie “*Pararctotherium enectum*” sobre la base de una mandíbula (MACN 2667), pero las ramas mandibulares que Ameghino atribuye a un mismo individuo (MACN 2667 tipo de “*P. enectum*” y MACN 2668 sintipo de “*P. enectum*”) pertenecen a distintos individuos (Kraglievich, 1934). Berman (1994) sostiene que el resto MACN 2668 proviene de sedimentos de Edad Ensenadense; al respecto cabe aclarar que no hay ninguna evidencia que sostenga esta afirmación, ya que el mismo Ameghino (1904c) expresa que el resto “proviene de la parte basal del horizonte Bonaerense”.

La mayor parte de los registros del taxón corresponden a mandíbulas aisladas. El resto MACN 9646 se refiere provisoriamente a esta especie, ya que la forma de la corona del M₂ es muy particular y distinta a la del resto de las formas conocidas, al respecto se cree que esta morfología particular se debe sólo a variación individual.

III.8. *Arctotherium tarijense* Ameghino, 1902

Arctotherium tarijense Ameghino, 1902: 227, 231, lám. I, fig. 1 a, b; Boule, 1920: 231, 232; Kraglievich, 1926: 16; Paula Couto, 1943: 110; 1960: 10; Hoffstetter, 1963: 198; Mones, 1986: 131; Soibelzon *et al.*, 2001c: 41R.

Pararctotherium enectum Ameghino, 1904a: 61-62, figs. 55, 56; 1904b: fig. 25 a, b; 1904c: 269 **partim**; 1906: fig. 264 A, B; Kraglievich, 1926: 6; 1934:69 **partim**; Rusconi, 1932: 7; 1938: 228; Kraglievich y Ameghino, 1940: 591; Paula Couto, 1960: 6, 7, 11; Mones, 1986: 131; Berman, 1994: 107.

Pararctotherium pamparum Ameghino, 1904c: 270 **partim**; Kraglievich, 1926: 6, 12, 13, lám. fig. A; 1934: 68, 70; Rusconi, 1938: 228, 230; Kraglievich y Ameghino 1940: 569, 581, 583, 591, 592, 597-599; Kraglievich y Olazábal, 1959, 17, fig. 3C, 7A, 10D; Paula Couto, 1943: 111, 112; 1960:6, 7, 12; Perea y Ubilla, 1983: 88; Mones, 1986: 131; Berman, 1994: 107, Soibelzon *et al.* 1999: 384.

Arctotherium tarijensis (Ameghino) Rusconi, 1932: 7.

Pararctotherium tarijensis (Ameghino) Rusconi 1932: 7.

Pararctotherium enectum (Ameghino) Kraglievich, 1934: 68-70.

Proarctotherium tarijense (Ameghino) Kraglievich y Ameghino, 1940: 592; Paula Couto, 1943: 110.

Arctodus (Arctotherium) pamparus (Ameghino) Kurtén, 1967: 10; fig. 2c, 13c, 14b; Berta y Marshall, 1978: 13.

Arctodus pamparus (Ameghino) Kurtén, 1967: 4, 11, 14, 15, 19, 23, 26; Perea y Ubilla, 1983: 90; Trajano y Ferrarezzi, 1994: 552.

Arctodus (Pararctotherium) enectum (Ameghino) Berman, 1994: 104 **partim**, 105 **partim**, 115 **partim**; Soibelzon y Bond, 1998: 276.

Arctodus (Pararctotherium) pamparum (Ameghino) Berman, 1994: 105 **partim**, 107, 111, 115; Soibelzon y Bond, 1998: 276.

Arctodus (Arctotherium) bonaerensis (Gervais) Berman, 1994: 92 **partim**.

Pararctotherium pamparum crassidens (Kraglievich) Kraglievich 1934: 69; Berman, 1994: 106.

Arctodus enectum (Ameghino) Trajano y Ferrarezzi, 1994: 552.

Arctotherium pamparum Trajano y Ferrarezzi, 1994: 553, 555, 556, 558, 559, 560, figs. 3, 4, 5; Cartelle, 1998: 172, 174, 180.

Arctotherium enectum (Ameghino) Trajano y Ferrarezzi, 1994: 555, 558; Cartelle, 1998: 173.

Arctotherium (Pararctotherium) enectum (Ameghino) Trajano y Ferrarezzi, 1994: 560; Soibelzon y Bond, 1998: 277.

Arctotherium (Pararctotherium) pamparum (Ameghino) Trajano y Ferrarezzi, 1994: 560; Soibelzon y Bond, 1998: 277.

Arctodus sp.; Fariña *et. al.*, 1998: 102, 104 table 7 **nec** Leidy 1854.

Arctodus bonaerense; Fariña *et al.*, 1998: table 6b **partim**.

Arctotherium (Pararctotherium) sp. Prevosti *et al.*, 2001:15R.

Diagnosis: presencia de dos forámenes anteorbitarios; borde dorsal del foramen magno continuo, sin escotadura; cresta masetérica rectilínea y perpendicular al eje mesiodistal de la mandíbula; lóbulo distal del I¹ bien desarrollado; presencia de un abultamiento en el esmalte sobre el surco que separa los lóbulos mesial y distal del I¹; lóbulo distal del I² pequeño; presencia de un abultamiento en el esmalte sobre el surco que separa los lóbulos mesial y distal del I²; lóbulo mesial del I³ bien desarrollado; ausencia de cingulo linguodistal en el P⁴; paracono mucho más alto que metacono en el P⁴; diámetro máximo mesiodistal de la corona del M¹ menor que el diámetro máximo bucolingual; parastilo vestigial en el M¹; cúspides del borde lingual del M¹ de tamaño mediano con relación a las del borde labial; contorno del borde lingual del M¹ levemente convexo hacia el lado lingual; parastilo de tamaño pequeño en relación con el tamaño del paracono en el M²; cúspides del borde lingual de M² bien diferenciadas y separadas por valles muy profundos; talón del M² globoso y bien diferenciado respecto del área del trígono; borde mesiolingual del M² muy engrosado formando un resalto anguloso muy marcado; cúspula distal del P₄ relativamente grande; entocónido del M₂ formado por dos cúspides.

Tipo: MACN 1458. Tipo de *Arctotherium tarijense* Ameghino 1902, individuo adulto, fragmento de hemimandíbula izquierda con M_{1y2}; procedente del Valle de Tarija, Bolivia; Pleistoceno (Fig. III.15).

Distribución estratigráfica y geográfica del taxón: Bonaerense y Lujanense

(Pleistoceno Medio a Holoceno Inferior). A esta especie corresponden los registros más modernos para el cono sur de América del Sur (*vide infra*). El tipo proviene del valle de Tarija, Bolivia; en Argentina la especie se ha registrado en la provincia de Buenos Aires y Santa Fe, también se registra en Uruguay y Chile.

Tipos de los sinónimos:

MACN 2667. Tipo de *Pararctotherium enectum* Ameghino 1904a, individuo juvenil, hemimandíbula derecha muy reconstruida en su cara externa y la mitad ventral, sin cóndilo mandibular, canino y P₁₋₃; procedente de la ciudad de Buenos Aires; parte basal del horizonte Bonaerense (Pleistoceno Medio) (Ameghino, 1904c). (Fig. III.16)

MACN 971. Tipo de *Pararctotherium pamparum* Ameghino 1904c, individuo adulto joven, cráneo completo sin P¹⁻³ derechos y P¹ izquierdo; procedente de la ciudad de Mercedes, provincia de Buenos Aires; parte superior del piso Bonaerense (Pleistoceno Medio) (Ameghino, 1904c). Descripto en Ameghino (1904c) y en Kraglievich y Ameghino (1940: 592-602) (Fig. III.17).

Hipodigma :

MACN 8581. Fémur y tibia asociado a MACN 8582; procedente de Las Rosas, FCS, canal de desagüe n° 9, km 150, profundidad 1-4,5 metros, provincia de Buenos Aires; “Pampeano” Superior, Bonaerense?

MACN 8582. Individuo muy joven, varios fragmentos de cráneo con DI², DC, DP^{3y4}, I^{1y2} izquierdos y dos fragmentos de mandíbula con dP₄, I₁₋₃, C, P_{1y4}, M_{1y2} izquierdos; procedente de Las Rosas, FCS, canal de desagüe n° 9, km 150, profundidad 1-4,5 metros, provincia de Buenos Aires; “Pampeano” Superior, Bonaerense? Parcialmente descripto en Kraglievich (1934), descriptos en Soibelzon y Carlini (MS).

MACN 2180. Canino inferior izquierdo; procedente de Luján, Provincia de Buenos Aires, Fm. Luján, Lujanense (Pleistoceno Superior a Holoceno Inferior).

MCA 1087. Individuo adulto de tamaño pequeño, hemimandíbula derecha sin porción superior de rama ascendente y porción anterior al M₂ de la rama horizontal, cóndilo mandibular roto, con M_{2y3} muy desgastados; procedente del río Salto en la Localidad de Salto, provincia de Buenos Aires; Bonaerense (Pleistoceno Medio).

MCN 58. Individuo adulto joven, cráneo sin arcos cigomáticos, paladar y premaxilares, del lado izquierdo, falta la parte anterior del frontal y todo el maxilar, sólo presenta el P⁴ y los M¹⁻² derechos con las coronas rotas. Sin procedencia geográfica explícita, se cree que puede provenir de los alrededores de San Nicolás, Buenos Aires; Pleistoceno Medio a Holoceno Inferior.

MLP 10-71. Individuo juvenil, fragmento de hemimandíbula derecha sin rama ascendente, con fragmento posterior de M₁ y anterior de M₂; M₃ completo; procedente del río Arrecifes, provincia de Buenos Aires; Bonaerense (Pleistoceno Medio). Descripta en Kraglievich y Ameghino (1940: 612).

MLP 83-I-15-6 al 11. Individuo juvenil, con M₁ izquierdo, P₄ derecho, P⁴ derecho e izquierdo, I_{1y3} y premolar; procedencia incierta; “Pampeano” (Pleistoceno).

MLP 34-VIII-1-1. Individuo adulto, fragmento de hemimandíbula izquierda, fragmento de maxilar, fragmento de hueso largo, de raíz de canino superior, P⁴ izquierdo, M² izquierdo y P_{1,3y4} izquierdos; procedente de Grütly, provincia de Santa Fé; Bonaerense.

MLP 92-XI-28-1. Individuo muy joven, dP⁴; procedente de Camet Norte (37° 49' 42" S y 57° 29' 28" O), Mar Chiquita, provincia de Buenos Aires; Lujanense superior.

MLP 92-XI-27-1. Individuo muy joven, dP⁴; procedente de Centinela del Mar (38° 26' 483 S y 58° 13' 334 O), Gral. Alvarado, provincia de Buenos Aires; eólico superior (nivel 5) base del Lujanense.

MHJ 544. Individuo adulto joven, cráneo sin arco cigomático izquierdo, bulla timpánica izquierda, incisivos, P¹⁻³ de ambos lados; procedente del canal aliviador del río Salado, a unos 6 km al SO de Junín, provincia de Buenos Aires. Colectado en sedimentos areno-limosos referibles al Lujanense.

MMMP 1441. Individuo adulto, fragmento de maxilar derecho con canino, P¹⁻⁴ y M¹, hemimandíbula derecha, sin rama ascendente, sin P₂₋₃; procedente de la Ciudad de Mar del Plata (excavación en la calle Hara), provincia de Buenos Aires; “Lobería Superior” (Lujanense Superior).

GALY s/n. Individuo adulto, cráneo, mandíbula, atlas, axis y otras vértebras cervicales. El cráneo presenta la arcada cigomática izquierda, la región posterior del paladar y la fosa mesopterigoidea incompletas, falta el I¹ der. y los P¹⁻³ de ambos lados, I₁₋₃ derechos, P₄ y M₁ izq. y P₁₋₃ der.; P₁₋₃ muy deteriorados. Procedente del margen derecho del arroyo Gutiérrez, Dpto. de Río Negro, República Oriental del Uruguay; Fm. Dolores, Lujanense (según Ubilla y Perea (1999) la antigüedad de los sedimentos portadores sería 11.650 ± 130 años AP). Descripto en Perea y Ubilla (1983).

UMAG 53643. individuo juvenil, I²; procedente de la cueva de los Chingues (Parque Nacional Pali Aike 52° 05' 37" S / 69° 44' 31" W, Magallanes, Chile). Este material fue hallado en la grilla 3D a unos 90–95 cm de profundidad, Lujanense superior ≈ 11.210 ± 50 años C 14 AP (13.410-13.010 años cal. AP). Descripto en Prevosti *et al.* (MS).

Observaciones y comentarios: El tipo de “*P. pamparum*” como fuera definido por Ameghino (1904c) es heterogéneo, ya que estaba formado por el cráneo MACN 971 y la mandíbula MACN 1201 que no sólo no pertenece al mismo individuo que el cráneo (ver Kraglievich, 1928) sino que no pertenece al mismo taxón. Lo mismo sucede con el tipo de “*P. enectum*” ya que Ameghino (1904c) lo forma con dos hemimandíbulas MACN 2667 y MACN 2668 que no pertenecen al mismo individuo (ver Kraglievich, 1934) ni al mismo taxón. El registro de *A. tarijense* (UMAG 53643) en el sur de Chile constituye el registro más austral de un Ursidae en el mundo (Prevosti *et al.* MS). A este taxón corresponden los únicos dientes de leche conocidos para los Tremarctinae.

Descripción: Para describir la especie se han usado distintos materiales, ya que el tipo MACN 1458 no posee cráneo asociado y los dos molares inferiores que presenta la hemimandíbula se encuentran muy desgastados.

a. Cráneo (Tabla III.a; Fig. III.17)

En vista lateral el contorno del cráneo es convexo, ya que describe una semiarco entre el extremo anterior de los nasales y el punto de encuentro de la cresta sagital y la lambdoidea. Pero este arco se encuentra interrumpido por delante de los nasales debido a que el plano del hocico se encuentra más verticalizado que en *A. vetustum* (en forma similar a lo observado en *A. latidens*). La frente se encuentra muy volcada hacia atrás, la cresta sagital no está muy desarrollada.

El arco cigomático describe una curva suave, de tal forma que sus bordes superior e inferior son levemente cóncavo el primero y levemente convexo el segundo. Esta especie presenta dos orificios anteorbitarios, a diferencia de lo observado en *A. latidens*.

En vista anterior se observa que la frente es marcadamente convexa y que el borde interno de las órbitas es redondeado, a diferencia de lo descrito para *A. vetustum* y *A. latidens*. El orificio nasal es subcircular; los nasales son angostos, elongados y sus bordes internos y externos subparalelos.

En vista posterior se observa que el llano occipital presenta la misma morfología descrita para *A. vetustum*. Al igual que en *A. latidens* y *A. bonariense* no existe una escotadura sobre el borde dorsal del foramen magno.

En vista dorsal puede observarse que los arcos cigomáticos se encuentran mucho más pegados al cráneo que en *A. vetustum* y *A. latidens*. La caja craneana es globosa. La cresta sagital no está muy desarrollada, pero es conspicua. Los procesos postorbitales no son tan conspicuos y sobresalientes como en *A. vetustum* y *A. latidens*.

En vista palatal, se observa que las bulas timpánicas son globosas. La escotadura postpalatina presenta forma de U, ya que sus bordes son paralelos. El margen posterior del paladar se encuentra muy cerca del borde posterior de los M² como en *A. vetustum*. Las fosas glenoideas son lateralmente angostas pero de superficie amplia. El borde anterior de las fosas es subrecto, mientras que la mitad interna del posterior se encuentra proyectada en dirección ventroanterior. Las apófisis mastoideas son gruesas y cortas; las paraoccipitales se encuentran rotas en los materiales asignados a la especie, pero parecen no haber estado muy desarrolladas.

b. Mandíbula (Tabla III.b; Fig. III.15, III.16)

En esta especie, la mandíbula es mucho más grácil que en las otras especies descritas. El borde ventral de la rama horizontal es muy diferente al de *A. vetustum*, y más semejante al de *A. latidens* y *A. bonariense* (suavemente cóncavo en su tercio mesial, convexo en el tercio medio y nuevamente cóncavo en el tercio distal); algunos individuos presentan el contorno del borde ventral de la mandíbula algo convexo. La rama vertical es relativamente alta y con el borde mesial rectilíneo. La fosa masetérica no es muy profunda. No hay indicios de fosa premasetéica más allá de una muy leve depresión en la zona correspondiente a dicha fosa. La cresta masetérica es rectilínea y prácticamente perpendicular al eje anteroposterior de la mandíbula como en *A. bonariense* y a diferencia de lo observado en *A. vetustum* y *A. latidens*. En esta especie el borde alveolar siempre se encuentra acortado en la zona comprendida entre el borde posterior del canino y el anterior del cuarto premolar, por lo que los tres primeros premolares se implantan invariablemente en triángulo.

A continuación se describe la hemimandíbula izquierda de un individuo juvenil (MACN 8582, Fig. III.18 AC) que sólo presenta gran parte de la rama horizontal, sin el cóndilo articular y la rama ascendente. En el extremo mesiolabial se distinguen tres alvéolos correspondientes a los incisivos de leche. El alvéolo para el dI_2 se encuentra muy cercano al del dI_1 y ubicado en posición distal respecto a éste; ambos son de tamaño semejante. El alvéolo para el dI_3 es de mayor tamaño que los otros dos y está ubicado al mismo nivel que el dI_2 pero en posición más distal. Bajo esta zona, dentro de la rama mandibular se encuentran los tres incisivos definitivos. Externamente sólo puede observarse el extremo apical del I_1 e I_3 . El I_2 se observa sólo en la radiografía (Fig. III.18 BC) y parece estar ubicado en posición distal al I_1 y por debajo de éste. La corona del I_1 se encuentra en un estado más avanzado de maduración, en las radiografías se observa que el esmalte está más mineralizado que en el I_2 e I_3 .

Sobre el borde alveolar se distingue un alvéolo correspondiente al dP_1 . Detrás de este, puede observarse un alvéolo para el dP_2 , seguido por dos alvéolos correspondientes al dP_3 y por último el dP_4 implantado. Por debajo de los alvéolos correspondientes al dP_2 se encuentra el P_1 , con una gran porción del ápice bien mineralizada. El P_4 se observa, sólo en la radiografía (Fig. III.18 BC), entre las dos raíces del dP_4 , se encuentra en un estado anterior del desarrollo respecto del P_1 . En posición labial a los alvéolos correspondientes al dP_1 y al dP_2 se encuentra un alvéolo, de gran tamaño,

correspondiente al canino inferior de leche. Bajo este alvéolo se observa en las radiografías el canino definitivo (Fig. III.18 BC).

Por detrás del dP₄ se observa, sobre el borde alveolar, la incipiente formación del alvéolo correspondiente al m1, toda esta zona y la posterior se encuentra muy rota no pudiendo inferirse la existencia o no de alvéolos para el M₂ y el M₃. Bajo esta zona se encontraban el M₁ y M₂ (Fig. III.18 DG), que fueron removidos de la mandíbula y montados por separado durante la primera preparación. En el m1 se encuentran ya bien formadas todas las cúspides del molar, pero el esmalte se encuentra bien mineralizado sólo en el paracónido, protocónido e hipocónido, mientras que el entocónido, el piso del talónido, el borde posterior del molar y todo el borde inferior del se encuentran en un estado temprano de desarrollo. Todo el M₂ muestra un estado mucho más temprano de desarrollo que el M₁. El protocónido y metacónido son las cúspides más desarrolladas y el hipocónido la menos desarrollada en concordancia con lo descrito por Tonge (1976) en el ser humano. Todo el piso del molar y los bordes anterior y posterior muestran un estado primitivo de desarrollo. Sobre el borde lingual del talónido se distinguen las dos cúspides correspondientes al entocónido.

c. Serie dentaria superior

Las medidas tomadas sobre los yugales superiores se encuentran en la Tabla III.c. En la Tabla III.d se compara la morfología de los I¹⁻³ de las distintas especies. En la Tabla III.e se compara la morfología de los principales dientes yugales superiores de las especies de *Arctotherium* registradas en la Argentina.

Primer incisivo superior (I¹): La cara labial está dividida por un surco poco profundo que la recorre por el centro a igual distancia del borde mesial que del distal como en *A. latidens*. En esta especie los lóbulos mesial y distal presentan casi el mismo tamaño, aunque el mesial se encuentra algo más desarrollado.

Segundo incisivo superior (I²): La morfología general es muy similar a la del I¹. La diferencia más notable entre las dos piezas es que el lóbulo distal es considerablemente más pequeño que el mesial.

Tercer incisivo superior (I³): La morfología de esta pieza es la misma que fuera descrita para *A. latidens*.

Canino superior (C¹): La morfología de esta pieza es la misma que fuera descrita para *A. vetustum*.

(P¹⁻²): No es posible realizar la descripción de estas piezas pues ningún resto la conserva.

Tercer premolar superior (P³): Es muy similar al de *A. bonariense*.

Cuarto premolar superior (P⁴): La morfología general de la corona es muy semejante a la descrita para *A. vetustum*, sólo se consignan las diferencias observadas. En esta especie se ha encontrado el mayor número de pequeñas variaciones morfológicas individuales.

Al igual que en *A. latidens* y *A. bonariense*, el paracono es mucho más alto que el metacono y el borde lingual de la corona es más o menos redondeado variando en los distintos ejemplares estudiados (Fig. III.5). El plano que forman las caras linguales de estas cúspides es subvertical como en *A. latidens*.

El protocono puede estar presente (*e. g.* GALY s/n, MHJ 544) o ausente (*e. g.* MACN 971, MMP 1441). Al respecto es interesante señalar que en los individuos que presentan protocono, éste se desarrolla sólo en el P⁴ izquierdo o en el derecho y nunca en ambos (al menos en los restos conocidos). Cuando está presente, el protocono es siempre de tamaño muy pequeño y de ápice romo al igual que en *A. vetustum*. La mayoría de los dientes estudiados presentan un leve engrosamiento de esmalte que recorre todo el perímetro del diente a la altura del borde de la corona (Tabla III.e).

Primer molar superior (M¹): En vista oclusal la forma de la corona es subrectangular donde el diámetro mesiodistal es el mayor como en *A. latidens* (Fig. III.5); los lóbulos labiales correspondientes al paracono y metacono son subiguales como en *A. vetustum* y el borde lingual de la corona es menos curvo que en *A. bonariense* debido a la presencia de un resalto anguloso en la esquina mesiolingual de la corona. Las cúspides linguales principales (protocono e hipocono) se encuentran mejor diferenciadas y son más altas que en *A. vetustum*. La cúspula mesial al protocono se encuentra muy bien diferenciada y netamente separada del protocono, como en *A. bonariense*. El parastilo es de tamaño variable (Tabla III.e).

Segundo molar superior (M²): En vista oclusal se observa que el borde lingual de la corona es subrectilíneo como en *A. bonariense* (Fig. III.5), el ángulo mesiolingual presenta un resalto anguloso marcado, pero no tan fuerte como en *A. vetustum*. El grado de desarrollo del lóbulo labial correspondiente al metacono varía de individuo a individuo. El parastilo es muy pequeño en comparación con el tamaño del paracono.

Las cúspides linguales del trígono forman una cresta más alta que en *A. vetustum*, pero no se encuentran tan diferenciadas como en *A. latidens*. Como en *A. latidens* y *A. bonariense* se desarrollan dos o más cúspulas alineadas conformando una cresta alta entre el protocono y el metacono, que cierran el canal longitudinal y separan netamente el trígono del talón

El hipocono se encuentra desdoblado en dos cúspides alineadas de las cuales la mesial es más grande que la distal; de todas formas la diferencia de tamaño no es tan grande como en *A. latidens*.

En algunos ejemplares se observan engrosamientos del esmalte del borde labial de la corona (Tabla III.e).

d. Serie dentaria inferior:

Las medidas tomadas sobre los yugales inferiores se encuentran en la Tabla III.f. En la Tabla III.h se compara la morfología de las principales piezas yugales inferiores.

Incisivos inferiores (I₁₋₃): No es posible realizar la descripción de estos dientes debido a que no se conocen restos fósiles que conserven los incisivos en buen estado.

Canino inferior (C₁): Más allá del tamaño relativamente menor, la morfología de esta pieza no presenta diferencias respecto a la de *A. bonariense*.

Tres primeros premolares inferiores (P₁₋₃): No es posible realizar la descripción de estas piezas ya que en el único individuo que las conserva (GALY s/n) se encuentran muy deterioradas.

Cuarto premolar inferior (P₄): La morfología del diente recuerda a la de *A. latidens*. El contorno de la corona es elipsoidal ancho, el protocónido, en la mayoría de

los casos, es esbelto y relativamente alto, en otros es globoso. La cúspula distal está siempre bien desarrollada. En algunos individuos se observan dentículos sobre la arista que desciende por la cara mesial del protocónido (*e. g.* MACN 2667). Frecuentemente este premolar se implanta girado con el eje anteroposterior orientado en sentido mesiolingual a distolabial (Fig. III.5).

Primer molar inferior (M₁): Se observa la presencia de una cúspula sobre el canal que separa al paracónido del protocónido como en *A. latidens*.

El entocónido se encuentra formado por dos cúspides de las cuales la mesial es de mayor tamaño que la distal (Fig. III.5). El hipocónido posee dos ápices como en *A. vetustum* y *A. bonariense*. Al igual que en *A. bonariense* se observa una sola cúspide bien definida sobre el borde interno del hipocónido.

Segundo molar inferior (M₂): El hipocónido es cónico, relativamente alto y posee un sólo ápice. La cúspula interna al hipocónido se encuentra bien definida como en *A. bonariense*. El entocónido se encuentra formado por dos cúspides a diferencia de lo observado en *A. vetustum*, *A. latidens* y *A. bonariense* (Fig. III.5).

Tercer molar inferior (M₃): La corona es subcircular en la mayoría de los ejemplares (Fig. III.5), pero existen algunos restos con morfologías subelipsoidales (*e. g.* MMMP 1441).

El estrechamiento sobre el borde labial que separa trigónido de talónido es menos evidente que en *A. latidens* y algo más conspicuo que en *A. bonariense*. El protocónido es relativamente alto, el hipocónido es más bajo y ambas cúspides son cónicas.

Al igual que en *A. bonariense*, una hilera de cúpulas corre desde el límite entre el protocónido e hipocónido, en diagonal sobre la superficie oclusal, hasta el borde mesiodistal de la corona.

e. Dentición decidua

Se han realizado gran cantidad de estudios sobre la dentición decidua de los ursinos (Ursidae: Ursinae) como *Ursus arctos* y *U. spelaeus* (ver Koby, 1952;

Radulescu y Samson, 1959; Terzea, 1969; Torres, 1988), pero no existe información al respecto para los tremarctinos.

En la Tabla III.i se encuentran las medidas tomadas sobre las piezas de leche abajo descritas.

Segundo incisivo superior de leche (DI²): Visto por la cara labial el borde superior de la corona es redondeado, los bordes mesial y distal convergen hacia la base de la corona (Fig. III.19 AC). Visto por la cara oclusal el diente posee sección subtriangular. El borde lingual se halla recorrido en sentido mesiodistal por una cresta de esmalte, sobre la parte media de esta cresta se desarrolla una cúspide relativamente baja. La corona se encuentra inclinada y levemente rotada en sentido mesial y palatal.

La raíz es comprimida en sentido mesiodistal mostrando al igual que la corona una sección subtriangular. La morfología del diente es muy diferente a la del diente correspondiente de la dentición definitiva.

Canino superior de leche (DC): La corona se encuentra curvada hacia atrás y el ápice se dirige en sentido distolabial (Fig. III.19 DE). La corona y la raíz se encuentran comprimidas en sentido mesiodistal. La cara lingual está recorrida por una fina arista de esmalte que desciende desde el cuello hasta el ápice de la corona. La cara distal es cónica, la mesial es levemente aplanada. En la cara mesial el borde de la corona desciende abruptamente y luego asciende produciendo una escotadura en forma de V. En el punto más bajo de la escotadura se desarrolla una protuberancia de la que parten oblicuamente dos crestas de esmalte, una desciende hacia el ápice de la corona y otra se eleva recorriendo el cuello del diente. La raíz es comprimida en sentido mesiodistal. El ejemplar MACN 6132 (Fig. III.19 F-G) perteneciente a *Arctotherium latidens* es morfológicamente semejante al de *A. tarijense* pero más robusto y la arista que recorre la cara lingual es mucho menos importante que en la otra especie. También muestra más desgaste en el ápice de la corona y en la protuberancia mesial, esta última producida por el roce con el canino inferior.

Tercer premolar superior de leche (DP³): La corona es lateralmente comprimida y alargada en sentido mesiodistal (Fig. III.19 H-I); se implanta rotada en

sentido mesiolingual. Presenta dos cúspides alineadas bien definidas, la mesial (paracono?) es de mucho más alta y de base más ancha que la distal (metacono?). Una arista de esmalte recorre ambas cúspides en sentido mesiodistal; en la base de la corona, sobre el borde mesial de la cúspide anterior, la arista se hace más espesa diferenciándose una pequeña cúspula.

Presenta dos raíces de las cuales la mesial es mucho más delgada.

Cuarto premolar superior de leche (DP⁴): La corona es levemente más ancha que larga en el ejemplar MACN 8582, pero en los ejemplares MLP 92-XI-28-1 y MLP 92-XI-27-1 sucede lo contrario. El borde labial es recto y más largo que el lingual que es convexo (Fig. 19 J-O). Los bordes mesial y distal son rectos y convergentes hacia el borde labial.

Sobre el borde labial de la corona se desarrollan dos cúspides alargadas en sentido mesiodistal y de mucho mayor tamaño que las linguales. La mesial (paracono) es levemente más grande y comprimida que la distal (metacono). El paracono se orienta lingualmente, mientras que el metacono es vertical. Delante del paracono se desarrolla una pequeña cúspula asignable al parastilo. Entre el paracono y el metacono se desarrolla una cúspula diminuta en el ejemplar MLP 92-XI-27-1. Un surco profundo corre en sentido mesiodistal entre las cúspides labiales y las linguales separándolas completamente.

El borde lingual de la corona es curvo, y sobre el se disponen entre 4 y 5 cúspides relativamente bajas en una serie mesiodistal. La primera de la serie es pequeña y se ubica sobre el ángulo mesiolingual, esta forma una cresta continua con la central (protocono), que es la de mayor tamaño. En dos de los tres ejemplares estudiados (MLP 92-XI-28-1 y MLP 92-XI-27-1) el protocono posee dos ápices apenas distinguibles uno del otro (Fig. III.19 M-N). Por detrás del protocono se desarrollan siempre dos cúspides pequeñas, siendo la distal algo más baja que la proximal. En dos de los tres dientes conocidos se observa que por la cara lingual del metacono descende una cresta de esmalte hacia el centro de la corona. En un caso (MACN 8582) va al encuentro de otra cresta que llega desde las dos cúspides distales del borde lingual (Fig. III.19 K) y en el

otro caso (MLP 92-XI-27-1) toma contacto directo con las dos cúspides distales (Fig. III.19 M).

No se ha observado la presencia de cingulos bien desarrollados, sólo se ha encontrado un leve engrosamiento en el esmalte que recorre la cara labial del metacono en dos de los casos estudiados. De las piezas de leche conocidas, el DP⁴ es el único que posee tres raíces, dos labiales que se corresponden con el paracono y el metacono y una lingual que se corresponde con las serie de cúspides del borde lingual.

Cuarto premolar inferior de leche (dP₄): la corona de este diente es comprimida labiolingualmente, los bordes labial y distal son casi rectos, el borde lingual es suavemente convexo y el mesial redondeado (Fig. III.19 P-Q).

En la zona de la corona correspondiente al trigónido se observan las tres cúspides principales: paracónido, protocónido y metacónido y una cúspide accesoria (de aparición constante en los Tremarctinae) ubicada sobre la cara distolabial del protocónido y cerca de su base. El paracónido se ubica sobre el borde mesial de la corona y es de tamaño relativamente menor al de la cúspide homóloga del M₁ definitivo. El protocónido que es la cúspide más conspicua del diente, ocupa todo el ancho de la corona y separa completamente al paracónido del metacónido como ocurre en el M₁ definitivo. Tres aristas descienden desde el ápice del protocónido: una por la cara mesiolabial hacia el paracónido, otra por la cara distolabial al encuentro de la pequeña cúspula accesoria, y la tercera por la cara distolingual al encuentro del metacónido. El metacónido se ubica sobre el borde lingual de la corona justo por detrás del protocónido y su tamaño relativo es comparable al de la cúspide homóloga en el M₁ definitivo.

En la zona correspondiente al talónido se observan dos cúspides: hipocónido y entocónido que se encuentran separadas de protocónido y metacónido respectivamente por un surco profundo. El hipocónido, de mayor tamaño que el entocónido, se ubica sobre el borde labial. Sobre la base de la cúspide, en el ángulo linguomesial se encuentra un pequeño abultamiento de esmalte. También sobre la base de hipocónido pero en el ángulo linguodistal se observa una repisa de esmalte. Esta en conjunto con

una delgada cresta de esmalte, que recorre el borde distal del talónido hasta el entocónido, cierran el borde posterior del talónido.

El entocónido es relativamente pequeño y está formado por una sola cúspide y ubicado en el ángulo distolingual de la corona. Una cresta de esmalte relaciona el entocónido y el metacónido. Un cingulo delgado recorre la cara labial del talónido a la altura del hipocónido.

El dP⁴, como el M₁, posee dos raíces; de las cuales la distal es más grande que la mesial.

Discusión: se reconoce la validez de la especie *A. tarijense* y se le asignan, entre otros restos fósiles, los tipos de las especie “*P. enectum*” y “*P. pamparum*”. Si bien *A. tarijense* no fue tomada en cuenta prácticamente por ningún autor, tiene prioridad de publicación sobre “*P. enectum*” y “*P. pamparum*”. Estas dos fueron las especies consideradas válidas por la gran mayoría de los autores, inclusive Berman (1994) quien fuera el último revisor del grupo. Es interesante señalar que “*P. enectum*” y “*P. pamparum*” fueron consideradas especies válidas y por ende distintas, pero se encuentran fundadas sobre restos no homólogos, ya que el tipo de la primera es una hemimandíbula (MACN 2667) y el de la segunda un cráneo (MACN 971).

El estudio de dos restos fósiles (MMMP 1441 y GALY s/n) constituidos por cráneos y mandíbulas asociadas permitió observar que las dos especies de Ameghino (1904 a,b,c) eran en realidad una sola y que no se diferenciaban del tipo de *A. tarijense*. Al respecto cabe aclarar que Berman (1994) asigna el resto MMMP 1441 a la especie “*Arctodus (Arctotherium) bonaerensis*” (= *Arctotherium latidens*) sin fundamentar su decisión y le asigna Edad Ensenadense; mientras que Perea y Ubilla (1983) asignan el resto GALY s/n al taxón “*Arctodus pamparus*”, debido a la similitud evidente con el resto MACN 971, pero no comparan la mandíbula asociada al cráneo con el tipo de “*P. enectum*” especie que no consideran en su trabajo.

III.9. *Arctotherium* sp.

Ursus (Arctotherium) bonariensis: Gervais, P., 1873: lám. 4, figs. 1-7, 9-13.

Arctotherium bonaerense (Gervais) Kraglievich, 1926: 10 (último párrafo)

Pararctotherium pamparum (Ameghino) Kraglievich y Ameghino 1940: 611.

Hipodigma:

MACN 12654. Individuo juvenil, canino superior derecho; procedente del arroyo Frías cerca de la desembocadura del río Paraná; Pleistoceno

MACN 11443. Radio; procedente del río Carcarañá, Rosario, provincia de Santa Fe; Pleistoceno Superior?.

MACN 12558. Fémur, porción distal de húmero, tibia, cúbito y radio; procedente de Las Lagunitas, San Luis, Pleistoceno Superior.

MLP 10-70. El resto se encuentra extraviado. Individuo adulto senil?, hemimandíbula izquierda; procedente de Tapalqué, provincia de Buenos Aires; “Pampeano Medio” (sic), Lujanense. Descrito en Kraglievich y Ameghino (1940: 612).

MLP 83-I-15-12 (ex MLP 141). Individuo adulto joven, M² derecho; sin procedencia geográfica; “Pampeano”, Pleistoceno. Descrito en Kraglievich y Ameghino (1940: 611).

MLP 42-VI-24-29. Dos huesos de autopodio; procedente del río Quequén Salado, provincia de Buenos Aires; Lujanense.

MMMP 311S. Individuo adulto senil, hemimandíbula izquierda con P₄-M₃, sin región posterior a M₃ y anterior a P₄; sin procedencia.

III.10. CONCLUSIONES

a. Se reconoce un sólo género y cinco especies de Tremarctinae fósiles en América del Sur, cuatro de ellas se registran en la Argentina.

b. Se sinonimizan los nombres de los géneros “*Arctoidoitherium*” Bravard (MS in Lydekker, 1885), “*Proarctotherium*” Ameghino, 1904c, “*Pararctotherium*” Ameghino, 1904a y “*Pseudarctotherium*” Kraglievich, 1928 con *Arctotherium* Bravard (MS in Gervais y Ameghino, 1880).

c. Se reconocen las siguientes especies dentro del género *Arctotherium*:

A. vetustum Ameghino, 1885 se registra en la Argentina durante el Bonaerense (Pleistoceno Medio) y al menos existiría un registro para Brasil. Se sinonimizan con *A. vetustum* los nombres “*Paractotherium pamparum*”

Ameghino, 1904c (en parte); “*Arctotherium (Pseudarctotherium) debilis*” Kraglievich, 1928; “*Pseudarctotherium lundii*” Kraglievich y C. Ameghino, 1940.

A. brasiliense (Lund, 1840) se registra en Brasil durante el Lujanense? (*vide supra*), Bolivia en el Pleistoceno y en Venezuela en el Pleistoceno Superior y Holoceno Inferior. Se sinonimiza con *A. brasiliense* el nombre “*A. winguei*” Ameghino, 1902.

A. latidens Bravard, 1957 se registra durante el Ensenadense (Pleistoceno Inferior a Medio) en la Argentina y en Bolivia. Se sinonimizan con *A. latidens* los nombres “*A. angustidens*” Bravard (*in* Gervais y Ameghino 1880) y “*A. candiotti*” Ameghino, 1916b.

A. bonariense (Gervais, 1852) se registra durante el Bonaerense y Lujanense (Pleistoceno Medio a Holoceno Inferior) en la Argentina. Se sinonimizan con *A. bonariense* los nombres “*Pararctotherium enectum*” Ameghino, 1904c (en parte) y “*Pararctotherium pamparum crassidens*” Kraglievich, 1934.

A. tarijense Ameghino, 1902 se registra en la Argentina durante el Bonaerense y Lujanense, en Chile y Uruguay en el Lujanense superior y en Bolivia durante el Pleistoceno. Se sinonimizan con *A. bonariense* los nombres “*Pararctotherium pamparum*” Ameghino, 1904c (en parte) y “*Pararctotherium enectum*” Ameghino, 1904a (en parte).

Existe al menos un cráneo y mandíbula pertenecientes a un mismo individuo, además de las correspondientes series dentarias, asignados a cada una de las especies reconocidas.

¿Qué otra cosa vislumbras en la
oscura lejanía, allá en el abismo
del tiempo?

Shakespeare
La Tempestad

IV. ANÁLISIS FILOGENÉTICO

IV.1. INTRODUCCIÓN

En este capítulo se analizan, por primera vez, las relaciones filogenéticas de todos los taxones de la subfamilia Tremarctinae utilizando metodología cladística. Se utilizan nuevos caracteres y se discuten los aplicados por autores anteriores.

El resultado del análisis si bien concuerda, en las relaciones de los grandes clados, con lo expresado por los autores que se ocuparon con anterioridad del tema, revela que aún resta mucho por conocer sobre las relaciones filogenéticas entre las especies de carnívoros de América del Norte y América del Sur. Por último y de manera colateral al análisis filogenético, se realizan algunas consideraciones sobre el posible significado de ciertos caracteres observados en la dentición decidua de *A. tarijense*.

Berman (1994) fue el último revisor del grupo y, en su trabajo de tesis doctoral, expresa “En suma, tanto la posición de Kurtén como la de otros paleontólogos que han trabajado con los osos sudamericanos adolece del mismo inconveniente: un examen muy parcializado de los osos fósiles sudamericanos (que no representa el enfoque central de sus respectivos trabajos) a partir del cual se pretende resolver el status genérico. Kurtén no ha estudiado en detalle los úrsidos fósiles de América del Sur, lo mismo que Kraglievich respecto de los osos norteamericanos. En tal sentido la información disponible es escasa. Sin duda las formas sudamericanas son las menos conocidas. Lo que se discute no es simplemente la taxonomía de los Ursidae sudamericanos, sino también el grado de relación con sus precursores neárticos. No se ha efectuado un pormenorizado análisis de los úrsidos pleistocenos de América del Norte y del Sur en conjunto.”

Debido a la complicada historia taxonómica de las formas registradas en América del Sur y para ayudar a la mejor comprensión de la discusión que se realiza en este

capítulo, se presenta a continuación un cuadro que sintetiza los principales cambios en la sistemática acaecidos durante los últimos 34 años. De todas maneras se sugiere enfáticamente leer previamente el Capítulo “Revisión Sistemática y Descripción de los taxones”.

1857-1966 consenso relativo	Kurtén (1967)	Berman (1994)	Trajano y Ferrarezzi (1994)	Perea y Ubilla (1998)	En este trabajo
<i>Arctotherium</i>	<i>Arctodus</i> (<i>Arctotherium</i>)	<i>Arctodus</i> (<i>Arctotherium</i>)	<i>Arctotherium</i> (<i>Arctotherium</i>)	<i>Arctodus</i>	<i>Arctotherium</i>
<i>A. latidens</i>	<i>A. (A.) bonariense</i>	<i>A. (A.) angustidens</i>	<i>A. (A.) bonariense</i>	<i>A. bonariense</i>	<i>A. latidens</i>
<i>A. angustidens</i>		<i>A. (A.) candiotti</i>			
<i>A. candiotti</i>		<i>A. (A.) bonariense</i>			
<i>A. bonariense</i>					
<i>A. vetustum</i>					<i>A. vetustum</i>
<i>A. tarijense</i>					
<i>Pararctotherium</i>	<i>A. (A.) pamparum</i>	<i>Arctodus</i> (<i>Pararctotherium</i>)	<i>Arctotherium</i> (<i>Pararctotherium</i>)	<i>Pararctotherium</i>	<i>A. bonariense</i>
<i>P. enectum</i>		<i>A. (P.) enectum</i>	<i>A. (P.) pamparum</i>	<i>P. pamparum</i>	<i>A. tarijense</i>
<i>P. pamparum</i>		<i>A. (P.) pamparum</i>			
<i>P. brasiliense</i>	<i>Arctodus</i> <i>A. brasiliense</i>	<i>A. (P.) brasiliense</i>	<i>A. (P.) brasiliense</i>	<i>P. brasiliense</i>	<i>A. brasiliense</i>

IV.2. HIPÓTESIS FILOGENÉTICAS PREVIAS

Sólo se han encontrado dos hipótesis filogenéticas previas durante la revisión bibliográfica. Se transcriben textualmente los caracteres utilizados por los autores con el fin de no cambiar el sentido original. Nótese que en ambos trabajos los autores numeran los caracteres comenzando con el 1 y no presentan la matriz de datos. Con el fin de reanalizar los datos originales utilizando un algoritmo de simplicidad, se reconstruyó la matriz de datos comenzando la numeración de los caracteres a partir del 0; esta numeración se coloca entre corchetes a continuación del número original de cada carácter.

IV.2.1. Trajano y Ferrarezzi (1994)

Trajano y Ferrarezzi (1994) reconocen como válido sólo el género *Arctotherium* para las especies de tremarctinos suramericanos con los subgéneros *Arctotherium* (*Arctotherium*) y *A. (Pararctotherium)* para las formas de tamaño grande y pequeño respectivamente.

En el análisis utilizan como “outgroup” a todos los Ursinae y a *Ailuropoda*, aunque no incluyen a este último en el cladograma resultante. El “ingroup” lo forman los siguientes taxones de la subfamilia Tremarctinae: *Tremarctos*, *Arctodus*, *Arctotherium* (*Arctotherium*) (= *Arctotherium latidens*), *Arctotherium* (*Pararctotherium*) *pamparum* (= *Arctotherium tarijense*) y *Arctotherium* (*Pararctotherium*) *brasiliense* (= *Arctotherium brasiliense*). Dividen a los caracteres en dos grupos

A- Los que apoyan la monofilia de los Tremarctinae:

1 [0]. “Entepicondylar foramen of humerus- Among known ursids, this foramen is a unique feature of Tremarctinae, but its presence is variable in *Ailuropoda*. The polarity of this character depends on the phylogenetic position of Tremarctinae among other ursid groups, including the extinct Agriotherinae”.

2 [1]. “Short rostrum- The longer rostrum, with a well developed diastema between the canine and premolars, is a common feature of the majority of the Ursinae and *Ailuropoda* (see Davis, 1964 for rostral comparison between *Ursus* and the Giant Panda), and is probably a plesiomorphic character. The reduced rostrum, with associated short nasal and maxillary bones, is a derived feature shared by the Tremarctinae, but is also present in *Helarctos*, and, to a lesser extent, *Selenarctos*. Whether this similarity between these taxa is due to common ancestry or is the result of convergence depends on the monophyly of the subfamily Ursinae. If independently derived in the two ursid subfamilies, the short face may be another synapomorphy of the Tremarctinae.”

3 [2] “General form of the skull- The members of Ursinae, Ailuropodidae, and other generalized Carnivora (such as canids), have a more elongated, lower and less convex skull, which is here considered primitive in relation to the shorter, deeper and convex skull, diagnostic of Tremarctinae. More extreme conditions of this feature are found in the large South American *Arctotherium*.”

4 [3] “Premasseteric fossa- The presence of a distinct premasseteric fossa, separated from the masseteric fossa by a strong bony septum, is a unique feature interpreted as another synapomorphy corroborating the monophyly of Tremarctinae.”

B- Los que explican las relaciones entre los Tremarctinae:

5 [4] “Relatively wider molars- All species of *Arctodus*, *Arctotherium*, and *Pararctotherium* differ from *Tremarctos* and other ursids in having proportionally larger and wider upper and lower molars, with flatter occlusal surfaces. This is the main character supporting the genus *Arctodus* (*sensu lato*; Kurtén, 1967). Within this group, the South American fossil taxa an additionally derived feature (5'), considered a synapomorphy of *Arctotherium* + *Pararctotherium*: all the molars and the P^4 are even wider than in the North American *Arctodus*, especially the extremely broad (as wide as long or wider than long) and almost quadrate M^1 ”.

6 [5] “Anterior upper premolars (P^{1-3}) compressed in a triangular arrangement- *Tremarctos* and the North American fossil species of *Arctodus* share with other ursids an arrangement of premolars in which they are relatively well aligned between the canine and P^4 ; this condition is interpreted as symplesiomorphic. All the South American fossil species show a derived condition in which the three anterior premolars lie in a triangular arrangement within a short diastema between the canine and P^4 . This feature is therefore interpreted as another synapomorphy of *Arctotherium* + *Pararctotherium*.”

7 [6] “V-shaped postpalatine margin- The plesiomorphic state common to all Ursinae and most of the Tremarctinae is a U-shaped postpalatine margin, while the V-shaped, anteriorly narrower postpalatine margin is uniquely derived feature corroborating the monophyly of the large South American forms of the taxon *Arctotherium*.”

8 [7] “Loss of the lingual cusp of P^4 - As far as we are aware, all Tremarctinae and other Ursidae, with the exception of *Pararctotherium* species, have a well developed lingual cusp on P^4 , which is here considered the primitive condition. A weakly developed, to nearly absent lingual cusp on P^4 is therefore inferred as a synapomorphy of *A. pamparum* y *A. brasiliense*.”

9 [8] “Inflated auditory bullae- Among the members of the family, the well developed, inflated bulla is clearly another synapomorphic feature shared by *A. pamparum* and *A. brasiliense*, contrasting with the flat bulla of all other Ursidae.”

10 [9] “Alisphenoid canal opening separate from the foramen rotundum- Among ursines and some tremarctines (at least in *Tremarctos* and *Arctotherium*), the alisphenoid canal opens in a common vestibule with the foramen rotundum. The condition in which the alisphenoid canal opens into the orbit independently of the foramen rotundum is also diagnostic of *Pararctotherium*.”

11 [10] “Postpalatine margin not extending posteriorly to the last molar- Although variable, the extension of the postpalatine margin posterior to the last molar is common to all ursines and the majority of the tremarctine taxa. The extreme condition where the postpalatine margin reaches the level of the last molars, observed in *A. pamparum*, is an autapomorphic feature diagnostic of this species.”

12 [11] “Reduced size- The size variation observed in the Ursinae and Tremarctinae is remarkable. Members of the *Pararctotherium* group are relatively smaller than other extinct tremarctines, and *A. (P.) brasiliense* is the smallest species of this taxon. However, the species of *Tremarctos* are smaller yet, and the most parsimonious argument is that reduced size was independently acquired by these two taxa.”

El cladograma presentado por Trajano y Ferrarezzi (1994) se muestra en la figura IV.1 y en la figura IV.2 el árbol obtenido al reanalizar los datos originales de los autores. Consideran como “equivocal” (confusos, o con dos sentidos) a los dos primeros caracteres utilizados.

Trajano y Ferrarezzi (1994) se refieren a *A. brasiliense* y expresan “We were unable to find any secure apomorphy for this species.” “...apomorphies exhibited by these taxon are shared with *A. pamparum*. The only possible autapomorphy of *A. brasiliense* is small size, if one considers that the large size of *A. pamparum* and *A. bonariense* is a primitive character for the *Arctotherium* clade.”

“The monophyly of the subfamily Tremarctinae is corroborated, but the same cannot be stated for all its components. We were unable to discover any unequivocal synapomorphy uniting the two species of *Tremarctos*, and the monophyly of this genus is questionable.” “The monophyly of the genus *Arctodus* (*sensu lato*, including *Arctotherium* and *Pararctotherium*) is poorly corroborated by the present data.” “The North American

species of this genus are grouped together only by general similarity, and new data are needed to evaluate their phylogenetic relationships with the South American taxa. However, all South American fossil species can be regarded as a monophyletic group defined by unique dental features. Within this assemblage are the species currently grouped under *Arctotherium* and *Pararctotherium*, two well defined monophyletic groups.”

“The genus *Arctodus* is restricted to the North American species (*A. pristinus* y *A. simus*, sensu Kurtén, 1967) and is left as a metataxon. The taxon *Arctotherium* is here considered a distinct genus and is expanded to include all South American extinct bears, with *Pararctotherium* as subgenus. *Arctotherium (Pararctotherium) brasiliense* y *A. (P.) pamparum* share a number of unique features indicative of a sister group relationship, but the position of *A. (P.) enectum* is not know, due to the paucity of the data. The identities of the three species of this group are mainly supported by differences in size, although *A. (P.) pamparum* has a distinct autapomorphy.”

“Exept for what is implicit in the different clasifications formely proposed, little has been discussed about phylogenetic relationsips of the tremaerctine bears. Much of the controversy on the generic classifications of previous authors is due to incongruences generated by indiscriminate use of both synapomorphies and symplesiomorphies in the definition of genera, as well as in inferences of phylogenetic relationships. Although we agree with Kraglievich (1926) that North and South American extinct tremarctines belong to different genera, the suggestion that *A. brasiliense* may represent an intermediate form (Kraglievich, 1926; Kurtén, 1967) is refuted by our results.”

El trabajo de Trajano y Ferrarezzi (1994) muestra graves deficiencias metodológicas en lo referente al análisis cladístico ya que enuncian mal la mayoría de los caracteres, no los codifican, no presentan la matriz de datos y aparentemente no utilizan ningún algoritmo de simplicidad para realizar el análisis.

La discusión de los caracteres utilizados por Trajano y Ferrarezzi (1994) así como la de sus resultados y conclusiones se realiza en la discusión de este capítulo (inciso IV.5).

IV.2.2. Perea y Ubilla (1998)

Este trabajo fue presentado en el VII Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía, pero sólo se encuentra el resumen publicado en las Actas del mismo congreso y al no haber sido publicado aún el trabajo completo, es imposible realizar un comentario pormenorizado del mismo.

Perea y Ubilla (1998) proponen que *Arctotherium* es sinónimo de *Arctodus* y reconocen la validez del género *Pararctotherium*. En su análisis utilizan como “outgroup” a los Ursinae y el “ingroup”, aunque no lo explicitan, se entiende que está formado por *Tremarctos*, *Arctodus* (= *Arctodus pristinus* + *A. simus* + *Arctotherium latidens*), y *Pararctotherium* (= *Arctotherium vetustum* + *A. brasiliense* + *A. tarijense* + *A. bonariense*).

A continuación se listan textualmente los caracteres utilizados por los autores:

A. Sinapomorfías que soportan la monofilia de los Ursidae:

1-“Muscular process of malleus for tensor tympany very reduced or absent”; 2-“Molar formula M^{1-2}/M_{1-3} ”; 3-“Protocone and metaconule form a longitudinal crest”; 4-“Posteriorly projecting platform on upper second molar”; 5-“Second molar trigonid without paraconid”; 6-“Internal carotid artery folded intracranially within the inferior petrosal sinus”.

B. Consideran tres caracteres para la monofilia de los Tremarctinae:

1 [0] “Humeral entepicondylar foramen: Ursines lack that structure and Tremarctinae have always that foramen (in *Ailuropoda* its presence is variable).”

2 [1] “Pre-masseteric fossa: This structure is absent in Ursinae (and *Ailuropoda*).”

3 [2] “Trigonid of M_1 : In Ursinae (and *Ailuropoda*) the trigonid is flat and with several low cusps; in Tremarctinae is high and with a laterally compressed crown.”

C. Reconocen las relaciones cladísticas dentro de Tremarctinae excepto *Plionarctos* basándose en los siguientes caracteres:

4 [3] “**M¹**: In *Tremarctos* and Ursinae this tooth is subrectangular; in other tremarctines is subcuadrangular.”

5 [4] “**M²**: Exept in ursines, *Tremarctos* and Ailuropoda, in all others tremarctines is short.”

6 [5] “**Auditory bulla**: The inflated state is an autapomorphy of fossil little and medium sized forms here considered as *Pararctotherium*.”

7 [6] “**Alisphenoid canal and foramen rotundum**: Opening separated is an autapomorphy of *Pararctotherium*.”

El cladograma obtenido a partir de la matriz de datos reconstruida utilizando los caracteres propuestos por los autores se muestra en la figura IV.3.

Perea y Ubilla (1998: 78) proponen que “*Arctodus* have representatives in both North and South America and the best known taxa included in this genus is *A. simus* for the former and *A. bonariensis* (= *A. latidens*) for the latter, probably derivatives from *Plionarctos-Tremarctos* group. *Pararctotherium* represent the most derivative genus closely related with *Arctodus* and comprehend medium and little size tremarctines as *P. pamparum* y *P. brasiliensis*. In this view, *Arctodus* is not defined by any synapomorphy. This genus is characterized only by simpleiomorphic state of characters. We consider that the strongest characters that support the monophyly of *Pararctotherium* are bulla inflated and alisphenoid canal opening separated from foramen rotundum. This phylogenetic hypothesis correlates with the fossil record because *Pararctotherium*, is only registered in the upper Pleistocene-Holocene, and *Arctodus* in all the Pleistocene.”

La discusión de los caracteres utilizados por Perea y Ubilla (1998) se realiza en la discusión de este capítulo (inciso IV.5).

IV.3. MATERIALES UTILIZADOS EN EL ANÁLISIS

- *Ursus americanus*: MLP 84; MLP (DZV) 1011; MACN zool. 8071.
- *Plionarctos* sp.: AMNH 132693; AMNH 105009; AMNH 132697; AMNH 95599, AMNH 133945; UF 40094; UF 69037.
- *Arctodus pristinus*: AMNH: F 117477; AMNH F 95696; AMNH F 22578; AMNH F 95696; UF 154288; UF 19396; UF 19398; UF 154288; UF 19397; UF 64300; UF 81692; UF 81693; UF 81694; UF 97258.
- *Arctodus simus*: AMNH 25531; AMNH 30492; AMNH 8222; AMNH: F 127699; AMNH: F 95607; AMNH: F 99209; AMNH 127691; AMNH 2531; AMNH 98969; UF 61517; UF 170690; UF 40089; UF 38359; LACAM 122434.
- *Arctodus* sp.: AMNH 30493; AMNH: F 127700; AMNH: F 127688; AMNH 2972; AMNH 30494.
- *Tremarctos floridanus*: AMNH: F 98965; UF 7454; UF 8526; UF 10333; UF 3566; UF 167143.
- *Tremarctos ornatus*: MACN zool. 50.87; MACN zool. 17830; MACN zool. 17831.
- *A. brasiliense* material tipo UZM 5249; UZM 5715; UZM 5717; UZM 5721; UZM 5722; UZM 5723. MACN 6273; GP/2-T4¹; IGC 10².
- Los materiales referidos a las especies *Arctotherium latidens*, *A. vetustum*, *A. tarijense* y *A. bonariense* utilizados en este análisis se encuentran citados en el hipodigma de cada una de las especies en el Capítulo III.

¹ Los caracteres de este resto fueron relevados sobre fotografías enviadas por el Dr. Anelli, curador de la colección donde se encuentra depositado.

² Los caracteres de este resto fueron relevados sobre fotografías publicadas en Cartelle (2000) y otras enviadas por el mismo autor.

IV.4. RESULTADOS

IV.4.1. Descripción de los cladogramas obtenidos

El análisis de la matriz de datos arrojó el mismo resultado bajo los dos esquemas de pesado propuestos (es decir, bajo pesos iguales y bajo pesos implicados utilizando los valores de concavidad de 1 a 6). En ambos casos se obtuvieron dos cladogramas igualmente simples (L= 100; CI= 58; RI= 65 en NONA; Fit= 280.5; Rescaled Fit= 59% en Peewe) que se muestran en las figuras IV.4 y IV.5. El cladograma de consenso estricto resultante se muestra en la figura IV.6.

Los cladogramas resultantes se diferencian únicamente en la posición de *Plionarctos*, dado que para este taxón sólo se cuenta con material muy fragmentario presenta un gran número de caracteres no comparables. Probablemente, el hallazgo de más restos permitiría aclarar definitivamente su posición dentro de los Tremarctinae.

El género *Tremarctos* es monofilético como así también *Arctodus*, que es el grupo hermano de *Arctotherium*.

El grupo formado por las especies de *Arctotherium* resulta monofilético y es el clado que presenta mayor valor de “Bremer support”. *A. vetustum* es la especie basal de este clado. *A. brasiliense* quedó fuera del clado formado por *A. tarijense* y *A. bonariense* a los que se la relacionaba tradicionalmente. *A. latidens* resultó ser hermano del clado formado por *A. tarijense* y *A. bonariense*, ubicándose en el cladograma en una posición intermedia entre estos últimos y *A. brasiliense*.

En cuanto al soporte de los clados los resultados se presentan en la figura IV.7. El “Bremer support” relativo muestra los valores más altos para dos clados: 1) el par *A. tarijense* + *A. bonariense* (39%) y 2) el clado formado por las especies de *Arctotherium* (32%).

IV.4.2. Caracteres que sustentan los clados presentes en el árbol de consenso estricto (ver Tabla IV.b y Fig. IV.6):

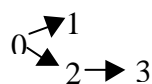
- Tremarctinae: 1(1); 9(1); 24(1); 34(1); 35(1); 36(1); 37(1); 38(1); 43(1).
- *Tremarctos*: 28(1).
- “Osos de rostro corto”: 15(2); 26(1); 30(1).
- *Arctodus*: 39(0).
- *Arctotherium*: 8(1); 12(2); 18(1); 29(1); 32(1); 33(1); 40(1).
- (*A. brasiliense* (*A. latidens* (*A. tarijense* *A. bonariense*))) : 15(3); 23(2).
- (*A. latidens* (*A. tarijense* *A. bonariense*)) : 13(1); 19(2); 20(1); 22(2); 28(2); 30(2).
- (*A. tarijense* *A. bonariense*) : 23(1).

IV.4.3. Comportamiento de los caracteres multiestado

El análisis de los caracteres multiestado se realizará sobre el árbol (Fig. IV.4) que presenta a *Plionarctos* como hermano de *Tremarctos*, para evitar las complicaciones derivadas de la presencia de la tricotomía basal en el cladograma de consenso estricto. Es importante señalar en este punto que el objetivo central de este estudio es comprender las relaciones de las especies de *Arctotherium*, las cuales son iguales en ambos cladogramas resultantes y por lo tanto permanecen estables en el cladograma de consenso estricto.

- Carácter 0: El tamaño pequeño del cráneo aparece en la parte basal del cladograma, cambiando a mediano en el clado de los “osos de rostro corto”, aunque este estado también aparece como un paralelismo en *T. floridanus*; el cráneo grande aparece en forma de paralelismo en los taxones *Arctodus simus* y *Arctotherium latidens*. Esta distribución del carácter no permite realizar una hipótesis de aditividad.

- Carácter 2: El desarrollo de la cresta sagital muestra un alto grado de homoplasia. La cresta sagital muy desarrollada es otra vez un paralelismo entre *A. simus* y *A. latidens*. Esta distribución del carácter no permite realizar una hipótesis de aditividad.
- Carácter 12: La gran extensión del paladar por detrás de los M^2 es una autapomorfía de *A. simus*. Una extensión pequeña constituye una sinapomorfía de *Arctotherium*, presentando una reversión al estado “media” en *A. latidens*. Este carácter es no comparable en *A. bonariense*, pero su posición en el cladograma hace suponer que en este taxón la extensión debería ser pequeña. Esta distribución del carácter no permite realizar una hipótesis de aditividad.
- Carácter 14: La fosa premasetéica ausente o reducida muestra una gran homoplasia. La fosa bien desarrollada aparece independientemente en los géneros *Tremarctos* y *Arctodus*. La gran homoplasia del carácter resulta en una reconstrucción ambigua en la mayor parte de los nodos. La presencia de una fosa premasetéica bien desarrollada fue considerada tradicionalmente como una característica definitoria de los Tremarctinae; sin embargo, recientes estudios de los taxones muestran un alto grado de variabilidad tanto en el desarrollo como en la ocurrencia de este carácter (Soibelzon, 2000). Esta distribución del carácter no permite realizar una hipótesis de aditividad.
- Carácter 15: La morfología de la cresta masetéica es un carácter complejo que presenta cuatro estados. Una posible hipótesis de la evolución de este carácter puede sintetizarse como sigue:



- Carácter 16: La disposición en triángulo de los P^{1-3} es una característica de los osos fósiles de América del Sur, aunque este mismo estado aparece en *Plionarctos*. La distribución del carácter sobre el cladograma no permite realizar una hipótesis de aditividad.

- Carácter 17: La ausencia de un cíngulo linguodistal en el P⁴ es un carácter que aparece independientemente en *Tremarctos* y en el grupo formado por (*A. brasiliense* (*A. latidens* (*A. tarijense* *A. bonariense*))). Esta distribución del carácter no permite realizar una hipótesis de aditividad.
- Carácter 19: Una posible hipótesis para la evolución de este carácter sería que la corona del M¹ de forma subcuadrada fuese una sinapomorfía de los Tremarctinae, revirtiendo al estado subrectangular con el eje mayor mesiodistal en *Tremarctos*. La corona subrectangular pero con el eje mayor bucolingual es una sinapomorfía de (*A. latidens* (*A. tarijense* *A. bonariense*))). Más allá de la ambigüedad generada en los nodos basales, esta hipótesis de distribución del carácter permitiría postular aditividad.
- Carácter 22: Este carácter muestra un comportamiento que confirma la hipótesis original de no aditividad. El pequeño tamaño de las cúspides del borde lingual del M¹ en relación con las del borde labial se reduce aún más en los géneros *Plionarctos* y *Tremarctos* (sinapomorfía del grupo). Por otro lado, aumenta en (*A. latidens* (*A. tarijense* *A. bonariense*)) constituyendo una sinapomorfía de este grupo.
- Carácter 23: El borde lingual del M¹ leve o francamente convexo hacia el lado lingual caracteriza al clado formado por (*A. brasiliense* (*A. latidens* (*A. tarijense* *A. bonariense*))), mientras que todos los restantes taxones presentan este borde recto. Mientras que las especies basales del clado antes mencionado (*A. brasiliense* y *A. latidens*) se caracterizan por una marcada convexidad del borde de este molar, *A. tarijense* y *A. bonariense* muestran una disminución de la convexidad. Esta situación permite hipotetizar la siguiente secuencia de cambio para este carácter: 0 → 2 → 1.
- Carácter 28: Este carácter muestra un comportamiento que confirma la hipótesis original de no aditividad. Las cúspides del borde lingual del M² poco diferenciadas constituyen una sinapomorfía del género *Tremarctos*. Por otra parte la marcada diferenciación de estas cúspides es una sinapomorfía del clado formado por (*A. latidens* (*A. tarijense* *A. bonariense*))).

- Carácter 30: Muestra sobre la topología una marcada aditividad, rechazando la hipótesis inicial de no aditividad. La incipiente diferenciación del talón del M^2 caracteriza al grupo de los “osos de rostro corto”; una mayor diferenciación de esta estructura constituye una sinapomorfía del clado formado por (*A. latidens* (*A. tarijense* *A. bonariense*)).
- Carácter 32: La base de la corona del P_4 en forma ahusada presente en las formas norteamericanas y en *Tremarctos ornatus*, cambia a elipsoidal ancha en los taxones sudamericanos fósiles. Por otra parte presenta una forma subcircular en *A. bonariense*, mientras que *A. latidens* es polimórfico para los dos estados derivados de este carácter. La presencia de este polimorfismo genera una ambigüedad que no permite establecer la aditividad del carácter.

IV.5. DISCUSIÓN

Los resultados obtenidos son concordantes, en lo concerniente a las relaciones de los principales clados, con las hipótesis filogenéticas propuestas por Trajano y Ferrarezzi (1994) y Perea y Ubilla (1998). Pero la inclusión de todos los taxones de la subfamilia Tremarctinae luego de una exhaustiva revisión sistemática y la utilización de mayor cantidad de caracteres (la gran mayoría dentarios), permitió obtener resultados que se contraponen con las hipótesis previas en lo concerniente a las relaciones filogenéticas de los taxones del clado de los “osos de rostro corto” y, fundamentalmente, en lo concerniente a las relaciones entre las especies de *Arctotherium*.

IV.5.1. Relaciones de los Tremarctinae con las otras subfamilias de Ursidae

Dentro de la subfamilia Ursidae se reconocen tres subfamilias: Agriotheriinae (sin representantes actuales), Tremarctinae y Ursinae (Kurtén, 1966). Debido al escaso acuerdo sobre la pertenencia de *Ailuropoda melanoleuca* (panda mayor) a la familia, no se lo considera en este trabajo un taxón de Ursidae. Los Tremarctinae tienen distribución exclusivamente americana, se originaron en América del Norte y arribaron a América del Sur durante el Gran Intercambio Biótico Americano (ver Capítulo IV).

Se interpreta, de acuerdo con Kurtén (1966), que tanto los Ursinae como los Tremarctinae se originaron a partir de los Agriotherinae, ya que la morfología de las series dentarias de estos últimos es la más generalizada de la familia. Por otra parte, esto es concordante con la evidencia brindada por el registro fósil de los Ursidae en América del Norte (ver Woodburne, 1987, Capítulo IV y Tabla V), ya que cuando se registra por primera vez un Tremarctinae en el Hemphilliense tardío (Mioceno Superior), los Ursinae no se registraban aún en América (el primer registro de Ursinae en América del Norte corresponde al Blanquense I (Plioceno Inferior)), mientras que los Agriotherinae se registraban desde el Hemingfordiense (Mioceno Inferior). Esto también es concordante con los resultados obtenidos por Ruiz-García (2000) quien sostiene, a partir de estudios genéticos en las especies actuales, que la separación de *Tremarctos* de la línea basal constituida por *Ursus* se habría dado hace unos 12 Ma (Mioceno Medio).

Por otra parte, los resultados obtenidos a partir de análisis filogenéticos de los taxones actuales de la familia Ursidae, utilizando secuencias completas de tres genes mitocondriales, indican que *A. melanoleuca* y *T. ornatus* son los taxones basales de la radiación de los Ursidae (Talbot y Shields, 1996; Waits, *et al.*, 1999). Zhang y Ryder (1994) analizan también las relaciones filogenéticas de los Ursidae actuales a partir de datos de secuencias de ADN mitocondrial; sus resultados indican que el antecesor de *T. ornatus* fue el primero en divergir del tronco de los Ursidae.

Existe un amplio consenso sobre la monofilia de los Tremarctinae (Kurtén, 1966; O'Brien *et al.*, 1991; Wayne *et al.*, 1991; Trajano y Ferrarezzi, 1994; Perea y Ubilla, 1998), en este sentido Merriam y Stock (1925) sostienen que los Tremarctinae forman un grupo bien separado del otro grupo de osos actuales representado por *Ursus*.

Caracteres propuestos por otros autores para caracterizar a la subfamilia Tremarctinae y que han sido utilizados en este análisis

- Rostro corto (Merriam y Stock, 1925; Kurtén, 1967; Trajano y Ferrarezzi, 1994 y Perea y Ubilla, 1983); en el presente análisis este carácter resultó ser una sinapomorfía de los Tremarctinae.

- Presencia de más de un foramen infraorbitario (Merriam y Stock, 1925); este carácter no es una sinapomorfía de la subfamilia, ya que algunos taxones presentan sólo un foramen infraorbitario (ver carácter 4 en Capítulo II inciso II.2.2).
- Presencia de una fosa premasetéica (Merriam y Stock, 1925; Berman 1994; Trajano y Ferrarezzi 1994, Perea y Ubilla 1998). Este carácter tampoco es una sinapomorfía de la subfamilia ya que su gran homoplasia resulta en una reconstrucción ambigua en la mayor parte de los nodos (para una discusión extensa ver carácter 14 en Capítulo II inciso II.2.2).
- M^1 relativamente corto y ancho (Merriam y Stock, 1925). Éste tampoco es un carácter sinapomórfico de la subfamilia ya que *Tremarctos* presenta el mismo estado del carácter que el “outgroup”, lo que genera ambigüedad en el nodo del “ingroup” en el cladograma de consenso estricto (ver carácter 19 en Capítulo II inciso II.2.2).
- M^2 relativamente corto y ancho (Merriam y Stock, 1925). Este carácter no es una sinapomorfía de la subfamilia ya que los taxones *Plionarctos*, *Tremarctos* y *Arctodus* presentan el mismo estado de este carácter que el observado en el “outgroup” (ver carácter 29 en Capítulo II inciso II.2.2).
- M_1 con trigónido cortante más que machacante y sin cúspides accesorias (Merriam y Stock, 1925) y en el mismo sentido Perea y Ubilla (1998). Este carácter es una sinapomorfía de la subfamilia, en el presente análisis se encuentra desdoblado en 4 caracteres todos ellos sinapomorfías de los Tremarctinae (ver caracteres 34 al 37 en Capítulo II inciso II.2.2).
- Húmero con perforación entepicondilar en la epífisis distal (Gervais, 1867; Cope, 1896; Merriam y Stock, 1925; Kraglievich y Ameghino, 1940; Paula Couto, 1943, Trajano y Ferrarezzi, 1994; Berman, 1994; Perea y Ubilla, 1998; Soibelzon y Bond, 1998). Este carácter constituye otra sinapomorfía del grupo en el presente análisis (para una discusión más extensa de este carácter ver carácter 43 en Capítulo II inciso II.2.2).

IV.5.2. Relaciones entre los clados y taxones de la subfamilia Tremarctinae

A continuación se discutirán los clados resultantes del análisis realizado y las relaciones entre estos poniendo énfasis en el clado formado por las especies del género *Arctotherium*.

Plionarctos

Plionarctos se ubica en diferente posición en los dos árboles obtenidos (Figs. IV.4 y IV.5), lo que produce una tricotomía basal en el cladograma de consenso estricto (Fig. IV.6). En el primer árbol (Fig. IV.4) *Plionarctos* y *Tremarctos* forman un clado que es el grupo hermano del clado de los “osos de rostro corto”; en el otro (Fig. IV.5) *Tremarctos* es el grupo hermano del clado formado por *Plionarctos* y los “osos de rostro corto”. Estos resultados son incontrastables con las hipótesis filogenéticas previas, ya que los autores no incluyen a *Plionarctos* en el análisis.

Se cree que la fluctuación en la posición de *Plionarctos* puede deberse al número de caracteres no comparables que presenta el taxón (13 caracteres de los 44 utilizados) debido a la escasez y naturaleza fragmentaria del material conocido. Por otro lado, se han identificado los dos caracteres que sustentan las dos posiciones de *Plionarctos*: en el primer árbol (Fig. x) el carácter 22 (1), sustenta el clado (*Plionarctos* (*T. floridanus* *T. ornatus*)) ya que los tres taxones presentan el mismo estado del carácter (ver tabla 1). En el segundo árbol (Fig. x+1) el carácter 19(1), sustenta el clado (*Plionarctos* (“osos de rostro corto”)) ya que *Plionarctos*, *Arctodus simus*, *Arctotherium vetustum* y *A. brasiliense* presentan el mismo estado del carácter (ver tabla 1).

Kurtén (1966) sostiene que el género *Plionarctos* es el ancestro de los otros taxones de la subfamilia. En este sentido es interesante señalar que los tres caracteres (todos homoplásicos 10 (1); 16(2) y 42 (1)) que definen a *Plionarctos* en el árbol de consenso estricto (Fig. IV.6) y en el primer árbol obtenido (Fig. IV.4) son paralelismos con *Arctotherium*.

Tremarctos

Las dos especies del género *Tremarctos* forman un grupo natural que en un árbol (Fig. IV.4) es el grupo hermano de *Plionarctos* y en el otro (Fig. IV.5) es el grupo hermano del clado formado por *Plionarctos* + los “osos de rostro corto”. Contra la opinión de Trajano y Ferrarezzi (1994) quienes sostienen que la monofilia del género *Tremarctos* es cuestionable ya que, según dicen, fueron incapaces de encontrar alguna sinapomorfía que relacionara las dos especies; en el presente análisis el género se encuentra definido por una sinapomorfía (28(1)) y por dos caracteres homoplásicos (14 (2) (estado compartido con *Arctodus*) y 17 (2) (estado compartido con el clado formado por *A. brasiliense* + *A. latidens* + *A. tarijense* + *A. bonariense*) en los dos cladogramas obtenidos (Fig. x y x+1). En el cladograma de consenso estricto el taxón presenta otra sinapomorfía 15(1), este estado del carácter es exclusivo de *Tremarctos*, el hecho de que no aparezca como una sinapomorfía en los dos árboles obtenidos se debe a que su reconstrucción es ambigua en los nodos basales.

En cuanto a las especies de *Tremarctos*, *T. floridanus* se encuentra definida por un carácter homoplásico (0(1), compartido con el clado de los “osos de rostro corto”) en los dos cladogramas (Fig. IV.4 y IV.5); *T. ornatus* está definida por una homoplasia (24(0), presente también en el “outgroup”) en el primer árbol (Fig. IV.4) y en el cladograma de consenso (Fig. IV.6) que no aparece en el segundo cladograma (Fig. IV.5). *T. floridanus* presenta un segundo carácter homoplásico (16(0), también presente en el “outgroup” y en *A. pristinus*) en el cladograma de consenso estricto (Fig. IV.6).

La posición de *T. ornatus* en los cladogramas obtenidos invalida la propuesta de Ameghino (1916b) quien sostenía que *T. ornatus* presentaba caracteres avanzados con respecto a *Arctotherium* y por otra parte, es coherente con los resultados obtenidos en los análisis filogenéticos, de las especies actuales de Ursidae, realizados utilizando datos moleculares (ver Zhang y Ryder, 1994; Talbot y Shields, 1996; Waits, et al., 1999).

“Osos de rostro corto”

Trajano y Ferrarezzi (1994) concluyen, basándose en los resultados por ellos obtenidos, que 1) la monofilia de *Arctodus* (= *Arctodus* + *Arctotherium*) está pobremente

corroborada, 2) que las especies norteamericanas del género (*A. pristinus* y *A. simus*) se encuentran reunidas sólo por similitud general y que nuevos datos son necesarios para evaluar sus relaciones filogenéticas con las especies sudamericanas del género (se refieren a las especies de *Arctotherium*).

Los resultados obtenidos en el presente análisis contradicen ambas conclusiones y permiten afirmar que:

1) las especies de *Arctodus* y *Arctotherium* forman un grupo monofilético. En los dos árboles obtenidos *Arctodus* es el grupo hermano de *Arctotherium*, estos dos taxones forman el clado de los “osos de rostro corto” que presenta tres sinapomorfías (15(2); 26(1) y 30 (1)) y una homoplasia (0(1), paralelismo con *T. floridanus*).

2) las especies del género *Arctodus* forman también un grupo monofilético definido por una sinapomorfía y una homoplasia (*vide infra*).

Perea y Ubilla (1998) consideran que la forma subcuadrangular del contorno de la corona del M¹ (ver inciso IV.2.2) es una sinapomorfía de *Arctodus* (= *Arctodus* + *Arctotherium* o “clado de los osos de rostro corto”). En el presente análisis este carácter no resulta ser una sinapomorfía del clado ya que *Plionarctos* presenta el mismo carácter. Los mismos autores sostienen que el M² corto es otra sinapomorfía de *Arctodus* (= *Arctodus* + *Arctotherium* o “clado de los osos de rostro corto”), en el presente análisis no es una sinapomorfía del clado de los “osos de rostro corto” sino de *Arctotherium*.

Arctodus

La monofilia de *Arctodus* se encuentra sustentada por una sinapomorfía (39(0)) y por un carácter homoplásico (14(2), compartido con *Tremarctos*). En cuanto a las dos especies, *A. pristinus* se encuentra definida por un carácter homoplásico (16(0), también presente en el “outgroup” y en *T. floridanus*); mientras que *A. simus* se encuentra definida por una autapomorfía (12(1)) y siete homoplasias (0(2); 2(2); 3(1); 6(1); 11(1), paralelismos con *Arctotherium latidens*; 4(1), paralelismo con el clado formado por *A. latidens* + *A. tarijense* + *A. bonariense* y 27(1), paralelismo con *A. vetustum*).

Arctotherium

El clado formado por las especies de *Arctotherium*, con registro exclusivo en América del Sur, es el que presenta mayor valor de “Bremmer support” absoluto y relativo (ver inciso IV.4.1) y mayor número de sinapomorfías. Los resultados obtenidos permiten afirmar que las especies registradas en América del Sur forman un grupo monofilético independiente de *Plionarctos*, *Tremarctos* y *Arctodus*. Esto es sumamente significativo, ya que las especies registradas en América del Sur habían sido incluidas sucesivamente por distintos autores en los géneros *Ursus* (Gervais, 1852, 1855; Winge, 1895), *Tremarctos* (Cope, 1896), *Arctotherium*, *Arctoidotherium*, *Proarctotherium*, *Pseudarctotherium* y *Pararctotherium* (ver Capítulo III) y *Arctodus* (Hay, 1902; Kurtén, 1966, 1967; Berta y Marshall, 1978; Perea y Ubilla, 1985, 1998; Berman, 1994). Debido a los resultados obtenidos en el presente análisis se optó por ubicar todas las especies registradas en América del Sur dentro del género *Arctotherium* ya que conforman un grupo monofilético definido por gran cantidad de sinapomorfías.

La monofilia de *Arctotherium* está sustentada por ocho sinapomorfías (8(1); 12(2); 18(1); 29(1); 32(1); 33(1) y 40(1)) y tres caracteres homoplásicos (10(1); 16(2) y 42(1)) presentes en el árbol de la Fig. IV.4 y en el cladograma de consenso (Fig. IV.6).

Trajano y Ferrarezzi (1994) sostienen que el M^1 tan largo como ancho o más ancho que largo es una sinapomorfía de *Arctotherium*. Este carácter fue utilizado en el presente análisis (ver carácter 19 en Capítulo II inciso II.2.2); los resultados obtenidos, permiten afirmar que ninguno de los dos “estados del carácter” constituyen una sinapomorfía de *Arctotherium*. El M^1 tan largo como ancho se encuentra en *Plionarctos*, *Arctodus*, *Arctotherium vetustum* y *A. brasiliense* y el M^1 con el diámetro máximo mesiodistal menor que el diámetro máximo labiolingual es una sinapomorfía del clado (*A. latidens* (*A. tarijense* *A. bonariense*)).

Se ha propuesto que la disposición en triángulo de los P^{1-3} constituye un carácter sinapomórfico de *Arctotherium* (Trajano y Ferrarezzi, 1994; Soibelzon, 2000). Los resultados obtenidos indican que si bien en todas las especies de *Arctotherium* los P^{1-3} se disponen en triángulo (ver carácter 16 en Capítulo II inciso II.2.2), lo mismo sucede en *Plionarctos* y, por consiguiente, este carácter no constituye una sinapomorfía sino una

de las tres homoplasias que definen a *Arctotherium* en el árbol de la fig. IV.4. Nótese que esas mismas tres homoplasias son las que definen a *Plionarctos* (*vide supra*).

La ausencia de una escotadura sobre el borde dorsal del foramen magno (Soibelzon, 2000) ha sido propuesta como un carácter distintivo entre *Arctotherium* y los otros taxones de Tremarctinae. Pero durante el estudio realizado se observó que esta escotadura se encuentra desarrollada también en *A. vetustum* y *A. brasiliense* por lo que este carácter (ver carácter 13 en Capítulo II inciso II.2.2) resultó ser una sinapomorfía del clado (*A. latidens* (*A. tarijense* *A. bonariense*)) y no de *Arctotherium*.

Arctotherium vetustum

A. vetustum se encuentra definida por dos caracteres homoplásicos (6(1), compartido con *Arctodus simus* y *Arctotherium latidens* y 27(1), compartido con el clado (*A. tarijense* *A. bonariense*)).

Esta especie descrita por Ameghino (1885) fue considerada por Berman (1994) como una especie no determinada de “*Pararctotherium*”, pero en el presente estudio se revalida (ver Capítulo III) con la adición del resto MACN 1201 (sintipo de “*Pararctotherium pamparum*” Ameghino 1904c; tipo de “*Arctotherium (Pseudarctotherium) debilis*” Kraglievich, 1928; tipo de “*Pseudarctotherium lundī*” Kraglievich y Ameghino 1940) y nuevos materiales a su hipodigma. *A. vetustum* resultó ser la especie basal del clado formado por las especies de *Arctotherium*, la posición de *A. vetustum* en los cladogramas resultantes no es sorprendente ya que posee una gran cantidad de similitudes morfológicas con *Arctodus*; en parte por esta razón Ameghino (1904c) creó el género “*Proarctotherium*” para esta especie.

La posición de *A. vetustum* dentro del clado formado por las especies de *Arctotherium* no es concordante con el registro fósil, ya que *A. vetustum* parece registrarse con posterioridad a *A. latidens*. Es necesario aclarar que ninguno de los restos fósiles asignados al taxón posee procedencia estratigráfica certera; esta ha sido inferida indirectamente a través de su procedencia geográfica, que es también bastante vaga (ver Capítulo V).

(Arctotherium brasiliense (A. latidens (A. tarijense A. bonariense)))

Este clado presenta una sinapomorfía (15(3)) y dos homoplasias (17(2)). El carácter 23 presenta en este nodo una reconstrucción ambigua.

Kraglievich y Ameghino (1940), Merriam y Stock (1925), Perea y Ubilla (1985, 1998), Berman (1994), Trajano y Ferrarezzi (1994) y Soibelzon y Bond (1998) caracterizan a “*Pararctotherium*” (= *A. tarijense*, *A. bonariense* y *A. brasiliense*) por presentar las bulas timpánicas infladas. La presencia de bulla timpánicas infladas (ver carácter 8 en Capítulo II inciso II.2.2) es una sinapomorfía de *Arctotherium* con una reversión en *A. latidens*.

Perea y Ubilla (1985, 1998), Berman (1994), Trajano y Ferrarezzi (1994) y Soibelzon y Bond (1998) caracterizan a “*Pararctotherium*” (= *A. tarijense*, *A. bonariense* y *A. brasiliense*) por presentar el canal aliesfenóideo y el foramen rotundo abriendo independientemente. Al respecto cabe destacar que si bien las tres especies presentan el carácter, no resultaron formar un clado monofilético (Fig. IV.4 y IV.5) y que la falta de información sobre el carácter (ver carácter 7 en Capítulo II inciso II.2.2) para *A. vetustum* genera una reconstrucción ambigua en el clado formado por las especies de *Arctotherium* que impide realizar inferencias sobre el comportamiento del carácter.

La ausencia de protocono en el P^d ha sido propuesta como otra característica de “*Pararctotherium*” (= *A. tarijense*, *A. bonariense*, *A. brasiliense*) (Kraglievich, 1926; Trajano y Ferrarezzi, 1994). Este carácter ha sido utilizado en el presente análisis (ver carácter 18 en Capítulo II inciso II.2.2) y ha resultado ser una sinapomorfía de *Arctotherium*, con una reversión en *A. latidens*.

La presencia de una escotadura postpalatina en forma de U ha sido considerada por Perea y Ubilla (1985) como una característica de “*Pararctotherium*” (= *A. tarijense*, *A. bonariense*, *A. brasiliense*) y la presencia de una escotadura en forma de V como característica de *A. latidens*. Trajano y Ferrarezzi (1994) sostienen que la escotadura en forma de V es una sinapomorfía de *Arctotherium (Arctotherium)* (= *A. latidens*). El carácter ha sido utilizado en el presente análisis (ver carácter 11 en Capítulo II inciso II.2.2), los resultados indican que la escotadura postpalatina en forma de V (carácter

11(1)) es un carácter homoplásico que comparten *A. simus* y *A. latidens*, mientras que la escotadura en forma de U se presenta en todos los restantes taxones de este análisis.

La pequeña extensión del paladar por detrás de los M^2 fue un carácter utilizado por Perea y Ubilla (1985) para diagnosticar a “*Pararctotherium*” (= *A. tarijense*, *A. bonariense*, *A. brasiliense*). Soibelzon (2000) sostiene que “la distancia entre el borde posterior del paladar y los M^2 es decreciente en el sentido *Arctodus*, *Arctotherium* (= *A. latidens*) y *Pararctotherium* (= *A. tarijense*, *A. bonariense*, *A. brasiliense*)” y utiliza este carácter para separar genéricamente a las formas registradas en América del Norte de las registradas en América del Sur. En el presente análisis este carácter (número 12) resultó ser una autapomorfía de *Arctodus simus* en estado 1 (*vide supra*) y una sinapomorfía de *Arctotherium* en estado 2 (*vide supra*), corroborándose la propuesta de Soibelzon (2000). El carácter es incomparable para *A. bonariense*.

A. brasiliense

En el presente análisis la especie *A. brasiliense* está definida por dos caracteres homoplásicos(0(0) y 41(0)).

Arctotherium brasiliense es el taxón basal de este clado, fue una especie originalmente descrita por Lund en 1839 bajo el género *Ursus*, fue luego incluida sucesivamente bajo los géneros *Arctotherium*, “*Pseudarctotherium*”, “*Pararctotherium*”, *Arctodus* y “*Arctodus (Pararctotherium)*”.

La posición del taxón dentro del clado de los “osos de rostro corto” ha sido objeto de controversia desde que Kurtén (1967) propuso que *A. brasiliense* era una forma intermedia entre *Arctodus* y *Arctotherium* incluyéndola dentro del primer género. Esta propuesta no fue aceptada por Trajano y Ferrarezzi (1994), quienes basándose en su hipótesis filogenética sostienen que *A. brasiliense* es el taxón más derivado de la subfamilia (Fig. IV.1 y IV.2). Al respecto es necesario realizar algunos comentarios:

- El taxón más basal del clado formado por las especies de *Arctotherium* es *A. vetustum*. Esta especie no era conocida por Kurtén, y tampoco fue considerada por Trajano y Ferrarezzi (1994) en su análisis filogenético.

- Trajano y Ferrarezzi (1994) sostienen que aunque no encontraron ninguna apomorfía “segura” para *A. brasiliense*, su pequeño tamaño constituye una autapomorfía dentro del clado formado por las especies de *Arctotherium*. Si bien dentro de ese clado *A. brasiliense* es el único que presenta pequeño tamaño, el carácter es homoplásico ya que también está presente en *Tremarctos* (taxón que los autores incluyeron en su análisis), así como también en *Plionarctos* que presenta tamaño semejante y aún menor que *A. brasiliense*.

De lo antedicho se desprende que en realidad Trajano y Ferrarezzi (1994) forzaron los caracteres para obtener el resultado deseado y que si bien *A. vetustum* es el taxón basal del clado, la propuesta de Kurtén (1967) es coherente con a los resultados obtenidos en el presente análisis.

Vale aclarar que, como sucedía con *A. vetustum* (*vide supra*), la posición de *A. brasiliense* en el cladograma es incongruente con su registro fósil, ya que este se registra con posterioridad a los registros de *A. latidens*. Pero, es también importante aclarar, que si bien todos los registros de *A. brasiliense* han sido considerados de Edad Lujanense (*sensu lato*), existe una gran incertidumbre sobre la verdadera procedencia estratigráfica de estos materiales ya que han sido hallados fuera de contexto estratigráfico (ver Capítulo V).

(*A. latidens* (*A. tarijense* *A. bonariense*))

En el presente análisis este clado se encuentra sustentado por seis sinapomorfías (13(1); 19(2); 20(1); 22(2); 28(2) y 30(2)) y una homoplasia (4(1), compartido con *A. simus*).

Este clado es el que presenta mayor número de sinapomorfías luego del clado formado por las especies de *Arctotherium*. Es interesante señalar que todas las sinapomorfías del clado, con una sola excepción, están relacionadas a caracteres relevados sobre los molares superiores.

La posición de *A. latidens* con respecto a *A. tarijense* y *A. bonariense* en este clado es coherente con el registro fosil, ya que *A. latidens* se registra durante el Ensenadense (Pleistoceno Inferior a Medio) y las otras dos especies durante el Bonaerense y Lujanense (Pleistoceno Medio a Superior) (ver Capítulo V).

Arctotherium latidens

En el presente análisis *A. latidens* se encuentra definida sólo por caracteres homoplásicos (0(2); 2(2); 3(1); 6(1); 8(0); 11(1); 12(0); 15(2); 18(0); 42(0).

Dentro de esta especie se encuentran los individuos de mayor tamaño entre las especies registradas en América del Sur; sólo *Arctodus simus*, entre las especies registradas en América del Norte, presenta tamaños semejantes y aun levemente mayores.

Es interesante remarcar que de los diez caracteres homoplásicos que definen a *A. latidens*, cinco son paralelismos con *A. simus*. En este sentido, vale la pena discutir la posibilidad de que estos caracteres compartidos pueden estar relacionados con el gran tamaño de los individuos de estos dos taxones: el gran tamaño del cráneo está obviamente relacionado con el tamaño de los individuos, en cuanto al gran desarrollo de la cresta sagital, la forma estrecha de la caja craneana, los arcos cigomáticos sobresalientes con el ángulo posterior pronunciado y la escotadura postpalatina en forma de V, existe la posibilidad de que estén relacionados con el tamaño ya que los mismos caracteres los presenta *Ursus spelaeus* (Ursidae: Ursinae) que es el taxón con individuos de mayor tamaño dentro de los Ursinae. Por otra parte, también existe la posibilidad de que estos caracteres (o al menos algunos de ellos) estén relacionados con la pertenencia de los tres taxones a un nicho trófico semejante, como fue postulado por algunos autores (ver Capítulo VI), pero esta segunda posibilidad parece menos probable ya que si bien *U. spelaeus* y *A. simus* poseen series dentarias morfológicamente semejantes, *A. latidens* (y las otras dos especies que conforman el clado) presentan las mayores innovaciones en lo referente a la morfología de los molares dentro de los Tremarctinae.

(A. tarijense A. bonariense)

Este clado es el que presenta mayor valor de “Bremer support” relativo, se encuentra sustentado por una sinapomorfía Q3(1) y un carácter homoplásico (27(1), paralelismo con *A. simus* y *A. vetustum*).

La conformación de un clado monofilético formado por estas dos especies es coherente con las propuestas sistemáticas previas que ubicaban a los dos taxones bajo el género “*Pararctotherium*”, pero estos resultados no sustentan la inclusión de *A. vetustum* y *A. brasiliense* dentro de “*Pararctotherium*” como fuese propuesto por otros autores (*vide supra*).

A. tarijense

Este taxón se encuentra definido por un carácter homoplásico (41(0)).

Los P₁₋₃ se disponen siempre en triángulo sobre la mandíbula en *A. tarijense* como observara Ameghino (1904c) sobre el tipo de “*Prarctotherium enectum*”, pero debido a que tanto *A. brasiliense* como *A. bonariense* presentan polimorfismo al respecto, este carácter (número 31) no puede ser considerado una autapomorfía de *A. tarijense*.

A. bonariense

Esta especie presenta una autapomorfía (32(2)).

IV.6. CONCLUSIONES

a. Los Tremarctinae son considerados un grupo monofilético definido por nueve caracteres de los cuales tres ya habían sido utilizados por otros autores y los otros seis se obtuvieron en el presente análisis. Se demostró que cuatro caracteres considerados sinapomórficos por otros autores no constituían sinapomorfías de la subfamilia. Tres caracteres considerados sinapomorfías por autores anteriores no fueron incluidos en el análisis por diferentes razones (ver inciso II.6). Es importante remarcar que de los nueve caracteres de la subfamilia cinco corresponden a los relevados sobre el M₁.

b. *Plionarctos* es un género no diagnosticado, definido por tres caracteres homoplásicos; es el único taxón que cambia de posición en los dos cladogramas obtenidos debido probablemente a que aún resta mucho por conocer sobre su morfología ya que los restos atribuidos son escasos y fragmentarios.

c. *Tremarctos* es un género monofilético que presenta dos sinapomorfías y dos homoplasias, mientras que las dos especies están definidas sólo por caracteres homoplásicos.

d. Se confirma que el clado de los “osos de rostro corto” (formado por *Arctodus* + *Arctotherium*) es un grupo natural, como postulara Kurtén (1967), que presenta tres sinapomorfías y una homoplasia. Estos resultados contradicen los obtenidos por Trajano y Ferrarezzi (1994).

e. Se corrobora la monofilia de *Arctodus*, ya que contra la opinión de Trajano y Ferrarezzi (1994), las especies del género comparten una sinapomorfía y una homoplasia.

En cuanto a las especies del género, *A. pristinus* se encuentra diagnosticada por una homoplasia y *A. simus* por siete caracteres homoplásicos todos ellos compartidos con *Arctotherium*.

f. Las cinco especies reconocidas del género *Arctotherium* forman un grupo monofilético diagnosticado por ocho sinapomorfías y cuatro homoplasias. Este clado es el que presenta mayor valor de “Bremer support” absoluto. Estos resultados invalidan la posición de Merriam y Stock (1925) y Paula Couto (1943) quienes incluían todas las especies del clado de los “osos de rostro corto” en el género *Arctotherium*; Kurtén (1966, 1967), Perea y Ubilla (1985; 1998) y Berman (1994), entre otros, quienes incluyeron las especies registradas en América del Sur en el género *Arctodus*. Los resultados obtenidos concuerdan con Kraglievich (1926), Kraglievich y Ameghino (1940), Trajano y Ferrarezzi (1994), Cartelle (1998) y Soibelzon (2000) quienes sostenían la pertenencia de las especies australes a un género distinto de *Arctodus*.

A. vetustum es el taxón basal del clado formado por las especies de *Arctotherium* y se encuentra definido por dos caracteres homoplásicos, esto invalida la sinonimización de parte del hipodigma del taxón con *A. tarijense* efectuada por Berman (1994).

La especie *A. brasiliense* se encuentra definida por dos caracteres homoplásicos. Se confirma la propuesta de Kurtén (1967) en el sentido de que *A. brasiliense* no es un taxón estrechamente relacionado con el clado (*A. tarijense* *A. bonariense*), como fuera

propuesto por varios autores (*vide supra*), sino que es una forma primitiva dentro del clado formado por las especies de *Arctotherium*.

El clado (*A. latidens* (*A. tarijense* *A. bonariense*)) se encuentra sustentado por seis sinapomorfías y una homoplasia. Dado que las tres especies del clado son las de registro más abundante en la región pampeana, cabe la posibilidad de que la diversificación del clado se haya producido en esta región.

En el presente análisis *A. latidens* se encuentra definida sólo por caracteres homoplásicos.

El clado formado por *A. tarijense* y *A. bonariense* es el que presenta mayor valor de “Bremer support” relativo, se encuentra sustentado por una sinapomorfía y un carácter homoplásico.

La especie *A. tarijense* se encuentra definida por una homoplasia, mientras que *A. bonariense* presenta una autapomorfía.

g. Los caracteres relevados sobre las series dentarias han sido sumamente informativos en el caso particular de los taxones australes; es interesante señalar que las principales innovaciones sobre los molares inferiores se encuentran en el clado formado por las especies de *Arctotherium*, mientras que las observadas sobre los molares superiores se presentan en el clado (*A. latidens* (*A. tarijense* *A. bonariense*)).

IV.7. CONSIDERACIONES SOBRE EL POSIBLE SIGNIFICADO DE ALGUNOS CARACTERES DE LOS DIENTES DECIDUOS DE *A. TARIJENSE*.

Normalmente la dentición de los mamíferos se reemplaza una vez, condición denominada difiodoncia, de modo tal que la primera generación dentaria es llamada primaria y la segunda secundaria. Tanto los dientes deciduos como los molares pertenecen a la generación primaria. Como Jernvall (1995) observó, los últimos dientes deciduos siempre recuerdan a los primeros molares. En este sentido, la morfología de la corona del DP⁴ y del dP₄ en los úrsidos, es muy similar a aquella del M¹ y M₁ respectivamente. Además el DP⁴ ocluye sobre el dP₄ en forma muy semejante a la que

lo hacen el M^1 y M_1 . Por otra parte, los premolares definitivos (excepto el P^4) son dientes de corona mucho más simple que aquella de los molares.

Si se compara la morfología del DP^4 y dP_4 con la del M^1 y M_1 respectivamente, pueden observarse algunas diferencias morfológicas entre estos dos pares de dientes. Por otra parte, esos mismos caracteres pueden observarse en el M^1 y M_1 de otros tremarctinos y alguno de ellos en la subfamilia Ursinae.

El contorno del borde lingual del DP^4 de *A. tarijense* es francamente convexo como el del M^1 de *A. latidens* y *A. brasiliense*, mientras que el contorno del borde lingual del M^1 de *A. tarijense* es solo levemente convexo. En los otros Tremarctinae (excepto *A. bonariense* donde es levemente convexo) es recto al igual que en la mayoría de los Ursinae. En *U. arctos* y *U. spelaeus* el borde lingual del DP^4 es levemente convexo.

El protocono del DP^4 de *A. tarijense* es la cúspide de mayor tamaño del borde lingual, esta condición se observa solo en el M^1 de *A. latidens* dentro de los Tremarctinae y en el DP^4 de los Ursinae. El DP^4 de *A. tarijense* presenta un parastilo bien diferenciado, que es vestigial en el M^1 de las otras especies de *Arctotherium* (excepto *A. brasiliense*) y se encuentra bien desarrollado en el M^1 de *Arctodus*, *Tremarctos* y *Plionarctos* y en los ursinos.

El contorno del dP_4 de *A. tarijense* (Fig. IV.8 B) es más similar al del M_1 de *A. latidens* que al del M_1 de *A. tarijense* y las otras especies de *Arctotherium*. Mientras que el contorno del M_1 de los otros taxones de la subfamilia es bastante diferente al de *Arctotherium* y recuerda más al de los Ursinae. El entocónido del dP_4 de *A. tarijense* se encuentra representado por una sola cúspide ubicada en el ángulo distolingual del talónido, a diferencia de lo observado en el M_1 de todos los Tremarctinae dónde el entocónido se encuentra formado por dos o tres cúspides ubicadas sobre el borde lingual del talónido. Algunos Ursinae como *U. americanus* presentan la misma configuración del entocónido que el dP_4 de *A. tarijense*, otros como *U. arctos* y *U. spelaeus* presentan la condición observada en el M_1 de los Tremarctinae.

El hipocónido del dP₄ de *A. tarijense* es grande y se encuentra representado por una sola cúspide como en el M₁ de *A. latidens*. En el M₁ de todos los otros Tremarctinae el hipocónido se encuentra representado posee dos ápices separados por un surco y se encuentra elongado en sentido mesiodistal. En los Ursinae el hipocónido del M₁ presenta la misma morfología que la del mismo diente de *A. latidens* y la del dP₄ de *A. tarijense*. Es importante remarcar que la multiplicación de las cúspides principales en los molares de *U. spelaeus* es común (Torres, 1988).

En suma, el dP₄ y el DP⁴ de *A. tarijense* parecen poseer un grupo de caracteres generalizados, desafortunadamente es imposible comparar estas piezas con sus homólogas de otros tremarctinos. Por esta razón, no se ha podido incluir estos dientes en el análisis filogenético realizado y no se puede saber en qué medida los caracteres relevados sobre piezas deciduas afectarían o no los resultados obtenidos.

Sobre la base de lo expuesto arriba, podríamos preguntarnos si, al menos en los Ursidae, los dientes de leche son morfológicamente más conservadores que los definitivos. Mottl (1934 in Koby, 1952) comparó la morfología del dP₄ de *U. spelaeus* con la del M₁ del mismo taxón y observó algunas características que consideró “primitivas”. Koby (1952) consideró que las deducciones de Mottl no estaban suficientemente fundamentadas. En otros mamíferos se han observado las dos posibilidades, esto es que los dientes de leche presenten caracteres más “avanzados” que los definitivos (e.g. algunos marsupiales; Goin, com. pers.) o más “primitivos” (e.g. homínidos; Von Koenigswald, 1967). En realidad, se necesita mucho más material para responder la pregunta planteada, pero las observaciones realizadas sobre la morfología del cuarto premolar de leche superior e inferior de *A. tarijense* parecen ser un buen punto de partida.

“Tierra y vida evolucionan juntas” (L. Croizat, 1964.)

V. MARCO ESPACIO-TEMPORAL

V.1. INTRODUCCIÓN

En este capítulo se analiza la distribución geográfica y estratigráfica de los Tremarctinae, con especial énfasis en aquellos taxones registrados en la Argentina. Asimismo se realizan algunas consideraciones bioestratigráficas y biogeográficas. También se exploran dos métodos no utilizados tradicionalmente, el de los árboles evolutivos (Smith, 1994) y el del índice de consistencia estratigráfica (SCI) (Huelsenbeck, 1994; Benton y Hitchin, 1996; Hitchin y Benton, 1997; Wills, 1999; Wagner, 2000).

V.1.1. Cronología y bioestratigrafía del Cuaternario en la región pampeana

Florentino Ameghino fue el primero en desarrollar un esquema cronológico del Cenozoico de América del Sur (ver Ameghino, 1880, 1889, 1900-1903, 1909, 1910). Posteriormente se desarrollaron síntesis sobre la geología y cronoestratigrafía del Pleistoceno-Holoceno en la región pampeana (ver Rusconi, 1937, 1938; Frenguelli, 1950, 1957; Pascual *et al.*, 1965; Pascual y Fidalgo, 1972; Fidalgo *et al.*, 1973, 1975).

Pascual *et al.* (1965) introducen el concepto de “South American Land Mammal Age” (SALMA) que ha sido ampliamente utilizado (ver Marshall *et al.*, 1983, 1984, 1992; Flynn y Swisher, 1995). Cione y Tonni (1995a y b; 1996) y Tonni *et al.* (1999a y b) discuten la validez de las SALMA y proponen un nuevo esquema bioestratigráfico para la región pampeana sobre la base de una escala temporal local.

La actual escala cronoestratigráfica para el Cenozoico superior continental está basada en un conjunto de biozonas definidas para el sector bonaerense de la región pampeana (Fig. V.1). La escala comprende las siguientes unidades (ver Cione y Tonni, 1999): Marplatense, subdividido en Barrancalobense (Biozona de *Platygonus scagliai*), Vorohuense (Biozona de *Akodon (A.) lorenzinii*), Sanandresense (Biozona de *Ctenomys chapadmalensis*), Ensenadense (Biozona de *Tolypeutes pampaeus*), Bonaerense

(Biozona de *Megatherium americanum*), Lujanense (Biozona de *E. (Amerhippus) neogeus*) y Platense (Biozona de *Lagostomus maximus*).

En esta escala, el Marplatense representa al Plioceno Superior, la base del Ensenadense probablemente incluya al Plioceno más superior, mientras que el resto del Ensenadense, Bonaerense y Lujanense representan al Pleistoceno; el Platense comienza en el Holoceno inferior (en torno a 8,5 ka).

Tonni *et al.* (1999b) señalan que el límite entre las biozonas de *Tolypeutes pampaeus* (Ensenadense) y de *Megatherium americanum* (Bonaerense) coincide con el de las Formaciones Ensenada y Buenos Aires, al menos en el norte de la provincia de Buenos Aires. Por otra parte, la fauna de la Biozona de *Tolypeutes pampaeus* se extiende hasta la base del cron C1n, donde a las especies características se le suma un conjunto de taxones indicadores de condiciones ambientales más áridas y frías (por ej.: *Eligmodontia*, *Microcavia*, *Zaedyus*). En consecuencia, a base de la información magnetoestratigráfica, la parte más superior del Ensenadense tendría una antigüedad menor a 0,78 Ma.

Los trabajos realizados en la región pampeana en los últimos años permiten confirmar la existencia de una clara división bioestratigráfica que sustenta la idea original de Ameghino (1889) sobre la existencia de una división en la parte superior de su “Formación Pampeana” (“Pisos Bonaerense y Lujanense”) (Cione y Tonni, 1995b). Las capas bonaerenses no difieren litológicamente de las capas basales del Lujanense presentes en las divisorias. No obstante, el Bonaerense y el Lujanense difieren bioestratigráficamente. Los estratos del Bonaerense corresponden a la biozona de *Megatherium americanum*, mientras que los del Lujanense a la de *E. (Amerhippus) neogeus*. La edad exacta del límite Ensenadense-Bonaerense no se conoce, pero es menor a 0,78 Ma y posiblemente se ubica en torno a 0,5 Ma (Tonni y Cione, 1999). La mayor antigüedad de la biozona de *E. (Amerhippus) neogeus* (Lujanense) sería de 0,13 Ma (Pardiñas *et al.*, 1996), mientras que la menor antigüedad sería de 8500 años AP (Tonni *et al.*, 1999b).

V.1.2. El registro fósil de la subfamilia Tremarctinae (Fig. V.2)

El biocrón de la subfamilia Tremarctinae comprende el lapso temporal que va desde la parte más temprana del Mioceno tardío (Hemphilliense Medio) hasta la actualidad.

En América del Norte se registran desde el Hemphilliense Medio (parte más temprana del Mioceno tardío) hasta el Rancholabrense (Pleistoceno Superior a Holoceno Inferior). Los registros en América Central son sumamente escasos y mal conocidos. En América del Sur los registros fósiles más antiguos corresponden al Ensenadense (Pleistoceno Inferior a Medio) y los más modernos al Lujanense (Pleistoceno Superior a Holoceno Inferior). También en América del Sur se encuentra la única especie actual (*Tremarctos ornatus*).

Plionarctos sp. proveniente de sedimentos asignados al Hemphilliense medio (Mioceno tardío más temprano (7.05 Ma; ver Tedford y Martin, 2001) constituye el registro más antiguo de la subfamilia Tremarctinae. *P. edenensis* se registra en el Hemphilliense tardío (Mioceno tardío) y *P. harroldorum* en el Blanquense temprano (Plioceno Inferior). El género *Plionarctos* no ha sido registrado con posterioridad al Plioceno Inferior.

El biocrón de *Tremarctos* abarca desde el Blanquense III (Plioceno Superior) hasta la actualidad. *T. floridanus* se registra desde el Blanquense III (Plioceno Superior) hasta el Rancholabrense (Pleistoceno Superior a Holoceno Inferior), mientras que *T. ornatus* sólo se registra en la actualidad (ver Kurtén, 1966).

Arctodus se registra entre el Blanquense IV (Plioceno Superior) y el Rancholabrense (Pleistoceno Superior a Holoceno Inferior). El biocrón de *A. pristinus* abarca el Blanquense IV (Plioceno Superior) y el Irvingtoniense (Pleistoceno Inferior a Medio) y el de *A. simus* el Irvingtoniense (Pleistoceno Inferior a Medio) y el Rancholabrense (Pleistoceno Superior a Holoceno Inferior) (ver Kurtén, 1967).

Arctotherium se ha registrado en el Ensenadense, Bonaerense y Lujanense (*vide infra*).

Los registros más modernos de osos en América del Sur corresponden a materiales hallados fuera de la Argentina. El más reciente de los dos proviene de la “cueva de los Chingues” (Parque Nacional Pali Aike 52° 05' 37" S / 69° 44' 31" O, Magallanes), Chile. Se trata de un I² (UMAG 53643) de *A. tarijense*. (ver Prevosti *et al.*, ms). Este material fue hallado en la grilla 3D a unos 90–95 cm de profundidad, la antigüedad es de $\approx 11,210 \pm 50$ 14C años AP (13,410-13,010. años cal AP) (San Roman *et al.*, 2000). El segundo es un cráneo con mandíbula y otros elementos asignados en esta tesis a *A. tarijense* (GALY s/n; ver Perea y Ubilla, 1983), procede del margen derecho del arroyo Gutiérrez, Departamento de Río Negro, República Oriental del Uruguay; Fm. Dolores. Según Ubilla y Perea (1999) la antigüedad de los sedimentos portadores sería de 11,600 \pm 130 años AP).

En América del Norte los registros más modernos corresponden a las especies *A. simus* (9,630 \pm 60 años AP (Gobetz y Martin, 2001); 10.800 años AP (Gillette, 1996); 11.420 \pm 110 años AP (Gillette and Madsen, 1992); 12.000 años AP (Emslie y Czaplewski, 1985); 12.650 \pm 350 años AP (Kurtén y Anderson, 1980); 12.650 \pm 70 años AP (Nelson y Madsen, 1983); 26.000 años AP (Ashworth, 1999); 40.000-10.000 años AP (Guthrie, 1990)) y *T. floridanus* (10.500 años AP (ref.1, 1998); 7432 \pm 300 años AP (C-823)).

V.1.3. Distribución geográfica de la subfamilia Tremarctinae (Fig. V.3)

Los Tremarctinae se distribuyen exclusivamente en América, desde Alaska hasta el sur de Chile. El registro de *Arctotherium* sp. en la Cueva de los Chingues (Chile) (Prevosti *et al.*, en prensa) constituye el registro más austral de un Ursidae en el mundo.

En América del Sur se los ha registrado en estado fósil en Venezuela, Bolivia, Brasil, Uruguay, Chile y la Argentina. En Venezuela se han hallado dos restos asignados a la especie *A. brasiliense* (Yerena Ocando, 1987; Linares, com. pers.); los registros de Bolivia corresponden a las especies *A. latidens*, *A. tarijense* y *A. brasiliense*; en Brasil se registra *A. brasiliense* y al menos un registro correspondería a *A. vetustum* (ver capítulo III). Los registros comentados para Bolivia y Brasil carecen de un adecuado marco estratigráfico, lo que hace imposible realizar una asignación temporal precisa. El registro de *A. brasiliense* en Venezuela corresponde al Pleistoceno Superior y Holoceno

Inferior. En Uruguay se registra *A. tarijense* en el Lujanense Superior; en el sur de Chile existen dos registros muy fragmentarios de *Arctotherium*: uno corresponde a la especie *A. tarijense* y el otro a *Arctotherium* sp., también correspondientes al Lujanense Superior. En la Argentina se registran todas las especies del género menos *A. brasiliense*, el registro más completo procede de la provincia de Buenos Aires; también existen registros para Santa Fe, San Luis y Entre Ríos (*vide infra*).

V.1.4. Gran Intercambio Biótico Americano (GABI)

Los Tremarctinae formaron parte del GABI y por esta razón, se realizan a continuación algunas consideraciones sobre este evento.

Los biogeógrafos han reconocido, desde hace tiempo, el intercambio que se produjo durante el Cenozoico tardío entre las biotas Americanas, previamente separadas, como un monumental experimento natural: el Gran Intercambio Biótico Americano (GABI) (Marshall et al., 1982a).

El primero en reconocer el GABI fue Wallace (1876), pero ha tomado otros cien años de intensos estudios paleontológicos por parte de Ameghino, Mathew, Scott, Patterson, Simpson, Pascual, Webb y otros el clarificar los patrones de dispersión (Marshall et al., 1982b).

Durante los últimos 20 años, se perfeccionaron los métodos de datación isotópica y se afinó el esquema bioestratigráfico americano, obteniéndose un mayor detalle sobre el evento (e.g. tiempo y modo de dispersión, rangos de extinción y origen de las sucesivas faunas). De esta forma el GABI es uno de los procesos de mezcla de faunas continentales mejor documentados.

El GABI, considerado por Simpson como un experimento biológico, es un evento que proporciona un fascinante caso de estudio sobre los efectos combinados de dispersión, interacción interespecífica, extinción y evolución de la diversidad biológica. La mayor parte de la información involucra mamíferos, debido en parte a su más rico registro fósil. Notablemente los efectos del intercambio parecen ser un tanto diferentes en otros organismos terrestres, como anfibios, reptiles, aves y plantas (Brown y Lomolino, 1998).

La formación del Istmo de Panamá (que conecta América del Norte y del Sur) fue un proceso largo y complejo que se extendió durante los últimos 15 Ma, con consecuencias fundamentales para la circulación oceánica, los patrones climáticos globales, y la biogeografía, ecología, y evolución de los organismos marinos y terrestres (Jones y Hasson, 1985; Stehli y Webb, 1985).

El establecimiento del Istmo de Panamá durante el Neógeno Tardío cerró la conexión oceánica que permanecía abierta desde el Mesozoico y simultáneamente unió dos grandes masas continentales aisladas (Cronin y Dowsett, 1996). Este fue un evento clave para la evolución biótica tropical, permitiendo el intercambio de especies terrestres entre América del Sur y del Norte (Marshall, 1988) y aislando a los organismos marinos del Océano Pacífico de los del Océano Atlántico y Mar Caribe (Jones y Hasson 1985; Stehli y Webb, 1985).

El cierre del istmo fue la culminación una historia geológica extensa que involucró el crecimiento y migración del arco volcánico de América Central en la unión de las placas Pacífica y del Caribe, y su colisión con América del Sur (Coates y Obando, 1996). El arco volcánico fue profundamente modificado durante el proceso por acreción de terrenos tectónicos alóctonos y por la subducción de dorsales oceánicas asísmicas. Esto llevó a la formación de numerosas cuencas sedimentarias, inicialmente formadas como cuencas de ante y retro arco, interconectadas a lo largo del extenso archipiélago. Más tarde reducidas a un istmo subcontinuo con dos o tres corredores marinos; y que finalmente emergieron como una barrera marina completa alrededor de 3.1 y 2.8 Ma antes del presente. Durante el Plioceno Superior se produjo el establecimiento definitivo del istmo, aún que pudieron haber ocurrido interrupciones temporarias de esta barrera debido a cambios eustáticos (Coates y Obando, 1996).

Tradicionalmente se reconocieron dos eventos de intercambio en el marco del GABI. Uno durante el Mioceno Superior y el Plioceno Inferior cuando ingresan los “Heraldos” (e.g. Procyonidae) (Simpson, 1950 y Webb, 1976) y otro que comenzó en el Plioceno Superior y continúa en la actualidad, cuando se produce el intercambio masivo de faunas entre América del Norte y del Sur.

Webb (1991) utiliza un modelo ecogeográfico de dos fases para explicar el resultado asimétrico del GABI. Durante las fases interglaciales húmedas los trópicos se encontraban dominados por pluviselvas y el principal movimiento biótico fue desde la Amazonia hacia América Central y sur de México. Durante las fases glaciales áridas, los hábitats de savana se extendieron ampliamente a través de los trópicos. Ya que el área disponible en las zonas templadas del norte fue seis veces mas grande que en el sur los inmigrantes del norte superaron en número a los del sur. Una predicción de esta hipótesis es que los inmigrantes del norte pudieron alcanzar latitudes mas altas en América del Sur que los inmigrantes del sur en América del Norte. Otra predicción es que las familias exitosas del norte involucradas en el intercambio experimentaron gran parte de su diversificación filogenética en latitudes bajas de América del Norte antes del intercambio.

V.1.5. Hipótesis biogeográficas sobre la distribución de *Arctotherium*

Es interesante señalar que Florentino Ameghino (1885) basándose en la procedencia estratigráfica incorrecta de un resto fósil (MACN 1277, tipo de *A. vetustum*), al que cree procedente del “Mesopotamiense” (Mioceno Superior) de Entre Ríos, propone que los Tremarctinae se habían originado en América del Sur a partir de un grupo de subursidos primitivos. Años después, el mismo Ameghino (1906) retoma el tema del origen de los Tremarctinae y expresa “...se han descubierto restos de verdaderos úrsidos en el Mioceno de Europa, y, lo que resulta más curioso, pertenecientes a géneros que, como *Ursavus*, entran indiscutiblemente en el mismo grupo que los *Arctotherium*”. “Por consecuencia para explicar la existencia de Ursidos primitivos del grupo de los Arctotéridos en el terciario medio de Europa y en el terciario medio de la Argentina, es fuerza admitir que esos animales pasaron de uno a otro continente por sobre tierras que ligaban a América del Sur con África”. Esta propuesta fue tomada también por Carlos Ameghino (1916b), pero Merriam, Stock y Moodye (1916), Merriam y Stock (1925) y Kraglievich (1926) ponen en duda la procedencia estratigráfica del resto en cuestión y con ello la propuesta de Ameghino (1885, 1906), sosteniendo que las especies registradas en América del Sur se originaron en América del Norte.

Kraglievich (1926) propone dos eventos independientes de dispersión desde América del Norte a América del Sur para explicar el origen de la especie Ensenadense

y las bonaerenses y lujanenses. Trajano y Ferrarezzi (1994) no acuerdan con la propuesta de Kraglievich (1926) y sostienen que un sólo evento de dispersión es necesario para explicar el origen de *Arctotherium*: ...sólo un evento es necesario para explicar el origen de *Arctotherium*. Por lo tanto los subclados *Arctotherium* (*Arctotherium*) y *A. (Pararctotherium)* son más parsimoniosamente explicados como originados y diferenciados en América del Sur, luego del establecimiento de un ancestro común en el continente. Otra explicación posible para el origen de estos taxones (se refieren a *Arctodus* y *Arctotherium*) es la hipótesis de que el ancestro estuviera ampliamente distribuido en los dos continentes y que un subsecuente evento de vicariancia fuera el responsable del aislamiento y diferenciación de los géneros *Arctodus* y *Arctotherium* respectivamente en América del Norte y del Sur. La distribución geográfica de las especies sudamericanas y norteamericanas de *Tremarctos* presenta un problema similar. El conocimiento actual de la filogenia y zoogeografía de los Tremarctinae aparece como insuficiente para sostener hipótesis específicas sobre el centro de origen de la subfamilia y sus géneros o para decidir entre el rol de la dispersión o vicariancia en la historia evolutiva de estos osos.

Cartelle (1998) expresa: Nos parece que la presencia de *Tremarctos* y *Arctotherium* en América del Sur es resultado de dos radiaciones independientes. Es posible que el evento que propició la inmigración de *Arctotherium* haya sido anterior. Adaptaciones subsecuentes habrían producido la diversificación del taxón.

V.2. ESPACIO, TIEMPO Y FORMA

V.2.1. El registro de *Arctotherium* en la Argentina

La reconstrucción del registro fósil de los úrsidos en la Argentina presenta serios problemas debido a la falta de indicaciones precisas de la procedencia estratigráfica de gran parte de los restos fósiles, sobre todo aquéllos colectados en sedimentos de Edad Bonaerense y Lujanense en ríos y arroyos. Esto impone severas restricciones a la hora de acotar los biocrones de aquellas especies registradas entre el Pleistoceno Medio y el Holoceno Inferior.

Es importante remarcar que si bien el primer registro de *Arctotherium* en América del Sur corresponde al Ensenadense, el taxón debería registrarse desde el Marplatense

ya que el primer registro de su grupo hermano en América del Norte corresponde al Blanquense IV (Plioceno Superior).

Ensenadense

Durante esta Edad ha sido registrada una sola especie, *Arctotherium latidens*.

Los restos más antiguos y más numerosos de *A. latidens* proceden de las “toscas del río de La Plata”, esto es de la parte superior del Ensenadense. Si bien es cierto que un resto de esta especie ha sido referido al “Puelchense”, los argumentos expuestos por Cione y Tonni (1995b) son concluyentes en el sentido de que, dado los métodos de extracción y las características de los sedimentos portadores, esa asociación es el resultado de la mezcla de elementos de distinta antigüedad.

Respecto de la antigüedad de las “toscas del río de La Plata” no se poseen datos absolutos. Sin embargo, pueden extrapolarse datos a partir de la magnetoestratigrafía. Los estudios realizados por Tonni et al. (1999b) en una cantera de los alrededores de la ciudad de La Plata, permitieron determinar que niveles topográfica y faunísticamente correspondientes a las “toscas del río de La Plata”, corresponden al cron C1r2r, ubicados 6 – 7 m por debajo del cron C1r1n (Jaramillo). Cabe destacar que en la base de la secuencia no se verificó ningún evento de polaridad normal que pudiese corresponder al cron C2, aunque Bidegain (1991), en una de las tres secciones que estudió en la misma zona, determina en la base la parte superior de una “..normal zone...representing the top of the Olduvai event” (1991: 114). En suma, de acuerdo con la información magnetoestratigráfica, el sector correspondiente a las “toscas del río de La Plata” en el área estudiada por Tonni et al. (1999b) tendría una antigüedad mayor a 0,98 Ma y menor a 1,76 Ma.

En el sudeste de la provincia de Buenos Aires fueron hallados escasos restos atribuidos a *A. latidens*.

En el Museo Municipal de Ciencias Naturales “Lorenzo Scaglia” de Mar del Plata se encuentran tres ejemplares procedentes de los acantilados costeros ubicados al norte de la ciudad. El MMMP 162S procede de la parte media de la barranca frente al hogar Unzué (37° 58' 50" S y 57° 32' 28" O). De la misma localidad, pero de la base de la

barranca, procede el ejemplar MMMP 26S. Un tercer ejemplar depositado en el mencionado museo es el MMMP 48S, procedente de la base de la barranca frente al parque Camet ($37^{\circ} 54' 15''$ S y $57^{\circ} 31' 25''$ O) también al norte de la ciudad de Mar del Plata.

En el área costera al norte de Mar del Plata afloran sedimentos referibles al Ensenadense, Bonaerense, Lujanense y Platense (Tonni et al, 1992, Cione y Tonni, 1995; Cione y Tonni, 1999). Recientemente en la zona de parque Camet en un sitio ubicado a $37^{\circ} 54' 20''$ S y $57^{\circ} 31' 25''$ O, se realizó por parte de Bidegain et al. (1998) un estudio magnetoestratigráfico en el que se determinó que aproximadamente a 7 m por debajo del techo de la barranca (unos 3 m desde la base) se produce el cambio del cron C1r (polaridad reversa) al C1n (polaridad normal), no habiéndose observado ningún otro cambio de polaridad. Tentativamente puede inferirse que desde la base de la barranca y hasta unos 3 m por encima de ella, los sedimentos portadores tendrían una antigüedad menor a 0,98 Ma y mayor a 0,78 Ma. De este sector proceden los ejemplares MMMP 26S y MMMP 48S, mientras que el ejemplar MMMP 162S, procedente de la parte media de la barranca, sin indicación más precisa, podría ubicarse en la base del cron C1n, por lo cual su antigüedad resultaría menor a 0,78 Ma.

De unos 50 km al sur de Mar del Plata proceden los ejemplares MLP 87-V-5-1 y MLP 01-IV-1-1, hallados en el sector D del perfil de punta Hermengo ($38^{\circ} 17' 08''$ S y $57^{\circ} 50' 12''$ O), descrito por Tonni y Fidalgo (1982). Del lugar no se posee información magnetoestratigráfica pero a base de la fauna recuperada Tonni et al. (1998) consideran que el sector es correlacionable con la parte inferior a media de las barrancas del norte de Mar del Plata.

En el Museo Municipal "Punta Hermengo" se encuentra depositado el ejemplar MMPH 18 procedente de la base de la barranca costera ubicada a $38^{\circ}22'18''$ S y $58^{\circ}02'15''$ O, aproximadamente 5 km al sur de Mar del Sur frente a terrenos de la estancia "La Eufemia". El nivel portador corresponde a la base del sector B (Soibelzon et al., 2001c) que es correlacionable con la parte inferior a media de las barrancas costeras del norte de Mar del Plata.

A. latidens si bien no es, como la mayoría de los carnívoros, un fósil frecuente, es sí un elemento conspicuo de la Biozona de *Tolypeutes pampaeus*. La revisión sistemática de los materiales asignados a úrsidos en el Pleistoceno de la región pampeana y el análisis de la procedencia estratigráfica de los distintos materiales, permite afirmar que *A. latidens* es una especie característica del Ensenandense, cuyo biocrón se extiende desde menos de 1,76 Ma (cron C1r2r) a menos de 0,78 (base del cron C1n).

Bonaerense

La biozona de *Megatherium americanum*, correspondiente al cron C1n, representa en la región pampeana el Bonaerense (Pleistoceno Medio) (Tonni y Cione, 1999). En esta edad comienzan a registrarse las especies *A. vetustum*, *A. bonariense* y *A. tarijense*, así como gran cantidad de otros clados de origen holártico, que experimentan también un gran aumento de su diversidad (Cione y Tonni, 2001). La información disponible, hasta el momento, indica que *A. vetustum* es la única especie exclusiva del Bonaerense, ya que las otras dos se registran también en el Lujanense.

En sedimentos asignables a la base del Bonaerense han sido registrados *A. tarijense* y *A. bonariense*. El resto MACN 2667 (*A. tarijense*) proviene, según indicaciones de Ameghino (1904c), de la parte basal del Bonaerense de la ciudad de Buenos Aires; la misma procedencia tiene el resto MACN 2668 (*A. bonariense*). De las barrancas costeras 500 m al sur del Parque Camet (norte de Mar del Plata) proviene el individuo MLP 99-X-10-1 (*A. bonariense*), de sedimentos asignables también a la base del Bonaerense (Soibelzon *et al.*, 2001a).

De la parte superior del Bonaerense de Mercedes (provincia de Buenos Aires) provienen, según indicaciones de Ameghino (1904c), los ejemplares MACN 971 (*A. tarijense*) y MACN 1201 (*A. vetustum*).

De sedimentos bonaerenses de Coronel Pringles (provincia de Buenos Aires) proviene el resto MMMP 1233 (Galileo Scaglia *in* Berman, 1994) asignado, en este trabajo, a la especie *A. vetustum*.

Estudios recientes llevados a cabo por Soibelzon *et al.* (1999) revelaron la presencia de sedimentos bonaerenses en el curso medio del río Arrecifes; de estos sedimentos provienen los restos MLP 10-7 (*A. vetustum*) y 10-71 (*A. tarijense*).

Por último, dos restos de *A. tarijense* (MCA 1087, río Salto, Salto, Buenos Aires y MLP 34-VIII-1-1, Grütly, Santa Fe) provienen también de sedimentos bonaerenses.

Lujanense

La biozona de *Equus (Amerhippus) neogeus* representa en la región pampeana al Lujanense (Tonni y Cione, 1999). Esta biozona corresponde también al cron C1n. Durante esta Edad sólo se registran las especies *A. bonariense* y *A. tarijense* esta última parece tener registros más tardíos que la primera.

En el área de Centinela del Mar (38° 26' 483 S y 58° 13' 334 O), *A. tarijense* (MLP 92-XI-27-1) es la única especie registrada en sedimentos que representan la base del Lujanense (ca. 130 ka, ver Isla *et al.*, 2000).

Del río Quequén Salado provienen materiales de *A. bonariense* (MACN 9645-47 y MMCN 69-6-1) y *Arctotherium* sp. (MLP 42-VI-24-29 y); lamentablemente los colectores originales no han dejado indicaciones sobre la procedencia estratigráfica precisa de los materiales. En las barrancas de este río se encuentran sedimentos lujanenses que corresponden al lapso comprendido entre unos 130 ka y aproximadamente 12-10 ka AP (Pardiñas *et al.*, 1996).

A. tarijense es la especie con registros más modernos en el cono sur de América del Sur. Del Lujanense superior (ca. 20 ka, véase Tonni *et al.*, 1998) en el área de Camet Norte (37° 49' 42" S y 57° 29' 28" O; Santa Clara del Mar) proviene el resto MLP 92-XI-28-1 que tendría una antigüedad $24,450 \pm 150$ años AP (ver Pardiñas *et al.*, 1998); un segundo resto (MMMP 1441) proviene de la Ciudad de Mar del Plata (sin mayores precisiones), también del Lujanense Superior. Del canal aliviador del río Salado, a unos 6 km al SO de Junín (Fm. Junín (Lujanense Superior); De Salvo, *et al.*, 1969) proviene el resto MHJ 544. También del Lujanense superior, pero en el área de Luján (34° 33" S y 59° 06" O) proviene el resto MACN 2180.

Fuera de la Argentina, dos individuos de *A. tarijense* constituyen los registros más modernos de *Arctotherium*. En la República Oriental del Uruguay (arroyo Gutiérrez, Departamento de Río Negro) se registra el individuo GALY s/n, según Ubilla y Perea (1999); la antigüedad de los sedimentos portadores sería 11.650 +- 130 años radiocarbono AP. Del sur de Chile (cueva de los Chingues, Parque Nacional Pali Aike 52° 05' 37" S / 69° 44' 31" O, Magallanes) proviene el individuo UMAG 53643, cuya antigüedad es de 11,210 ± 50 años radiocarbono AP (13,410-13,010 años cal. AP; ver San Roman *et al.*, 2000).

V.2.2. Distribución geográfica de *Arctotherium* en la Argentina

En la región pampeana de la Argentina se ha registrado la mayor diversidad del grupo en América del Sur. Existen registros para las provincias de Buenos Aires, Santa Fe, San Luis y Entre Ríos. A continuación se enumeran sintéticamente las localidades donde se ha registrado cada taxón, para un mayor detalle ver el hipodigma de cada especie en el capítulo III de este trabajo.

Los registros de la provincia de Buenos Aires son los más completos de la Argentina y corresponden a las especies:

A. latidens: “toscas del río de la Plata” entre el norte de la ciudad de Buenos Aires y Punta Piedras; barrancas del litoral atlántico de la provincia de Buenos Aires entre Camet Norte y el norte de Centinela del Mar; excavaciones en las ciudad de La Plata y alrededores, Buenos Aires, San Miguel, San Pedro, Campana, Ezeiza, Ezpeleta, Burzaco y Mar del Plata. A este taxón corresponde aproximadamente el 50% del registro fósil de úrsidos en la Argentina (Fig. V.4).

A. vetustum: excavaciones en las ciudades de Mercedes y alrededores, Cnel. Pringles y Arrecifes (Fig. V.5).

A. bonariense: excavaciones en las ciudad de Luján y alrededores, Buenos Aires y Necochea; barrancas del río Quequén Salado, barrancas costeras de Felix Camet y Camet Norte; norte de la laguna de Lobos (Roque Pérez) (Fig. V.5).

A. tarijense: excavaciones en la ciudad de Buenos Aires, Mar del Plata, Luján y Mercedes; alrededores de San Nicolás; barrancas costeras de Camet Norte y Centinela del Mar; canal aliviador del río Salado (alrededores de Junín), río Salto (en la localidad de Salto), canal de desagüe N°9 (a 150 km de la bahía de San Borombón), río Arrecifes (en la localidad de Arrecifes) (Fig. V.6).

Arctotherium sp.: Tapalqué y arroyo Frías (cerca de la desembocadura del río Paraná) (Fig. V.6).

En Entre Ríos se ha registrado *A. vetustum* (Arroyo Alcaráz y río Paraná a la altura de Villa Urquiza) (Fig. V.5). En San Luis se registra *Arctotherium* sp. (Las Lagunitas). Por último, en Santa Fe se ha registrado *A. tarijense* (Grütly) y *Arctotherium* sp. (río Carcarañá) (Fig. V.6).

V.2.3. Consideraciones biogeográficas

Cartelle (1998) y Trajano y Ferrarezzi (1994) (en su primer hipótesis), sostienen que la presencia de *Arctotherium* en América del Sur puede explicarse simplemente como un evento de dispersión desde América del Norte hacia América del Sur (en el marco del Gran Intercambio Biótico Americano). Trajano y Ferrarezzi (1994) (en su segunda hipótesis) consideran que un ancestro común al clado de los “osos de rostro corto” pudo haber estado ampliamente distribuido en América y que debido a un evento de vicariancia surgió *Arctodus* en América del Norte y a *Arctotherium* en América del Sur.

Si bien el GABI ha sido considerado tradicionalmente como un evento de dispersión (*vide supra*), no es sencillo inclinarse por la de dispersión o por la vicariancia en relación con el origen de los úrsidos sudamericanos, debido al insuficiente conocimiento actual del registro fósil entre el sur del istmo de Panamá y el norte de Bolivia. Esto imposibilita conocer las formas que habitaron la mayor parte de América del Sur. Sólo se conoce una referencia sobre el registro de un oso fósil (*A. brasiliense*) en el norte de América del Sur (Venezuela); ésta se encuentra en el trabajo de tesis doctoral de Yerena Ocando (1987) quien cita una comunicación personal de Omar Linares. El Dr. Linares ha confirmado recientemente estos registros, lo que implica que una de los taxones más plesiomorficos de

Arctotherium (ver Capítulos III y IV y Kurtén, 1967) se distribuía al sur del Istmo de Panamá. Según Linares (com. pers.) estos restos provienen del Pleistoceno Superior y Holoceno Inferior. Este es un punto clave, ya que los otros restos conocidos de la especie se hallaron fuera de contexto estratigráfico. En consecuencia, actualmente existe certeza de que *A. brasiliense* se distribuía al sur del Istmo de Panamá en el Lujanense, pero los restos de Brasil y Bolivia podrían ser más antiguos.

Ya que el primer registro de *Arctodus* en América del Norte corresponde al Plioceno Superior (2,3 Ma AP), puede especularse que el evento cladogenético que resultó en los géneros *Arctodus* y *Arctotherium* fue anterior, esto es al menos durante el Plioceno Medio. Ya que para el Plioceno Superior el Istmo de Panamá había emergido, si consideramos la hipótesis de un ancestro común ampliamente distribuido, los tremarctinos deberían registrarse en América del Sur al menos desde esa época. Pero el registro indica que al sur del Istmo de Panamá no había osos con anterioridad al Ensenadense. De todas formas el registro fósil es, por definición, imperfecto y distorsionado y por ende la falta de registro no constituye evidencia concluyente.

Webb (1991) especula con la posibilidad de que las familias exitosas del norte involucradas en el intercambio hayan experimentado gran parte de su diversificación filogenética en latitudes bajas de América del Norte antes del intercambio. La superposición de un cladograma del grupo a un mapa de América (Fig.V.7) y la información expuesta, permite especular que el proceso que dio origen a *Arctotherium* está más vinculado a la dispersión que a la vicariancia.

Un segundo y posterior evento es necesario para explicar la presencia de *T. ornatus* en América del Sur, como propusieran Trajano y Ferrarezzi (1994). La falta de registro fósil de *T. ornatus* tanto en América del Norte como del Sur podría tener dos explicaciones que no son mutuamente excluyentes: 1) probablemente *T. ornatus* se diferenció de su especie hermana, *T. floridanus* (ver capítulo IV), en tiempos postpleistocénicos. Al respecto se considera que la especie pudo haber surgido a partir de un pequeño número de individuos, por efecto fundador (*ensu* Mayr, 1954), que quedaron aislados de las poblaciones originales de *T. floridanus* que habitaban el sur de América del norte y que hayan colonizado la región andina de América del Sur (*vide*

infra). 2) la falta de registro fósil en América del Sur puede deberse a que los ambientes dónde actualmente habita *T. ornatus* no son adecuados para la fosilización.

El estudio del registro fósil de *Arctotherium* en América del Sur permite especular sobre la posibilidad de que gran parte de los eventos cladogenéticos responsables de la gran diversidad del grupo hayan ocurrido en zonas intertropicales. En este sentido es importante remarcar que *A. brasiliense* (en forma exclusiva), *A. vetustum*, *A. latidens* y *A. tarijense* se registran en esa región. El registro tardío (Bonaerense) de *A. vetustum* en la región pampeana puede deberse a que el taxón haya ingresado tardíamente a esta región. Pero para avanzar en una hipótesis de este tipo es necesario incrementar el registro fósil del grupo, sobre todo entre el valle de Tarija y el sur del Istmo de Panamá, con un estricto control estratigráfico.

V.2.4. Relaciones filogenéticas y evidencia estratigráfica

El registro de la historia de la vida es asumido generalmente como incompleto (e. g. Darwin, 1859; Raup, 1972; Allison y Briggs, 1991). Las estimaciones sugieren que el registro geológico representa sólo entre el 1 y el 10% de la historia de la tierra (Van Andel, 1981) y dentro de éste, sólo una proporción pequeña de todos los organismos que existieron se preservan como fósiles.

Existen hoy técnicas cuantitativas que permiten estimar la calidad del registro fósil valorando la congruencia entre la estratigrafía y los datos cladísticos (ver Hitchin y Benton, 1997; Huelsenbeck, 1994).

Los dos cladogramas obtenidos en el análisis filogenético realizado son, en gran medida, consistentes con el registro fósil del grupo. A continuación se discuten algunas inferencias realizadas a partir de la utilización de distintos métodos, no usados frecuentemente y nunca antes aplicados al taxón en estudio.

Índice de consistencia estratigráfica (SCI)

Este índice 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 (ver 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 (ver Wills, 1999 para una mayor discusión).

Este método se aplicó a los dos árboles obtenidos en el análisis filogenético (Fig. V.8 y V.9); en ambos casos se obtuvo el mismo valor (SCI= 0.5), lo que implica una consistencia razonable entre las informaciones conjugadas. Dentro del clado formado por las especies de *Arctotherium* dos nodos son inconsistentes debido al registro tardío de *A. vetustum* y los dos únicos confirmados de *A. brasiliense* en Venezuela.

Árboles evolutivos

Smith (1994) introdujo el concepto de “árbol evolutivo” que combina la evidencia bioestratigráfica con las relaciones filogenéticas obtenidas a través de un análisis cladístico. Un árbol evolutivo especifica hipótesis de relaciones ancestro-descendiente con la adición de la dimensión temporal. Los árboles evolutivos 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”) (ver Fig.V.10). 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 necesitan 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 (ver Fig. V.11 y Fig. V.12). 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. Si este es el caso, el taxón es parafilético y es necesario un estudio mayor para resolver las relaciones dentro de él. 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. Por último, es importante remarcar que la ancestralidad es permitida sólo para taxones plesiomórficos.

Utilizando la información obtenida durante el presente estudio se construyeron los dos tipos de árboles evolutivos (A y X). El árbol “tipo X” (Fig. V.10), que fue construido utilizando el cladograma de consenso, permite realizar las observaciones que siguen.

La posición del clado de los osos de rostro corto y el de las especies de *Tremarctos* con respecto a *Plionarctos* en el árbol evolutivo (Fig. V.10) implica la presencia de linajes fantasma (*sensu* Norrel, 1992) debido a que *Plionarctos* se registra desde el Mioceno Superior y el clado de los osos de rostro corto y el de las especies de *Tremarctos*, desde el Plioceno Superior. Por lo tanto existe una diferencia de aproximadamente 4,32 Ma entre el primer registro de *Plionarctos* y el primero de *Tremarctos*, y de 4,7 Ma entre el primer registro del clado de los osos de rostro corto y el primero de *Plionarctos* (Fig. V.13).

Es necesario asumir entre *Arctotherium* y *Arctodus* un linaje fantasma, de mucha menor extensión temporal (aproximadamente 0,6 Ma (Fig. V.13), ya que *Arctotherium*

debería registrarse al menos desde el Marplatense y de hecho comienza a registrarse a partir del Ensenadense (Fig. V.10). En este último caso, la falta de prospección de gran parte del territorio de América del Sur puede ser la responsable de la ausencia de *Arctotherium* en sedimentos más antiguos que el Ensenadense.

Un tercer caso de naturaleza semejante lo constituye el linaje fantasma que debe asumirse entre *A. latidens* y el clado formado por *A. bonariense* y *A. tarijense* (Fig. V.10), ya que existe una diferencia de aproximadamente 1,26 Ma (Fig. V.13) entre el primer registro de uno y otro. De todas formas, existe otra explicación posible en este caso (*vide infra*).

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 (Fig. V.10), ya que su especie hermana se registra desde el Plioceno Superior (aproximadamente 0,28 Ma antes (Fig. V.13)). Lo mismo sucede, dentro del clado formado por las especies de *Arctotherium*, con *A. vetustum* ya que su rango estratigráfico debe ser extendido (cerca de 1,26 Ma (fig. V.13) hasta el Ensenadense (Fig. V.10). Un problema de naturaleza semejante es el de *T. ornatus*, que puede explicarse mejor utilizando un árbol A (*vide infra*). El caso de *A. brasiliense* es imposible de resolver ya que la mayoría de los registros no poseen un adecuado marco estratigráfico y por esta razón no se ha incluido en la figura V.13.

Por último *A. bonariense* y *A. tarijense* constituyen un buen ejemplo de dos taxones hermanos que comienzan a registrarse al mismo tiempo luego del evento cladogenético.

Fueron construidos dos árboles evolutivos “tipo A” (Fig. V.11 y Fig V.12) utilizando los dos cladogramas obtenidos en el análisis filogenético (Fig. IV.x y IV.x+1) (en los que sólo cambia la posición de *Plionarctos*); no se utiliza el cladograma de consenso para evitar los problemas derivados de la tricotomía basal. Sobre estos árboles pueden realizarse los comentarios que siguen.

Plionarctos es un taxón plesiomórfico, en un cladograma es el grupo hermano de *Tremarctos* y en el otro del clado de los osos de rostro corto (*Arctodus* + *Arctotherium*).

Por otra parte, es el primer taxón de la subfamilia que se registra. Utilizando el método de los árboles evolutivos “tipo A” pueden hipotetizarse dos situaciones mutuamente excluyentes: *Plionarctos* pudo ser el ancestro de *Tremarctos* (Fig. V.11) o el ancestro del clado de los osos de rostro corto (Fig. V.12). Debido a la falta de evidencia concluyente, 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 el más complicado. Como se discutió arriba, se puede pensar en una extensión del rango stratigráfico (i. e. la especie se originó en el Plioceno Superior pero por alguna causa no se la registra como fósil), o en que *T. floridanus* sea el ancestro de *T. ornatus* (i. e. algunas poblaciones de *T. floridanus* son ancestrales a *T. ornatus*) (Fig. V.11 y V.12).

Arctotherium latidens cumple algunos de los requisitos para ser considerado el ancestro de *A. bonariense* y *A. tarijense*, ya que se registra con anterioridad a estos dos taxones y sólo presenta caracteres plesiomórficos y autapomórficos.

V.3. CONCLUSIONES

a. Los Tremarctinae se distribuyen sólo en América, desde Alaska hasta el sur de Chile (Fig.V.3), posiblemente el grupo se originó en el centro-este de América del Norte y arribó a América del Sur en el marco del Gran Intercambio Biótico Americano.

b. El biocrón de la subfamilia abarca desde el Mioceno Superior (7 Ma) hasta la actualidad (Fig. V.2). El primer registro de Ursinae en América del Norte (Blanquense I) es posterior al primer registro de Tremarctinae (Tabla V.a); esto es concordante con la hipótesis de Kurtén (1966) respecto al origen de ambas subfamilias a partir de los Agriotheriinae, que comienzan a registrarse en América en el Hemingfordiense (Mioceno Inferior) (ver capítulo IV). Esto se contrapone a la hipótesis generalizada en el sentido de que los Tremarctinae se habrían originado a partir de los Ursinae.

c. En América del Norte el primer registro de un taxón de Tremarctinae, *Plionarctos*, corresponde al Hemphilliense (Mioceno Superior) y el último, *T. floridanus*, al Rancholabrense (Pleistoceno Superior) (Fig. V.2).

d. Los tremarctinos arribaron a América del Sur, luego del establecimiento definitivo del Istmo de Panamá, en el marco del evento denominado “Gran Intercambio Biótico Americano”.

e. *A. brasiliense* no sólo se registra en Brasil sino también en Bolivia y Venezuela. Además de *A. brasiliense*, en Brasil se registra también *A. vetustum*.

f. El registro fósil en la República Argentina

No se ha encontrado evidencia de tremarctinos en la República Argentina con anterioridad al Ensenadense; tampoco se conocen registros más antiguos al sur del Istmo de Panamá. En consecuencia, el registro más temprano de un tremarctino fósil en la República Argentina y América del Sur, corresponde con seguridad al Ensenadense y el más tardío al Lujanense.

A. vetustum se registra con seguridad en el Bonaerense, aunque algunos materiales sin procedencia clara podrían extenderse al Lujanense. En cuanto a la supuesta procedencia miocena del material tipo (Ameghino, 1885), ha sido aclarado que se trata de un error; ya que el material se encontró rodado y lo más probable es que provenga de sedimentos pleistocenos presentes en el área (ver capítulo IV). Por otra parte Rusconi (1938) sostiene que una tibia derecha (hallada en las toscas del Río de La Plata) pertenece a la especie “*Arctotherium (Pseudarctotherium) debilis*” (= *A. vetustum*); fundamenta esta asignación en el pequeño tamaño de la tibia en relación a los tamaños mayores de otros restos registrados en la zona. En realidad no existe fundamento para asignar este resto (n° 771 Col. Rusconi) a la especie “*A. debilis*”, ya que tanto el tipo de la especie como los materiales referidos no se encuentran asociados a restos de postcráneo; probablemente este resto pertenece a un individuo joven de *A. latidens*.

A. latidens es la única especie presente en el Ensenadense del extremo austral de América del Sur. El biocrón de *A. latidens* se extiende desde menos de 1,76 Ma (cron C1r2r) a menos de 0,78 (base del cron C1n).

A. bonariense se registra en el Bonaerense y Lujanense. Berman (1994) sostiene que el resto MACN 2668 (asignado a *A. bonariense*) proviene de sedimentos ensenadenses; al respecto cabe aclarar que no hay ninguna evidencia que sostenga esta

afirmación, ya que el mismo Ameghino (1904c) expresa que el resto “proviene de la parte basal del horizonte Bonaerense”.

A. tarijense se registra en el Bonaerense y Lujanense.

La evidencia fósil disponible confirmaría la hipótesis del reemplazo de *Arctotherium latidens* por *A. tarijense*, *A. bonaeriense* y *A. vetustum* durante la transición del Ensenadense al Bonaerense; esto fue previamente sugerido por Kraglievich (1934) y Kraglievich y Ameghino (1940). Estos resultados contradicen a Berman (1994), ya que él afirma que todos los taxones se registran desde el Ensenadense hasta el Lujanense y que el reemplazo planteado por Kraglievich (1934) y Kraglievich y Ameghino (1940) no existió.

g. La extinción de los Tremarctinae (excepto *T. ornatus*) en América del Norte y del Sur en torno al límite Pleistoceno-Holoceno parece haber sido sincrónica, pero son necesarias mayor cantidad de dataciones (sobre todo para América del Sur) para arribar a una conclusión definitiva.

h. El oso de anteojos (*Tremarctos ornatus*), la única especie actual de la subfamilia, no se ha sido registrado como fósil. No hay evidencia confiable, hasta el momento, de su presencia actual en la República Argentina.

“Amantes y locos tienen la mente tan arrebatada, tan poblada de fantasías, que perciben más de lo que la pura razón es capaz de aprehender. El orate, el que pena de amor y el poeta destilan imaginación...”.

Shakespeare

El sueño de una noche de verano

VI. PALEOECOLOGÍA

En este capítulo se desarrollan, en forma preliminar, algunos aspectos de la paleoecología de *Arctotherium*, como los referentes a la dieta, las paleopatologías presentes en algunos restos fósiles y sus posibles implicancias, la separación de sexos y la estimación de la masa de los diferentes individuos.

VI.1. DIETA

“More so than many other groups (*e.g.* artiodactyls, rodents), the carnivorans have retained a versatile dentition, with different teeth adapted for cutting meat, crushing bone, and grinding insects and fruits. This versatility has led to the evolution of divergent dental patterns and diets within the order, presumably largely as a result of competition for food” (Valkenburgh, 1989:181).

Los Ursidae poseen una especial motivación en la búsqueda de alimento con el fin de ganar peso para sobrevivir durante la temporada de invierno. La mayoría son omnívoros; existen pocas excepciones entre las que se encuentra el oso polar (*Ursus maritimus*) que es un carnívoro obligado y en el otro extremo el oso panda (*Ailuropoda melanoleuca*), si aceptamos que es un Ursidae, que posee un régimen estrictamente herbívoro. El oso pardo, marrón o grizzly (*Ursus arctos*) consume absolutamente todo alimento que encuentra, como escarabajos, hormigas, abejas y miel, termitas, roedores y otros mamíferos pequeños y medianos, peces, raíces y tubérculos, desechos generados por el hombre, etc. (ver Nowak y Paradiso, 1983; Domico y Newman, 1988).

Los osos grizzly (*Ursus arctos*) son los principales escarbadores de tierra en las zonas altas, praderas y terrenos aluviales de América del Norte. En los lugares donde sus garras remueven el suelo, plantan semillas y liberan el escaso nitrógeno de las capas

inferiores del suelo. La vegetación crece mejor y produce más semillas en lugares excavados por los osos, también pueden comer y dispersar semillas de hasta 70 mil bayas al día. Se puede decir que los osos grizzly son jardineros de peso, aceleradores del ecosistema, el arquetipo de una especie clave (Chadwick, 2001). Cuando los peces remontan los ríos de América del Norte, llevando consigo toneladas de nutrientes recogidos en los mares, los osos grizzly transportan esa riqueza en forma de orina, heces y restos de cadáveres a través del suelo de los bosques. El nitrógeno, esencial para el crecimiento, es limitado en los bosques septentrionales, mientras que los osos depositan entre el 10 y el 25 por ciento del total disponible para las plantas en un radio de 500 metros a partir de los bancos de salmón de los arroyos, y algunos árboles crecen en un promedio de 60 por ciento más rápido. A través de los siglos, en otro papel clave, los osos grizzly ayudaron en la formación de los bosques húmedos templados, con sus coníferas gigantes y su capacidad para producir más biomasa por hectárea que los bosques tropicales (Chadwick, 2001).

Dentro de los Tremarctinae, el oso de anteojos (*Tremarctos ornatus*) es un omnívoro hipocarnívoro (ver Peyton, 1980) ya que el 75% de su dieta se encuentra constituido por vegetales (e.g. 22 especies de Bromeliaceae, 11 especies de Cactaceae y frutos de 31 especies de árboles) pero no descarta el consumo de carne fresca o carroña según la oportunidad. Entre los ítems de origen animal consumidos por *T. ornatus* se encuentran venados del género *Mazama*, pequeños roedores, coleópteros, hormigas, etc. (Denis Torres, com. pers.). Son frecuentes los reportes de habitantes de las zonas donde se distribuye *T. ornatus* referentes a la matanza y consumo de ganado por parte de este oso (Denis Torres com. pers.).

En cuanto a la dieta de *Arctodus*, Cope (1896) sugiere que "*U. haplodon*" (= *A. pristinus*) probablemente hubiera encontrado una fuente suplementaria de alimento en los perezosos del género *Megalonix*. Kurtén (1967) considera que *A. pristinus* era una forma más bien omnívora y que *A. simus* era predominantemente carnívoro, y el predador más poderoso del Pleistoceno de América del Norte. Sus conclusiones se basaron primariamente en la longitud de los miembros y el aspecto "felino" del cráneo cuando lo compara con el de *Ursus*. Emslie y Czaplewski (1985) consideran que esa especie era muy herbívora basándose en características craneanas, de los miembros y en

el tamaño corporal. Adicionalmente, encuentran soporte a sus consideraciones, cuando realizan comparaciones morfológicas y funcionales con el oso de anteojos. También expresan “Nosotros preferimos creer que *A. simus* fue primariamente herbívoro como *T. ornatus*, pero también un predador y carroñero oportunista con capacidades de romper hueso.” Finalmente sostienen que los registros simpátricos de especies de *Ursus* y *Arctodus* sugieren que estos taxones presentaban diferentes estrategias de alimentación. Gillette and Madsen (1992) sostienen que la presencia de *A. simus* en el sitio “Hot Springs Mammoth” de South Dakota, indica la alimentación oportunista de las carcasas de mamuts, y a él le atribuyen las marcas en los huesos y la desarticulación de los esqueletos. Bocherens *et al.* (1995) analizan el contenido de C¹³ y N¹⁵ del colágeno obtenido en huesos largos y concluyen que *A. simus* era carnívoro, no pudiendo asegurar si era un predador activo o un carroñero.

Sobre la dieta de *Arctotherium* se ha dicho que podía ser muy frugívora (Burmeister, 1866; Gervais, 1873), omnívora (Ameghino, 1916b) como la de la mayoría de los Ursidae, y omnívora con un importante componente de origen vegetal (Berman, 1994).

En relación a la alimentación omnívora hipocarnívora de *Arctotherium* planteada por Berman (1994), el autor encuentra sostén a su hipótesis en la morfología de la cavidad glenoidea del cráneo y del cóndilo articular de la mandíbula que, sostiene, permitía el desplazamiento lateral de esta última durante la masticación. Esto es prácticamente imposible, ya que el encastre entre los caninos superiores e inferiores durante la oclusión impide cualquier movimiento que no sea el ortal; adicionalmente las facetas de desgaste que se han observado en los molares indican efectivamente que los únicos movimientos posibles de la mandíbula durante la oclusión son los ortales. El mismo autor, considera que la gran expansión de la fosa masetérica y la presencia de una fosa premasetéica indican la presencia de haces musculares poderosos que ayudan a efectuar movimientos circulares, característicos de una masticación sostenida. Esto es discutible, ya que el músculo masetero no es el principal responsable del movimiento lateral de la mandíbula sino los pterigoideos (Torres, 1988), y la fosa premasetéica se encuentra reducida o ausente en *Arctotherium*; de todas formas ningún músculo masticatorio se inserta en ella (ver Davis, 1955). *Arctodus simus*, que era principalmente carnívoro (Bocherens *et al.*, 1995),

muestra el mayor grado de desarrollo de la fosa premasetéica entre los Tremarctinae. Por otra parte, tanto en los mamíferos con molares secodontes como en los bunodontes el movimiento masticatorio es predominantemente ortal más que lateral (Janis y Fortelius, 1988).

Hiiemäe y Crompton (1985) resumieron los principios mecánicos del diseño de los dientes de mamíferos actuales en relación con la naturaleza del alimento. De los tres patrones básicos que ellos describen, dos son aplicables a la dentición de *Arctotherium*: 1) un sistema de cuchillas para cortar comida blanda pero correosa o resistente (*e.g.* músculo y piel), como ocurre con el complejo P⁴-M₁ de *Arctotherium* y 2) un sistema de mortero adecuado para moler alimentos duros y quebradizos (*e.g.* nueces y hueso) o pulposos (*e.g.* frutas) como sucede con el complejo que forman los M¹ y 2 con el talónido del M₁ y los M₂ y 3 de *Arctotherium*.

Otra cuestión a tener en cuenta es la altura del cóndilo mandibular con respecto a la de los M₁₋₂. En la mayoría de los carnívoros comedores de carne, el cóndilo mandibular se encuentra a la misma altura que estos molares. En los Tremarctinae el cóndilo siempre se encuentra algo elevado con respecto a los primeros dos molares, mientras que en los Ursinae se verifica la situación presente en los carnívoros. En *Arctotherium* el cóndilo se encuentra bastante más elevado con respecto a los molares que en el resto de los tremarctinos, situación comparable a la de los Hyaenidae. Por lo tanto puede pensarse que la altura del cóndilo en *Arctotherium* está relacionada con el consumo de hueso.

Sin dudas *Arctotherium* se encuentra excepcionalmente dotado para una alimentación omnívora: dentición ancha bunosecodonte, soportada por una rama horizontal de la mandíbula de gran robustez, tanto en el sentido vertical como transversal. Este último carácter se acentúa en la región triturante de la serie molar.

Arctotherium probablemente poseía una dieta omnívora formada por gran diversidad de componentes, pero con un predominio más o menos marcado de ítems de origen animal. Entre los ítems de origen animal, probablemente la carne y hueso de mamíferos formaban parte esencial de su dieta; esto no implica que únicamente cazara sus presas en forma activa, sino que su enorme tamaño y poderío físico podría haberle

permitido disputar el fruto de la cacería a los otros carnívoros pleistocenos. También el carroñeo sobre carcasas de megaherbívoros probablemente haya sido un comportamiento frecuente. Es importante remarcar que los resultados de estudios recientes efectuados sobre restos de una de las especies de su grupo hermano (*Arctodus*) indicaron que la dieta de *A. simus* era predominantemente carnívora (*vide supra*). Adicionalmente, algunos molares de *A. latidens* presentan fracturas y roturas en el esmalte probablemente relacionadas con la masticación de hueso.

En este punto, es interesante discutir las ideas de Fariña (1996), respecto a la supuesta desproporción entre carnívoros y herbívoros durante el Lujanense, que lo llevan a proponer a *Megatherium* como un carnívoro carroñero, ya que sostiene que el nicho de gran carnívoro estaba en gran medida desocupado. En el mismo año Fariña y Blanco (1996) sostienen que *Megatherium* tenía aptitudes físicas que le habrían permitido ser un cazador exitoso.

Al respecto pueden realizarse los comentarios que siguen. Fariña (1996) sostiene que mientras que cuatro carnívoros de masa mayor a 50 kg se encuentran en los ecosistemas africanos, en el Lujanense había sólo tres grandes carnívoros y uno mediano: *Arctodus* (= *Arctotherium*), el tigre diente de sable (*Smilodon*), el jaguar actual (*Panthera onca*) y un perro (*Canis avus*). En este sentido habría que tener en cuenta que dentro de *Arctotherium* al menos tres especies se registran en el Lujanense, y que además de *P. onca* también se registra la presencia de *Puma concolor*. Por lo tanto el número de especies de carnívoros con masas mayores a 50 kg se eleva al menos a siete, tres más de las que considera Fariña (1996) para los ecosistemas africanos.

Entre los carnívoros que considera Fariña (1996) para África se encuentra la hiena manchada (*Crocuta crocuta*) que, si bien suele cazar activamente, es un carroñero por excelencia con una masa de entre 40 y 86 kg. Comparativamente en los ecosistemas lujanenses se registran al menos tres especies de osos que poseían una masa entre dos y cinco veces mayor, con una probable aptitud para el carroñeo. En consecuencia las carcasas de los megaherbívoros probablemente hayan sido ávidamente consumidas por los osos y no sólo por aves y pequeños mamíferos como sostiene Fariña (1996).

Por último, Fariña (1996) argumenta que la energía disponible (en forma de herbívoros) en el ecosistema en relación a la necesaria para mantener a los carnívoros es desproporcionadamente alta y por esta razón es necesario buscar un carnívoro carroñero entre los taxones tradicionalmente considerados megaherbívoros. En este sentido, deberán rehacerse los cálculos energéticos considerando siete especies de carnívoros y no sólo cuatro. Cálculos preliminares indican que la energía necesaria para mantener a los carnívoros de los ecosistemas lujanenses es al menos cuatro veces y media mayor que la calculada por Fariña (1996).

VI.2. PALEOPATOLOGÍAS

La presencia de paleopatologías en los restos fósiles de úrsidos se encuentra bien documentada (ver Hall, 1945; Neiburger y Turnbull, 1990; Ferigolo y Berman, 1993; Capasso y Caramiello, 1999).

Las patologías más frecuentes observadas en los Ursidae son las relacionadas con el aparato masticatorio, al respecto Capasso y Caramiello (1999) expresan “The palaeopathological study of a large skeletal collection of *Ursus spelaeus* from Italy indicates that the most frequent pathologies were diseases of the teeth and jaws and this indicates that the extinction of the large European bear, in large part, can be attributable to masticatory disadaptation.” Al respecto es importante aclarar que entre los Ursinae actuales es muy frecuente la presencia de patologías dentarias tales como caries (ver Hall, 1945).

También han sido detectadas en el esqueleto de *Arctodus simus* patologías producidas por la sífilis (Rothschild y Turnbull, 1987), la osteomielitis y la tuberculosis (Neiburger y Turnbull, 1990).

Frecuentemente puede observarse la presencia de patologías sobre restos fósiles de *Arctotherium*, llamativamente son más frecuentes en la especie *A. latidens* que en las otras del mismo género. El único antecedente sobre las paleopatologías de *Arctotherium* lo constituye el trabajo de Ferigolo y Berman (1993) donde describen las patologías presentes en el resto MLP 82-X-22-1. Estos autores describen patologías tales como:

fracturas en vida de la corona de algunos molares, exposición de la cavidad pulpar de algunas piezas y caries vestibulares.

Sin dudas las patologías más comunes en *Arctotherium* son las derivadas del tremendo desgaste de la superficie oclusal de las coronas de los molares superiores e inferiores, que en varios casos deja expuesta la cavidad pulpar como sucede por ejemplo en los restos BMNH 32915/6, MACN 5132, MACN 43, MACN 1443, MLP 10-4, MLP 99-X-3-1, MLP 87-V-5-1, MLP 00-VII-1-1. Se han observado algunos restos donde el desgaste de los molares es más pronunciado de un lado que del otro, lo que se interpreta como una preferencia del animal por masticar de un lado o del otro.

Le siguen en frecuencia las derivadas de la masticación de objetos duros (probablemente huesos largos) que producen la rotura parcial de la corona de alguna/s piezas dentarias, como puede observarse en los restos MLP 82-X-22-1, MNHN PAM 264, MACN 1458, MACN 12529, MMMP 1441, MMMP 26S, MMMP 3980, MMPH 18, MST P2 99-9-15, GALY s/n.

Son también frecuentes las caries producidas probablemente por la ingestión de alimentos ricos en carbohidratos como la miel (Ferigolo y Berman, 1993) o las frutas. Ejemplos de este tipo de patología son los restos MLP 97-II-2-1, MPV 614, BMNH 32916, MACN 2547, MMMP 1232.

Por último, algunos huesos largos de gran tamaño (*e.g.* MLP 35-IX-26-3) presentan patologías aún no determinadas.

VI.3. DIMORFISMO SEXUAL

En varias especies de osos puede observarse gran variación en tamaño. Aun cuando la variación individual dentro una población y un sólo sexo es moderada para la mayoría de los osos, el dimorfismo sexual en tamaño es suficiente para crear una amplitud de tamaños importante desde las hembras adultas más pequeñas hasta los más grandes machos adultos de un mismo deme. Esta generalización basada originalmente en los Ursinae (Kurtén, 1955, Torres, 1988), fue demostrada por Kurtén (1966) para *Tremarctos floridanus*. También debe recordarse que el grado de dimorfismo sexual tiende a incrementarse con el tamaño absoluto, tanto en *Ursus* como en *Tremarctos* y

Arctodus; las especies con individuos más grandes muestran excesivas diferencias en tamaño entre machos y hembras (Kurtén, 1967).

Diferencias locales en tamaño, dentro de una misma especie, es también un fenómeno común en osos (ver Kurtén, 1955; Rausch, 1963; Emslie, 1995). Análogamente diferencias semejantes pueden verse en poblaciones separadas en el tiempo (ver Kurtén 1959, 1963 y 1965; Emslie, 1995).

En el cráneo de *Ursus spelaeus* se observa la existencia de dos tipos morfológicos extremos, entre los cuales se sitúa la población (Marinelli, 1931, Cordy, 1972, Torres, 1988). Según estos autores los cráneos pertenecientes a machos pueden englobarse en dos grandes grupos: cráneos “tipo dogo y lebel”. Los cráneos tipo dogo se caracterizan por valores de longitud menores, frente casi vertical y ancha, hocico corto, a veces con la serie dentaria incurvada, rama ascendente de la mandíbula más vertical y menor longitud de la rama horizontal. Los tipo lebel muestran valores más altos de la longitud y por lo tanto valores proporcionalmente menores de las anchuras. Faltan las protuberancias frontales, la frente es más plana y estrecha, hocico estrecho, arcos cigomáticos largos y una mandíbula larga con su borde inferior más estrecho. Esta definición de dos grupos morfológicos no es absoluta ni estanca, ya que pueden aparecer formas intermedias: una hembra, que posee cráneo grácil, puede llegar a tener protuberancias frontales tanto o más importantes que un macho que posee un cráneo tipo lebel (Torres 1988).

Al intentar agrupar los restos de *A. latidens* en estos dos tipos morfológicos se observó que los restos no reúnen todas las características propuestas para cada grupo, sobre todo aquellas referidas a medidas craneanas. Esto puede deberse a las diferencias en la morfología craneana de los dos taxones.

Si sólo se toman en cuenta los caracteres morfológicos cualitativos para agrupar los materiales de *A. latidens* utilizando la clasificación precedente, los cráneos MACN 12529, MACN 5132, BMNH 32916, MACN 17719, MMMP 26S y MMMP 162S corresponderían al tipo morfológico dogo, mientras que los cráneos MACN 43 (tipo *A. latidens*), MLP 82-X-22-1 y MMPH 018, al tipo lebel.

Los machos de Ursidae presentan valores más altos de ancho de los caninos que las hembras, y por esta razón el ancho de los caninos ha sido utilizado (entre otros indicadores) para separar machos de hembras en especies fósiles (ver Kurtén, 1967; Torres, 1988). Los caninos son dientes poderosos y de gran tamaño. Los de *A. latidens* alcanzan mayor tamaño que los de las otras especies de *Arctotherium*; de todas formas los rangos de variación se superponen entre las especies del género de igual manera que entre las especies de *Arctodus* (ver Kurtén, 1967).

Con el fin de poner en evidencia el dimorfismo sexual subyacente en el ancho de los caninos, se tomó la longitud bucolingual (LBL) de los caninos a nivel del borde inferior de la corona justo por arriba del cuello del diente (Tabla VI.a). Para obtener resultados comparables a los de Kurtén (1967) los datos de anchura de los caninos superiores e inferiores fueron utilizados en conjunto, ya que sólo difieren levemente; luego se formaron 14 clases de tamaño con intervalos de 0,5 mm (Tabla VI.a), donde se encuentran incluidos todos los valores y por último se construyó un histograma (Fig. VI.1) Este análisis se realizó utilizando sólo datos de *A. latidens* debido a la insuficiencia de materiales asignados a las otras especies de *Arctotherium*.

Si bien es muy probable que la distribución de anchos de los caninos de machos y hembras se superpongan en alguna medida, como supone Kurtén (1967) para *A. simus*, tentativamente puede pensarse que los individuos que se encuentran en las clases de tamaño 1 a 7 (22,5 a 26 mm) pueden haber sido hembras, mientras que los que se encuentran en las clases 9 a 14 (26,6 a 29,5 mm) pueden corresponder a machos ya que el histograma (Fig. VI.1) muestra un claro corte en la clase 8 (26,1 a 26,5 mm).

La media aritmética (26,83 mm) se encuentra en la clase 9, el valor de la desviación standard es $\pm 2,35$. La moda para las hembras (26 mm) se encuentra en la clase 7, mientras que la de los machos (28 mm) en la clase 13.

Según estos resultados los individuos BMNH 32916, MACN 851, MACN 2179, MACN 13265, MLP 10-73, MLP 232, MST P2 99-IX-15, MLP 82-X-22-1, MLP 10-98, MMMP26S, MACN 43, MACN12529, MMMP 3980 corresponderían a hembras; mientras que los individuos machos serían MACN5132, MACN 2548, MACN 2158, AMNH117433, MLP97-I-5-1, MLP 00-VII-10-1, MLP 00-VII-15-1, MLP 97-I-5-1,

MACN5132, MACN 2178, MACN 2548, MACN17719, MMPH 018, MMMP 3981 y MMMP 3982.

VI.4. ESTIMACIÓN DE LA MASA CORPORAL

Los taxones *Arctotherium latidens* de América del Sur, *Arctodus simus* de América del Norte y *Ursus spelaeus* de Europa, todos registrados durante el Pleistoceno, se encuentran entre los mamíferos carnívoros conocidos de mayor masa (Christiansen, 1999). Entre los mamíferos carnívoros sólo algunos creodontes, el mesoníquido gigante del Eoceno *Andrewsarcus* (Osborne, 1924), elhyaenodonte *Megistotherium* (Savage, 1973) y probablemente *Panthera atrox* (Anyonge, 1993) parecen igualar en tamaño a los más grandes úrsidos (Christiansen, 1999).

La masa de los osos actuales varía entre 27 y 780 kg, encontrándose en un extremo *Ursus malayanus* y en el otro *U. maritimus*; los machos usualmente son un 20% más grandes que las hembras (Nowak y Paradiso, 1983). El registro del individuo más grande, entre las especies actuales, corresponde a un macho de *U. maritimus* cazado en el noroeste de Alaska que pesó 1002 kg (Wood, 1981). Por último, el único tremarctino viviente (*T. ornatus*) posee una masa que varía entre 60 y 175 kg (Peyton, 1980).

Existen estimaciones previas de la masa de algunos tremarctinos fósiles. La masa de *Arctodus simus* fue estimada en 590-630 kg para los individuos de mayor tamaño (Kurtén, 1967); en 700 a 800 kg para los machos, con individuos de hasta o algo más de 1000 kg (Christiansen, 1999) y la de *Arctodus* sp. (= *Arctotherium* sp.) en 500 kg (Fariña, 1996) y 308 kg (Fariña *et. al.*, 1998). Con respecto a la estimación realizada por Fariña *et. al.* (1998) es importante aclarar que si bien los autores expresan que su estimación se basa en medidas cráneo-dentales tomadas sobre el individuo MACN 9645, este corresponde a varios restos del miembro posterior, sin elementos dentarios y/o craneales asociados.

Con el fin de estimar la masa corporal de los Tremarctinae fósiles registrados en la Argentina se utilizan las siguientes ecuaciones alométricas, previamente desarrolladas

por Anyonge (1993) y Valkenburgh (1990) sobre la base de medidas dentarias, craneanas y del estilopodio obtenidas sobre especies actuales:

A- Utilizando la longitud cóndilobasal del cráneo (LCB):

A.1. **log masa= 3,13*log LCB-5,59** (Valkenburgh, 1990); esta ecuación es válida para todos los carnívoros.

A.2. **log masa= 2,2*log LCB+2,8** (Valkenburgh, 1990); esta ecuación es válida para los Ursidae.

A.3. **log masa= 1,56*log LCB-1,6** (Valkenburgh, 1990); esta ecuación es válida para los carnívoros de gran tamaño.

B. Utilizando la longitud mesiodistal del M₁ (LMD M₁):

B.1. **log masa= 2,97*log LMD M₁-2,97** (Valkenburgh, 1990); esta ecuación es válida para todos los carnívoros.

B.2. **log masa= 0,49*log LMD M₁+1,26** (Valkenburgh, 1990); esta ecuación es válida para los Ursidae.

B.3. **log masa= 0,57*log LMD M₁+1,45** (Valkenburgh, 1990); esta ecuación es válida para los carnívoros de gran tamaño.

C. Utilizando la longitud del húmero (LH): **log masa= 2,93*log LH-5,11** (Anyonge, 1993); esta ecuación es válida para todos los carnívoros.

D. Utilizando la longitud del fémur (LF): **log masa= 2,92*log LF-5,27** (Anyonge, 1993); esta ecuación es válida para todos los carnívoros.

Valkenburgh (1990) recomienda utilizar la longitud total del cuerpo, cuando es posible, para estimar la masa de carnívoros fósiles, pero esta medida no pudo ser tomada sobre materiales de *Arctotherium*. La segunda opción recomendada por la autora es la longitud total del cráneo y por último la longitud del M₁.

Según los resultados obtenidos aplicando la ecuación A.2 de Valkenburgh (1990) para Ursidae que utiliza como variable independiente la longitud cóndilo basal del cráneo (Tabla VI.b), los individuos de *A. latidens* poseían una masa de entre 236 y 331 kg, con una media para la especie de 288 kg. Los individuos de *A. tarijense* poseían una masa de entre 184 y 189 kg (media 186 kg) y los de *A. vetustum* de 155 kg. Esta ecuación no pudo ser aplicada a *A. bonariense* ya que no se conoce ningún cráneo completo asignado a dicha especie.

Los resultados obtenidos a través de la utilización de la ecuación A.1 para todos los carnívoros fueron los más elevados (Tabla VI.b) para *A. latidens*; para esta especie se obtuvieron valores de entre 450 y 267 kg (media 365 kg), para *A. tarijense* de 182 a 189 kg (media 184,7 kg) y en el caso de *A. vetustum* se obtuvo un valor de 138 kg.

Utilizando la ecuación A.3 para grandes carnívoros (Tabla VI.b), se obtuvieron masas de entre 322 y 248 kg para *A. latidens*, con una media de 289,5 kg; de entre 205 y 209 kg para *A. tarijense* (media 206,8 kg) y de 179 kg para *A. vetustum*. Esta ecuación es la que predice masas más altas para *A. tarijense* y *A. vetustum*.

La ecuación B.2 de Valkenburgh (1990) para los Ursidae y que utiliza como variable independiente la longitud mesiodistal del M_1 arrojó las siguientes masas (Tabla VI.c): para las hembras de *A. latidens* entre 108,6 y 109,6 kg y para los machos de entre 109 y 114 kg, la media para la especie es de 110 kg. Aplicando la misma ecuación se obtuvo una masa de entre 106,2 a 121,9 kg para *A. bonariense* (media 110 kg), 102 a 108,2 kg para *A. tarijense* (media 104 kg) y de 95,5 a 99,5 kg (media 97,8 kg) para *A. vetustum* (Tabla VI.c).

La ecuación B.1 de Valkenburgh (1990) para todos los carnívoros predijo las masas mayores para *A. latidens* (353 a 270 kg; media de 299,9 kg), *A. tarijense* (264 a 185 kg; media de 214,9 kg) y *A. bonariense* (312 a 236 kg; media de 261 kg) (Tabla VI.c). Para esta última especie la masa obtenida para el individuo MACN 2668 (545 kg) no es tomada en cuenta pues se considera anormalmente elevada.

En cuanto a las masas predichas por la ecuación B.3 de Valkenburgh (1990) para los carnívoros de gran tamaño, se obtuvieron masas de entre 229 y 225 kg (media de

(229 kg) para *A. latidens*, de entre 231 y 219 kg (media de 223,4 kg) para *A. bonariense*, de 224 a 209 kg (media de 215 kg) para *A. tarijense* y de 194 a 203 kg para *A. vetustum* (Tabla VI.c).

Nótese que utilizando el grupo de ecuaciones B, las masas mayores fueron obtenidas con la ecuación B.1 (para todos los carnívoros) para las especies de mayor tamaño (*A. latidens*, *A. bonariense* y *A. tarijense*), mientras que para las especies de menor tamaño (*A. vetustum* y *A. brasiliense*) las mayores masas se obtuvieron aplicando la ecuación B.3 (para grandes carnívoros).

Las ecuaciones C y D basadas en medidas lineales del estilopodio y desarrolladas por Anyonge (1993) se aplicaron en forma preliminar a medidas de longitud de fémur y húmero de *A. latidens*. Aplicando estas ecuaciones se obtuvieron las masas más altas para la especie (273 a 1124 kg; media 671,46) (Tabla VI.d).

Estos resultados indican que, al menos en el caso de *Arctotherium*, las ecuaciones basadas en medidas de cráneo y molares subestiman la masa de los individuos. Se supone que puede deberse a que los Tremarctinae tienen el rostro comparativamente corto con respecto al de los Ursinae y por lo tanto las ecuaciones basadas en datos relevados sobre taxones de esa subfamilia indefectiblemente subestimarán la masa.

En cuanto a las medidas relevadas sobre los molares, se cree que no son buenas estimadoras de masa, al menos en taxones braquidontes, ya que los molares una vez que han hecho erupción no cambian de tamaño, esto es: un animal de un año con su dentición definitiva completa va a seguir incrementando la masa durante gran parte de su vida sin que esto se vea reflejado en un aumento del tamaño de los molares, por lo tanto el tamaño de los molares sólo puede brindar información sobre la diferencia relativa en tamaño entre dos individuos, pero no sobre la masa de éstos. El resultado más alto obtenido para *A. bonariense* (114 kg correspondiente al individuo MACN 2668) constituye otra evidencia de los problemas inherentes a la estimación de la masa en base a medidas dentarias ya que este individuo posee dientes sumamente grandes, pero su tamaño era relativamente pequeño con respecto a ciertos individuos de *A. latidens* como el MLP 00-VII-10-1 cuya masa fue estimada por el mismo método en 114,1 kg o el MMPH 18 con una masa estimada de 110 kg.

Se han obtenido resultados más cercanos a lo que se supone fue la masa de estos enormes osos utilizando medidas lineares relevadas sobre el estilopodio (femur y húmero) de *A. latidens* (Tabla VI.d).

Estos resultados deben ser contrastados en el futuro utilizando otras medidas lineares y sobre todo aquellas tomadas sobre secciones transversales (e. g. áreas) de huesos largos, como recomienda Valkenburgh (1990:203): “The problem of body size estimation is likely to solve by a multifaceted approach that uses a variety of skeletal measures, both linear and cross-sectional, to tease apart the relationship between locomotor behavior and the scaling of mass”. De todas formas, está claro que la masa de los individuos está muy reacionada con la disponibilidad de recursos alimenticios, que no se mantiene constante durante la vida del individuo. Por ende las estimaciones realizadas sobre medidas esqueléticas son sólo aproximaciones a la realidad.

VI.5. BREVE COMENTARIO SOBRE EL HALLAZGO DE TRES INDIVIDUOS ASOCIADOS DE *A. LATIDENS*

En el año 2001 Soibelzon *et al.* (2001b) dan a conocer el primer hallazgo de tres individuos asociados (MMMP 3980-3982) de *A. latidens*. No existen hasta el momento noticias sobre hallazgos similares en otros lugares de América del Sur o de América del Norte. Los restos fueron hallados por un operario de una cantera de “tosca” ubicada a 500 m del kilómetro 389 de la ruta nacional N° 2 (37° 50′ 30″ S y 57° 36′ 37″ O) en terrenos de la Estancia “El Casal” cercana a la localidad de Cobo, provincia de Buenos Aires. El nivel portador corresponde al Ensenadense.

Probablemente los osos se encontraban en una cueva al momento de su muerte ya que varias evidencias indirectas respaldan esta hipótesis: se han encontrado varias cuevas alrededor del sitio del hallazgo; el sedimento que contiene los restos es muy friable y similar al que rellena las cuevas de los alrededores; los restos postcraneos se encuentran articulados y asociados a los elementos craneanos, sin evidencias de desmembramiento *post-mortem* o transporte y, por último, los tres individuos se hallaron asociados.

Los estudios realizados sobre estos materiales revelaron que el individuo adulto era una hembra (los juveniles eran machos). Esto indicaría que se trataba de un grupo familiar, formado por la hembra adulta y sus dos crías de al menos un año de edad (ya que sus dientes definitivos se encuentran completamente emergidos). En este sentido, debe recordarse que en las especies actuales las crías pasan al menos sus dos primeros años de vida junto a su madre. La madurez sexual es alcanzada aproximadamente a los dos años y medio de edad. También debe tenerse en cuenta que los osos actuales utilizan cuevas como refugio y que en el Pleistoceno y Holoceno de Europa es frecuente el hallazgo de grupos familiares de *Ursus spelaeus* y *U. arctos* dentro de cuevas.

VI.6. CONCLUSIONES

a. *Arctotherium* probablemente tenía una dieta omnívora formada por gran diversidad de componentes, pero con un predominio más o menos marcado de ítems de origen animal. La cacería activa, la disputa de presas cobradas por otros carnívoros y el carroñeo formaban parte esencial de su estrategia de obtención de alimentos.

b. Frecuentemente pueden observarse patologías sobre restos fósiles de *Arctotherium*, llamativamente más frecuentes en la especie *A. latidens* que en las otras del mismo género. Sin dudas las patologías más comunes en *Arctotherium* son las derivadas del tremendo desgaste de la superficie oclusal de las coronas de los molares superiores e inferiores, que en varios casos deja expuesta la cavidad pulpar. Le siguen en frecuencia las derivadas de la masticación de objetos duros (probablemente huesos) que producen la rotura parcial de la corona de alguna/s piezas dentarias. Son también frecuentes las caries producidas probablemente por la ingestión de alimentos ricos en carbohidratos como la miel (Ferigolo y Berman, 1993) o las frutas. Por último, algunos huesos largos de gran tamaño presentan patologías aún no determinadas.

c. El ancho de los caninos ha demostrado ser un buen indicador del sexo en *A. latidens*. Los machos poseen anchos de canino entre 26,6 y 29,5 mm y las hembras entre 22,5 a 26 mm.

d. La masa estimada para *Arctotherium* se encuentra dentro del rango de valores conocidos para los Ursidae de gran tamaño (e.g. *Ursus maritimus* y *U. spelaeus*). Las

ecuaciones que trabajan a partir de medidas craneanas y dentarias probablemente subestiman la masa de *Arctotherium*, mientras que estimaciones más cercanas a lo que se cree fue la masa de estos osos se obtuvieron a partir de medidas del estilopodio.

VII. CONCLUSIONES GENERALES Y PERSPECTIVAS PARA FUTURAS INVESTIGACIONES

VII.1. CONCLUSIONES GENERALES

a. Se reconoce un solo género y cinco especies de Tremarctinae fósiles en América del Sur; cuatro de ellas se registran en la Argentina.

b. Se sinonimizan los nombres de los géneros “*Arctoidoitherium*” Bravard (M.S. in Lydekker, 1885), “*Proarctotherium*” Ameghino, 1904c, “*Pararctotherium*” Ameghino, 1904a y “*Pseudarctotherium*” Kraglievich, 1928 con *Arctotherium* Bravard (M.S. in Gervais y Ameghino, 1880).

c. Se reconocen las siguientes especies dentro del género *Arctotherium*:

A. vetustum Ameghino, 1885 se registra en la Argentina durante el Bonaerense (Pleistoceno Medio) y al menos existiría un registro para Brasil. Se sinonimizan con *A. vetustum* los nombres “*Paractotherium pamparum*” Ameghino, 1904c; “*Arctotherium (Pseudarctotherium) debilis*” Kraglievich, 1928; “*Pseudarctotherium lundii*” Kraglievich y Ameghino, 1940.

A. brasiliense (Lund, 1840) se registra en Brasil durante el Lujanense? (*vide supra*), Bolivia en el Pleistoceno y en Venezuela en el Pleistoceno Superior y Holoceno Inferior. Se sinonimiza con *A. brasiliense* el nombre “*A. winguei*” Ameghino, 1902.

A. latidens Bravard, 1957 se registra durante el Ensenadense (Pleistoceno Inferior a Medio) en la Argentina y en Bolivia. Se sinonimizan con *A. latidens* los nombres “*A. angustidens*” Bravard (*in* Gervais y Ameghino 1880) y “*A. candiotti*” Ameghino, 1916b.

A. bonariense (Gervais, 1852) se registra durante el Bonaerense y Lujanense (Pleistoceno Medio a Holoceno Inferior) en la Argentina. Se sinonimizan con *A. bonariense* los nombres “*Pararctotherium enectum*” Ameghino, 1904c (en parte) y “*Pararctotherium pamparum crassidens*” Kraglievich, 1934.

A. tarijense Ameghino, 1902 se registra en la Argentina durante el Bonaerense y Lujanense, en Chile y Uruguay en el Pleistoceno superior. También se registra en Bolivia. Se sinonimizan con *A. bonariense* los nombres “*Pararctotherium pamparum*” Ameghino, 1904c y “*Pararctotherium enectum*” Ameghino, 1904a.

d. Los Tremarctinae son considerados un grupo monofilético definido por nueve caracteres de los cuales tres ya habían sido utilizados por otros autores y los otros seis se obtuvieron en el presente análisis. Se demostró que cuatro caracteres considerados sinapomórficos por otros autores no constituían sinapomorfías de la subfamilia. Tres caracteres considerados sinapomorfías por autores anteriores no fueron incluidos en el análisis por diferentes razones (ver inciso II.6). Es importante remarcar que de los nueve caracteres de la subfamilia cinco corresponden a los relevados sobre el M₁.

e. *Plionarctos* es un género no diagnosticado, definido por tres caracteres homoplásicos. Es el único taxón que cambia de posición en los dos cladogramas obtenidos debido probablemente a que aún resta mucho por conocer sobre su morfología ya que los restos atribuidos son escasos y fragmentarios.

f- *Tremarctos* es un género monofilético que presenta dos sinapomorfías y dos homoplasias, mientras que las dos especies están definidas sólo por caracteres homoplásicos.

g. Se confirma que el clado de los “osos de rostro corto” (formado por *Arctodus* + *Arctotherium*) es un grupo natural, como postulara Kurtén (1967), que presenta tres sinapomorfías y una homoplasia. Estos resultados contradicen los obtenidos por Trajano y Ferrarezzi (1994).

h. Se corrobora la monofilia de *Arctodus*, ya que contra la opinión de Trajano y Ferrarezzi (1994), las especies del género comparten una sinapomorfía y una homoplasia.

En cuanto a las especies del género, *A. pristinus* se encuentra diagnosticada por una homoplasia y *A. simus* por siete caracteres homoplásicos todos ellos compartidos con *Arctotherium*.

i. Las cinco especies reconocidas del género *Arctotherium* forman un grupo monofilético diagnosticado por ocho sinapomorfías y tres homoplasias. Este clado es el que presenta mayor valor de “Bremer support” absoluto. Estos resultados invalidan la posición de Merriam y Stock (1925) y Paula Couto (1943) quienes incluían a todas las especies del clado de los “osos de rostro corto” en el género *Arctotherium*. También la

de Kurtén (1966, 1967), Perea y Ubilla (1985; 1998) y Berman (1994), entre otros, quienes incluyeron las especies registradas en América del Sur en el género *Arctodus*. Los resultados obtenidos concuerdan con Kraglievich (1926), Kraglievich y Ameghino (1940), Trajano y Ferrarezzi (1994), Cartelle (1998) y Soibelzon (2000) quienes propusieron la pertenencia de las especies australes a un género distinto de *Arctodus*.

A. vetustum es el taxón basal del clado formado por las especies de *Arctotherium* y se encuentra definido por dos caracteres homoplásicos; esto invalida la sinonimización de parte del hipodigma del taxón con *A. tarijense* efectuada por Berman (1994).

La especie *A. brasiliense* se encuentra definida por dos caracteres homoplásicos. Se confirma la propuesta de Kurtén (1967) en el sentido de que *A. brasiliense* no es un taxón estrechamente relacionado con el clado (*A. tarijense* *A. bonariense*), como fuera propuesto por varios autores (*vide supra*), sino que es una forma primitiva dentro del clado formado por las especies de *Arctotherium*.

El clado (*A. latidens* (*A. tarijense* *A. bonariense*)) se encuentra sustentado por seis sinapomorfías y una homoplasia. Dado que las tres especies del clado son las de registro más abundante en la región pampeana, cabe la posibilidad de que la diversificación del clado se haya producido en esta región.

En el presente análisis *A. latidens* se encuentra definida sólo por caracteres homoplásicos.

El clado formado por *A. tarijense* y *A. bonariense* es el que presenta mayor valor de “Bremer support” relativo, se encuentra sustentado por una sinapomorfía y un carácter homoplásico.

La especie *A. tarijense* se encuentra definida por una homoplasia, mientras que *A. bonariense* presenta una autapomorfía.

j. Los caracteres relevados sobre las series dentarias han sido sumamente informativos en el caso particular de los taxones australes, es interesante señalar que las principales innovaciones sobre los molares inferiores se encuentran en el clado formado

por las especies de *Arctotherium*, mientras que las observadas sobre los molares superiores se presentan en el clado (*A. latidens* (*A. tarijense* *A. bonariense*)).

k. Los Tremarctinae se distribuyen sólo en América, desde Alaska hasta el sur de Chile (Fig.V.3), posiblemente el grupo se originó en el centro-este de América del Norte y arribó a América del Sur en el marco del Gran Intercambio Biótico Americano.

l. El biocrón de la subfamilia abarca desde el Mioceno Superior (7 Ma) hasta la actualidad (Fig. V.2). El primer registro de Ursinae en América del Norte (Blanquense I) es posterior al primer registro de Tremarctinae (Tabla V.a); esto es concordante con la hipótesis de Kurtén (1966) respecto al origen de ambas subfamilias a partir de los Agriotheriinae, que comienzan a registrarse en América en el Hemingfordiense (Mioceno Inferior) (ver capítulo IV). Esto se contrapone a la hipótesis generalizada en el sentido de que los Tremarctinae se habrían originado a partir de los Ursinae.

m. En América del Norte el primer registro de un taxón de Tremarctinae, *Plionarctos*, corresponde al Hemphiliense (Mioceno Superior) y el último, *T. floridanus*, al Rancholabrense (Pleistoceno Superior) (Fig. V.2).

n. Los tremarctinos arribaron a América del Sur, luego del establecimiento definitivo del Istmo de Panamá, en el marco del evento denominado “Gran Intercambio Biótico Americano”.

o. *A. brasiliense* no solo se registra en Brasil sino también en Bolivia y Venezuela. Además de *A. brasiliense*, en Brasil se registra también *A. vetustum*.

p. El registro fósil en la República Argentina

No se ha encontrado evidencia de tremarctinos en la República Argentina con anterioridad al Ensenadense; tampoco se conocen registros más antiguos al sur del Istmo de Panamá. En consecuencia, el registro más temprano de un tremarctino fósil en la República Argentina y América del Sur, corresponde con seguridad al Ensenadense y el más tardío al Lujanense.

A. vetustum se registra con seguridad en el Bonaerense, aunque algunos materiales sin procedencia clara podrían extenderse al Lujanense. En cuanto a la supuesta

procedencia miocena del material tipo (Ameghino, 1885), ha sido aclarado que se trata de un error ya que el material se encontró rodado y lo más probable es que provenga de sedimentos pleistocenos presentes en el área (ver capítulo IV). Por otra parte Rusconi (1938) sostiene que una tibia derecha (hallada en las toscas del Río de La Plata) pertenece a la especie “*Arctotherium (Pseudarctotherium) debilis*” (= *A. vetustum*); fundamenta esta asignación en el pequeño tamaño de la tibia en relación a los tamaños mayores de otros restos registrados en la zona. En realidad no existe fundamento para asignar este resto (n° 771 Col. Rusconi) a la especie “*A. debilis*”, ya que tanto el tipo de la especie como los materiales referidos no se encuentran asociados a restos de postcráneo. Probablemente este resto pertenece a un individuo joven de *A. latidens*.

A. latidens es la única especie presente en el Ensenadense del extremo austral de América del Sur. El biocrón de *A. latidens* se extiende desde menos de 1,76 Ma. (cron C1r2r) a menos de 0,78 (base del cron C1n).

A. bonariense se registra en el Bonaerense y Lujanense. Berman (1994) sostiene que el resto MACN 2668 (asignado a *A. bonariense*) proviene de sedimentos ensenadenses; al respecto cabe aclarar que no hay ninguna evidencia que sostenga esta afirmación, ya que el mismo Ameghino (1904c) expresa que el resto “proviene de la parte basal del horizonte Bonaerense”.

A. tarijense se registra en el Bonaerense y Lujanense.

La evidencia fósil disponible confirmaría la hipótesis del reemplazo de *Arctotherium latidens* por *A. tarijense*, *A. bonaerense* y *A. vetustum* durante la transición del Ensenadense al Bonaerense; esto fue previamente sugerido por Kraglievich (1934) y Kraglievich y Ameghino (1940). Estos resultados contradicen a Berman (1994), quien afirma que todos los taxones se registran desde el Ensenadense hasta el Lujanense y que el reemplazo planteado por Kraglievich (1934) y Kraglievich y Ameghino (1940) no habría existido.

q. La extinción de los Tremarctinae (excepto *T. ornatus*) en América del Norte y del Sur en torno al límite Pleistoceno-Holoceno parece haber sido sincrónica, pero son

necesarias mayor cantidad de dataciones (sobre todo para América del Sur) para arribar a una conclusión definitiva.

r. El oso de anteojos (*Tremarctos ornatus*), la única especie actual de la subfamilia, no se ha sido registrado como fósil. No hay evidencia confiable, hasta el momento, de su presencia actual en la República Argentina.

s. *Arctotherium* probablemente poseía una dieta omnívora formada por gran diversidad de componentes, pero con un predominio más o menos marcado de elementos de origen animal. La cacería activa, la disputa de presas cobradas por otros carnívoros y el carroñeo probablemente formaban parte esencial de su estrategia de obtención de alimentos.

t. Frecuentemente puede observarse la presencia de patologías sobre restos fósiles de *Arctotherium*, que llamativamente, son más frecuentes en la especie *A. latidens* que en las otras del mismo género. Sin dudas las patologías más comunes en *Arctotherium* son las derivadas del tremendo desgaste de la superficie oclusal de las coronas de los molares superiores e inferiores, que en varios casos deja expuesta la cavidad pulpar. Le siguen en frecuencia las derivadas de la masticación de objetos duros (probablemente huesos largos) que producen la rotura parcial de la corona de alguna/s piezas dentarias. Son también frecuentes las caries producidas probablemente por la ingestión de alimentos ricos en carbohidratos como la miel (Ferigolo y Berman, 1993) o las frutas. Por último, algunos huesos largos de gran tamaño presentan patologías aún no determinadas.

u. El ancho de los caninos ha demostrado ser un buen indicador del sexo en *A. latidens*. Los machos poseen anchos de canino entre 26,6 y 29,5 mm y las hembras entre 22,5 a 26 mm.

v. La masa estimada para *Arctotherium* se encuentra dentro del rango de valores conocidos para los Ursidae de gran tamaño (e.g. *Ursus maritimus* y *U. spelaeus*). Las ecuaciones que trabajan a partir de medidas craneanas y dentarias probablemente subestiman la masa de *Arctotherium*, mientras que estimaciones más cercanas a lo que se cree fue la masa de estos osos se obtuvieron a partir de medidas del estilopodio.

VII.2. Perspectivas para futuras investigaciones

- Sistemática: es necesario realizar un reestudio de todos los restos fósiles hallados en Brasil con el fin de conocer el número de especies presentes y ajustar su procedencia procedencia estratigráfica.
- Bioestratigrafía: nuevas y numerosas colecciones, sobre todo de sedimentos bonaerenses y lujanenses, son necesarias para poner a prueba la utilidad de los úrsidos como herramienta bioestratigráfica.
- Dentición decidua: es necesario un reestudio completo de la morfología de los dientes deciduos de *Ursus* para comprender los patrones evolutivos de la dentición de la familia.
- Dieta: para establecer con certeza la dieta de cada especie, pueden realizarse estudios de las microfacetas de desgaste de los molares bajo microscopio electrónico de barrido (MEB), análisis de los isótopos de C¹³ y N¹⁵ del colágeno de los huesos largos y estudios biomecánicos del aparato masticatorio.
- Paleopatología: con el fin de describir minuciosamente las patologías presentes en los restos de *Arctotherium*, se realizarán próximamente estudios conjuntos con el grupo de trabajo liderado por el Dr. Ferigolo.
- Estimación de masa: la estimación de la masa de *Arctotherium* requiere relevar nuevas medidas sobre el estilopodio, sobre todo aquellas relacionadas con el área en corte transversal de la diáfisis. Estos trabajos han comenzado y se espera contar en un futuro próximo con mayores elementos de análisis y discusión.

En buena lógica, ¿no debería la mente del orador conocer la sustancia del tema sobre el que se dispone a hablar?
Platón
Fedro

VIII. BIBLIOGRAFÍA

ALLISON, P. A. y BRIGGS, D. E. G. 1991. **Taphonomy: releasing the data locked in the fossil record**. Plenum, New York.

AMEGHINO, C. 1916a. La fórmula dentaria del género *Arctotherium*. **Physis** 2 (II): 285-286.

AMEGHINO, C. 1916b. Sobre la dentadura superior de *Arctotherium* en edad juvenil. **Physis** 2 (II): 435-437.

AMEGHINO, F. 1880-81. **La Antigüedad del Hombre en el Plata**. París y Buenos Aires.

AMEGHINO, F. 1885. Nuevos restos de mamíferos fósiles oligocenos, recogidos por el profesor Pedro Scalabrini y pertenecientes al Museo provincial de la ciudad de Paraná. **Boletín de la Academia de Ciencias de Córdoba** 8: 3-207.

AMEGHINO, F. 1886. Contribución al conocimiento de los mamíferos fósiles de los terrenos terciarios antiguos del Paraná. Memoria cuarta. **Boletín de la Academia de Ciencias de Córdoba** 9: 3-288.

AMEGHINO, F. 1889. Contribución al conocimiento de los mamíferos fósiles de la República Argentina. **Actas de la Academia Nacional de Ciencias en Córdoba** 6: 1-1027 y Atlas: 98 pls.

AMEGHINO, F. 1898. Sinopsis geológico-paleontológica de la República Argentina. En: **Segundo censo de la República Argentina** 1-4: 112-255, figs. 1-104. Buenos Aires.

AMEGHINO, F. 1900-1903. L'âge des formations sédimentaires de Patagonie. **Anales de la**

- Sociedad Científica Argentina** 50: 109-130, 145-165, 209-229 (1900); 51: 20-39, 65-91 (1901); 52: 189-197, 244-250 (1901); 54: 161-180, 220-249, 283-342 (1902).
- AMEGHINO, F. 1902. Notas sobre algunos mamíferos fósiles nuevos o poco conocidos del valle de Tarija. **Anales del Museo Nacional Buenos Aires**, 3 (1): 225-261, 7pls.
- AMEGHINO, F. 1904a. Recherches de morphologie phylogénétique sur les molaires supérieures des ongulés. **Anales del Museo Nacional Buenos Aires** 3: 1-541.
- AMEGHINO, F. 1904b. Paleontología Argentina. **Publicaciones de la Universidad de La Plata. Facultad de ciencias físico-matemáticas** 2: 1-79, figs. 1-72.
- AMEGHINO, F. 1904c. Nuevas especies de mamíferos cretáceos y terciarios de la República Argentina. **Anales de la Sociedad Científica Argentina** 58: 225-291.
- AMEGHINO, F. 1905. La perforación astragaliana en los mamíferos no es un carácter originariamente primitivo. **Anales del Museo Nacional Buenos Aires** 3 (4): 349-460.
- AMEGHINO, F. 1906. Les Formations sédimentaires du Crétacé Supérieur et du Tertiaire de Patagonie. **Anales del Museo Nacional de Buenos Aires** 3 (8): 1-568.
- AMEGHINO, F. 1909. Le *Diprothomo platensis*, un précurseur de l'homme. **Anales del Museo Nacional de Buenos Aires** 5 (19): 107-209.
- AMEGHINO, F. 1910. Geología, paleogeografía, paleontología y antropología de la República Argentina. **La Nación**, Tiraje especial 25/5/1910: 1-28. Buenos Aires.
- ANYONGE, W. 1993. Body mass in large extant and extinct carnivores. **Jour. Zool. Lond.** 231: 339-350.
- ASHWORTH, A. C. 1999. Climate change in North Dakota since the last glaciation-review of the paleontological record. **Proceedings of the North Dakota Academy of Science** 53:171-176.

- BENTON, M.J. y HITCHIN, R. 1996. Testing the quality of the fósil record by groups and by major habitats. **Historical Biology** 12: 111-157.
- BERMAN, W. D. 1994. Los carnívoros continentales (Mammalia, Carnivora) del Cenozoico en la provincia de Buenos Aires. *Trabajo de tesis para optar al título de Doctor en Ciencias Naturales*, Tonni, E.P. (Director), **Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata**. 413 pp. (inédito). La Plata.
- BERTA, A. y MARSHALL, L. G. 1978. South American Carnivora. En: Westfal, F. (Ed.) **Fossilium Catalogus I: Animalia**, Pars 125: V-IX, 1-48, La Haya.
- BIDEGAIN, J. C. 1991. Sedimentary development, magnetostratigraphy and sequence of events of Late Cenozoic in Entre Rios and surrounding areas in Argentina. **Paleogeophysics & Geodynamics**, Department of geology and Geochemistry, Stockholm Univ., Sweden. 128 pp.
- BIDEGAIN, J. C.; MARTINES, G. A.; OSTERRIETH, M. L. y VAN VELZEN, A. 1998. Magnetoestratigrafía de la secuencia cenozoica de Camet (norte de Mar del Plata), provincia de Buenos Aires. **Actas de las V Jornadas Geológicas y Geofísicas Bonaerenses**.
- BOCHERENS, H.; EMSLIE, S.; BILLIOU, D. y MARIOTTI, A. 1995. Stable isotopes (C13, N15) and paleodiet of giant short-faced bear (*Arctodus simus*) **C.R. Acad. Sci. Paris**, 320: 779-784.
- BOND, M. 1986. Los carnívoros terrestres fósiles de Argentina: Resumen de su historia. **Actas del IV Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía 2**: 167-171.
- BOULE, M. 1920. **Mammiferes Fossiles de Tarija**. Imprimeire Nationale, Paris, 252 pp.
- BRAVARD, A. 1856. Resumé de catalogue des collections paléontologiques. (M.S. inédito, Buenos Aires. (ver F. Ameghino, 1889: 315).
- BRAVARD, A. 1857. Observaciones geológicas sobre diferentes terrenos de transporte de

- la hoya del Plata. Imprenta y Litografía J. A. Berheim, Buenos Aires, 80 pp.
- BRAVARD, A. 1860. Catalogue de Espèces d'Animaux Fossiles recuilles dans l'Amérique de Sud. **M.S. inédito**, Paraná, 1860 (ver Burmeister, 1879; Lydekker, 1885: 157).
- BREMER, K. 1994. Branch support and tree stability. **Cladistics** 10: 295-304.
- BROWN, J. H. y LOMOLINO, M. V. 1998. **Biogeography**. Second Edition, Sinauer Ass., USA, 691 pp.
- BURMEISTER, H. 1864. Fauna Argentina. I. Mamíferos Fósiles. **Anales del Museo Nacional de Buenos Aires** I: 123-142.
- BURMEISTER, H. 1866.
- BURMEISTER, H. 1879. Description physique de la République Argentine d' prés des observations personnelles et étrangères. Traduit de l'allemand avec le concours de E. Daireaux. Tome troisième: **Animaux vertébrés. Première partie: Mammifères vivants et éteints**. Buenos Aires, 3 (1): 1-556 y Atlas
- BURMEISTER, H. 1891. Adiciones al examen crítico de los mamíferos fósiles tratados en el artículo IV anterior. **Anales del Museo Nacional Buenos Aires** 3: 375-400.
- BURMEISTER, H. 1892. Continuación a las adiciones al examen crítico de los mamíferos fósiles terciarios. **Anales del Museo Nacional de Buenos Aires** 3 (18): 401-461, Pl: 8-10.
- CAPASSO, L. y CARAMIELLO, S. 1999. *Ursus spelaeus* vanished because of dental stress?. **International Journal of Osteoarchaeology** 9: 257-259.
- CARLINI, A. y TONNI, E. P. 2000. **Mamíferos Fósiles del Paraguay**. Proyecto Sist. Ambiental del Chaco, Proyecto Sist. Amb. Región Oriental, Cooperación Técnica paraguayo-Alemana. La Plata, Argentina. 108 pp.

- CARTELLE, C. 1994. **Tempo Passado. Mamíferos do Pleistoceno em Minas Gerais.** Ed. Palco, Brasil, 131 pp.
- CARTELLE, C. 1998. Um pequeno urso do Pleistoceno final da Bahia. **Acta Geol. Leopoldensia XXI (46/47): 171-189.**
- CASTELLANOS A. 1928. Notas críticas sobre el Puelchense de los sedimentos neógenos de la Argentina. **Revista de la Universidad Nacional de Córdoba 15: 3-54.**
- CHADWICK, D. H. 2001. La supervivencia del oso grizzly. **National Geographic**, Julio 2001: 2-25.
- CHRISTIANSEN, P. 1999. What size were *Arctodus simus* and *Ursus spelaeus* (Carnivora: Ursidae)?. **Ann. Zool. Fennici 36: 93-102.**
- CIONE, A. L. y TONNI, E. P. 1995a. Chronostratigraphy and "land-mammal ages" in the Cenozoic of southern South America: principles, practices, and the "Uquian" problem. **Journal of Paleontology 69: 135-159.**
- CIONE, A. L. y TONNI, E. P. 1995b. Bioestratigrafía y cronología del Cenozoico superior de la región pampeana. En: Alberdi, M. T., G. Leone y E. P. Tonni (eds.): 47-74, **Evolución biológica y climática de la región pampeana durante los últimos cinco millones de años. Un ensayo de correlación con el Mediterráneo occidental,** Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC, Monografías 14, Madrid.
- CIONE, A. L. y TONNI, E. P. 1996. Reassessment of the Pliocene-Pleistocene continental time scale of southern South America. Correlation of the Chapadmalalan with Bolivian sections. **Journal of South American Earth Sciences 9: 221-236.**
- CIONE, A. L. y TONNI, E. P. 1999. Bioestratigraphy and chronological scale of uppermost Cenozoic in the Pampean Area, Argentina. En: Rabassa, J. y Salemme, M. (eds.), Quaternary vertebrate paleontology in South America: 23-51. **Quaternary of South America and Antarctic Península, 12.**

-
- CIONE, A. L. y TONNI, E. P. 2001. Neogene and Quaternary continental stratigraphy and mammal evolution. **Bolletino della Società Paleontologica Italiana** 40 (2): 167-173.
- COATES, A. G. y OBANDO, J. A. 1996. The Geologic Evolution of the Central American Isthmus. En: **Evolution and Environment in Tropical America**, Jackson, J. B. C. Budd, A. F. y Coates, A. G. (eds.): 21-56. The Univ. Chicago Press, Chicago and London.
- COPE, E. D. 1879. The cave bear of California. **American Naturalist** 13: 791.
- COPE, E. D. 1896. New and Little Known Mammalia from the Port Kennedy Bone Deposit. **Proceedings of the Academy of Nat. Sciences of Philadelphia** 48: 378-394.
- CORDY, J. M. 1972. Etude de la variabilité des cranes de la collection Schmerling. **Ann. Pal.** LVIII, Fasc. II: 151-207.
- CRISCI, J. V. 1982. Parsimony in evolutionary theory: Law or methodological prescription? **Jour. Theor. Biol.** Special Issue on Unsolved Problems 97: 35-41.
- CROIZAT, L. 1964. **Space, time, form: the biological synthesis**. Publicado por el autor, Caracas.
- CRONIN, T. M. y DOWSETT, H. F. 1996. Biotic and Oceanographic Response to the Pliocene Closing of the Central American Isthmus. En: **Evolution and Environment in Tropical America**, Jackson, J. B. C. Budd, A. F. y Coates, A. G. (eds.): 76-104. The Univ. Chicago Press, Chicago and London.
- DARWIN, C. 1859. **On the origin of species**. Murray ,J., London.
- DAVIS, D. D. 1955. Masticatory apparatus in the spectacled bear. **Fieldiana-Zoology**, Chicago Museum of Natural History 37: 25-46.
- DAVIS, D. D. 1964. The giant panda. A morphological study of evolutionary mechanism. **Fieldiana-Zool.**, Mem., Chicago Mus. Nat. Hist. 3: 1-399.

- DE SALVO, O. E.; CECI J. H. y DILLON A. 1969. Caracteres geológicos de los depósitos eólicos del Pleistoceno superior de Junín (provincia de Buenos Aires). **Actas de las Cuartas Jornadas Geológicas Argentinas I**: 269-292.
- DOMICO, T. y NEWMAN, M. 1988. **Bears of the world**. Library of Congress Cataloging-in-Publication Data, USA, 189 pp.
- EMSLIE, S. D. 1995. The fossil record of *Arctodus pristinus* (Ursidae:Tremarctinae) in Florida **Bull. Florida Mus. Nat. Hist.** 37 (15): 501-514
- EMSLIE, S. D. y CZAPLEWSKI, N. J. 1985. A new record of giant short faced bear, *Arctodus simus*, from western North American with a re-evaluation of its paleobiology. **Contributions in Science, Natural History Museum of Los Angeles** 3711: 1-12.
- EWER, R. F. 1973. **The Carnivores**. Cornell Univ. Press, Ithaca, New York, 494 pp.
- FARIÑA, R. A. 1996. Trophic relationships among Lujanian Mammals. **Evolutionary Theory** 11: 125-134.
- FARIÑA, R. A. y BLANCO, R. E. 1996. *Megatherium*, the stabber. **Proc. Royal Soc. Lond. B.** 263: 1725-1729.
- FARIÑA, R. A.; VIZCAÍNO, S. F. y BARGO, M. S. 1998. Body mass estimations in Lujanian (Late Pleistocene-Early Holocene of South America) mammal megafauna. **Mastozzol. Neotropical** 5 (2): 87-108.
- FARRIS, J. S. 1969. A successive approximation approach to character weighting. **Syst. Zool.** 18: 374-385.
- FARRIS, J. S. 1989. The retention index and the rescaled consistency index. **Cladistics** 5: 417-419.
- FERIGOLO, J. y BERMAN, W. D. 1993. Dental paleopatología and Paleodiet of

- Arctotherium bonariensis* (Mammalia, Carnivora, Ursidae) from the Ensenadan (Lower to Middle Pleistocene), Buenos Aires Province, Argentina. *Boletim de Resumos, 13 Congresso Brasileiro de Paleontologia*, Sao Leopoldo.
- FERNÁNDEZ-SALVADOR, R. 1996. Definición de las familias del orden Carnivora. En: **Carnívoros: Evolución, Ecología y Conservación**, García-Perea, R., Baquero, R., fernandez-Salvador, R. y Gisbert, J. (Eds.): 17-44. Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Mus. Nac. Cien. Nat., Madrid.
- FIDALGO, F.; DE FRANCESCO, F. y COLADO, U. 1973. Geología superficial en las Hojas Castelli, J. M. Cobo y Monasterio (Prov. de Buenos Aires). **Actas V Congreso Geológico Argentino** 4: 27-39.
- FIDALGO, F.; DE FRANCESCO, F. y PASCUAL, R. 1975. Geología Superficial de la Llanura Bonaerense. **VI Congreso Geológico Argentino**, Relatorio: Geología de la Provincia de Buenos Aires: 103-137.
- FLYNN, J. J. y SWISHER, C. C. 1995. Cenozoic South American Land Mammal Ages: correlation to global geochronologies. En: **Geochronology, Time Scales, and Correlation: Framework from a Historical Geology**, Beggen, W. A. Kent, D. V. y Handerbol, J. (eds.): 317-333. SEPM Special Publication.
- FLOWER, W. H. y LYDEKKER, R. 1891. **An introduction to the study of mammals living and extinct**. 763 pp., 357 figs.
- FRENGUELLI, J. 1950. Rasgos fundamentales de la geología y geomorfología de la provincia de Buenos Aires. **LEMIT**, serie 2, 33: 1-72.
- FRENGUELLI, J. 1957. Neozoico. En: **Geografía de la República Argentina** 2 (3a): 1-115, Sociedad Argentina de Estudios Geográficos.
- FRICK, C. 1926. The Hemicyoninae and an American Tertiary Bear. **American Museum of Natural History Bulletin** 56: 1-110.

- GERVAIS, P. 1848-1852. **Zoologie et Paléontologie francaises (animaux vertébrés) ou nouvelles recherches sur les animaux vivantes et fossiles de la France**. 1: viii + 1-271; 2 (texto de las láminas con paginación parcial); 3, Atlas, láms. 1-80. A. Bertrand, Paris.
- GERVAIS, P. 1855. Recherches sur les mamifères fossiles de l'Amérique du Sud. En: **Expédition dans les parties centrales de l'Amérique du Sud, de Rio de Janeiro á Lima, et de Lima au Para; exécuté par ordre du Gouvenement francais pendant les années 1843 á 1847 sous la direction de F. Castelnau**, Castelnau, F. (Dir.). Zoologie 7: 1-63, láms. 4-13. P. Bertrand, Paris.
- GERVAIS, P. 1867. Histoire Naturelle des mamifères. **Comptes Rendu Hebdomadaire de l'Académie des Sciences de Paris**. LXV: 282.
- GERVAIS, P. 1873. Mémoire sur plusieurs espèces de mammifères fossiles propres á l'Amérique méridionale. **Mem. Soc. Geol. France** (2) IX (5): 1-44.
- GERVAIS, H. Y AMEGHINO, F. 1880. **Les Mammifères fossiles de l'Amérique du Sur**. Buenos Airesm, Igon Hnos. y Paris, F. Salvy, xi + 225 pp.
- GIDLEY, J. W. 1928. A new species of bear from the Pleistocene of Florida. **Journal of the Washington Academy of Sciences** 18 (15): 430-433.
- GILLETTE, D. D. 1996. Utah's Wildlife in the Ice Age. **Survey Notes** 28 (3): 5-8.
- GILLETTE, D. D. y MADSEN, D. B. 1992. The Short-faced bear *Arctodus simus* from the Late Quaternary in the Wasatch mountains of Central Utah. **Journal of Vertebrate Paleontology** 12 (1): 107-112.
- GOBETZ, K. G. y MARTIN, L. D. 2001. An exceptionally large Short-faced bear (*Arctodus simus*) from the Late Pleistocene (?)/Early Holocene of Kansas. **Current Research in the Pleistocene** 18: 97-99.

-
- GOLOBOFF, P. A. 1993. Estimating character weights during tree search. **Cladistics** 9:83-92.
- GOLOBOFF, P. A. 1998. *Pewee –NONA reference manuals. Versions 3.0 Piwe and 2.0 NONA. Publicado por el autor, Tucumán, Argentina.*
- GUTHRIE, R. D. 1990. **Frozen fauna of the mammoth steppe. The story of Blue Babe.** The Univ. of Chicago Press, Chicago and London, 323 pp.
- HALL, E. R. 1945. Dental Caries in Wild Bears. **Trans. Kansas Acad. Scienc.** 48 (1): 79-84.
- HALL, E. R. 1981. **The Mammals of North America.** John Wiley and sons, New York, 2 vols.
- HAY, O. P. 1902. Bibliography and Catalogue of the Fossil Vertebrata of North America. **Bull. U. S. Geological Survey** 179: 868 pp.
- HENNIG, W. 1950. **Grundzüge Einer Theorie der Phylogenetischen Systematics.** University of Illinois Press, Urbana.
- HENNIG, W. 1966. **Phylogenetic Systematics.** **Ann. Rev. Entomol.** 10: 97-116.
- HENNIG, W. 1966. **Phylogenetic Systematics.** University of Illinois Press, Urbana.
- HIEMÄE, K. M. y CROMPTON, A. W. 1985. Mastication, food transport, and swallowing. En: **Functional Vertebrate Morphology**, Hildebrand, M. Bramble, D. M. Liem, K. F. y Wake, D. B. (eds.) 14: 262-290, Harvard University Press, Cambridge y London.
- HITCHIN, R. y BENTON, M.J. 1997. Congruence between parsimony and stratigraphy: comparisons of tree indices. **Paleobiology** 23 (1): 20-32.
- HOFFSTETTER, R. 1963. La faune Pléistocène de Tarija (Bolivia). Note préliminaire.

- Bull. du Muséum National d'Histoire Naturelle** 35 (2): 194-203.
- HUELSENBECK, J. P. 1994. Comparing the stratigraphic record to estimates of phylogeny. **Paleobiology** 20: 470-483.
- HUELSENBECK, J. P. y RANNALA, B. 1997. Phylogenetic methods come of age: Testing hypotheses in an evolutionary context. **Science** 276: 227-232.
- ISLA, F. I.; RUTTER, N. W.; SCHNACK, E. J. y ZÁRATE, M. A. 2000. La transgresión belgranense en Buenos Aires. Una revisión a cien años de su definición. **Asociación Geológica Argentina**, Serie D, Publicación Especial N°4: 3-14.
- JANIS, C. M. y FORTELIUS, M. 1988. On the means whereby mammals achieve increased functional durability of their dentitions, with special reference to limiting factors. **Biological Review** 63:197-230.
- JERNVALL, J. 1995. Mammalian molar cusp patterns: Developmental mechanisms of diversity. **Acta Zool. Fennica** 198: 1-61.
- JONES, D. S. y HASSON, P. F. 1985. History and development of the marine invertebrate faunas separated by the Central American Isthmus. En: **The Great American Biotic Interchange**, Stelhi, F. G. y Webb, S. D. (eds.): 325-56. New York: Plenum Press.
- KITCHING, I. J.; FOREY, P. L.; HUMPHRIES, C. J. y WILLIAMS, D. M. 1998. **Cladistics. The theory and practice of parsimony analysis**. 2nd ed., Oxford University Press, New York.
- KLUGE, A. 1997. Testability and the refutation and corroboration of cladistics hypotheses. **Cladistics** 13:81-96.
- KOBY, F. E. 1952. La dentition lactele de l' *Ursus spelaeus*. **Revue Suisse de Zoologie** 59: 511-541.
- KRAGLIEVICH, L. 1926. Los Arctoterios norteamericanos (*Tremarctotherium*, n. gen.) en relación con los de Sud América. **Anales del Museo Nacional de Historia Natural**

“Bernardino Rivadavia” 34 (56): 1-16.

KRAGLIEVICH, L. 1928. Contribución al conocimiento de los grandes cánidos extinguidos de Sud América. **Anales de la Sociedad Científica Argentina** 106 (1-3): 25-65.

KRAGLIEVICH, L. 1934. **La antigüedad pliocena de las faunas de Monte Hermoso y Chapadmalal, deducidas de su comparación con las que le precedieron y sucedieron.** Imprenta “El Siglo Ilustrado”, pp 1-136. Montevideo.

KRAGLIEVICH, L. y AMEGHINO, C. 1940. Los úrsidos extinguidos de Sud América. En: **L. Kraglievich. Obras de paleontología y geología**, Talleres de Impresiones Oficiales, 3: 557-627, La Plata.

KRAGLIEVICH, J. L. y OLAZABAL, A. G. 1959. Los prociónidos extinguidos del género *Chapalmalania* Ameghino. **Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales**, (Ciencias zoológicas) 6 (1): 1-59. figs. 1-13.

KURTÉN, B. 1955. Sex dimorphism and size trends in the cave bear, *Ursus spelaeus* Rosenmuller and Heinroth. **Acta Zool. Fennica** 90: 1-48.

KURTÉN, B. 1958. Life and death of the Pleistocene cave bear. **Acta Zoologica Fennica** 95: 1-59.

KURTÉN, B. 1959. Rates of evolution in fossil mammals. **Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.** 24: 205-215.

KURTÉN, B. 1963. Fossil bears from Texas. **The Pearce-Sellards**, Ser. 1: 2-15.

KURTÉN, B. 1965. The carnivora of the Palestine caves. **Acta Zoologica Fennica** 107: 1-74.

KURTÉN, B. 1966. Pleistocene bears of North America: 1 Genus *Tremarctos*, spectacled bears. **Acta Zoologica Fennica** 115: 1-120.

- KURTÉN, B. 1967. Pleistocene bears of North America: 2 Genus *Arctodus*, short faced bears. **Acta Zoologica Fennica** 117: 1-60.
- KURTÉN, B. y ANDERSON, E. 1980. **Pleistocene Mammals of North America**. Columbia University Press, New York, 442 pp.
- LEIDY, J. 1854. Remarks on *Sus americanus*, or *Harlanus americanus* and on other extinct mammals. **Proceedings Acad. Sci. Philadelphia** 7: 89-90.
- LUND, P. W. 1839. Coup d'oeil sur les espèces éteintes de mammifères du Brésil; extrait de quelques mémoires á l'Académie royal des Sciencies de Copenhague. **Ann. Scien. Nat.** (Zoologie, 2) 11: 214-234. Paris.
- LUND, P. W. 1840a. Blik paa Brasiliens dyreverden för sidste jordomvaeltning. **Tredie Afhandling: Fortsaettelse af Pattedryene**. Lagoa Santa. d. 12 september 1838. Copenhague: 1-56 pp.
- LUND, P. W. 1840b. Tillaeg til de to Sidste Afhandlinger over Brasiliens Dyreverden för sidste jordomvaeltning. Lagoa Santa d. 4 April 1839. Copenhague: 1-24 pp. **Danske vidensk Selsk. Naturv. Mathem. Afhandl.** VIII: 217-272, pls. XIV-XXIV.
- LYDEKKER, R. 1884. Siwalik and Narbada Carnivora. En Memoirs of the geological Survey of India. **Paleontología Indica**, serie X, vol. II, parte 6: 238, Calcuta.
- LYDEKKER, R. 1885. **Catalogue of the Fossil Mammalia in the British Museum Natural History. Part I. Containing the orders Primates, Chiroptera, Insectivora, Carnivora and Rodentia**. London, xxx + 268pp.
- MADDISON, W. P.; DONOGHUE, M. J. y MADDISON, D. R.. 1984. Outgroup analysis and parsimony. **Syst. Zool.** 33 (1): 83- 103
- MARINELLI, W. 1931. Der Schadel der Hohenbaren, en Abel and Kirle: **Die Drachenhole bei Mixnitz**

- MARSHALL, L. G. 1977. Evolution of the carnivorous adaptative zone in South America. En: **Mayor patterns in Vertebrate evolution**, Hecht, M. K., Goody P. C. y Hecht, B. M. (eds.) 709-721, Plenum Press, NY.
- MARSHALL, L. G. 1988. Land Mammals and the Great American Interchange. **Am. Sci.** 76: 380-88.
- MARSHALL, L. G.; BUTLER, R. F.; DRAKE, R. E. y CURTIS, G. H. 1982a. Geochronology of type Uquian (Late Cenozoic) land mammal age. **Science**, 216: 986-989.
- MARSHALL, L. G.; WEBB, S. D.; SEPKOSKI, J. J. (h.) y RAUP, D. M.. 1982b. Mammalian Evolution and the Great American Interchange. **Science**, 215 (4538):1351-1357.
- MARSHALL, L. G.; HOFFSTETTER, R. y PASCUAL, R. 1983. Mammals and Stratigraphy: Geochronology of the Continental Mammal-bearing Tertiary of South America. **Paleovertebrata**, Mém. Extraordinaire: 1-93.
- MARSHALL, L. G.; BERTA, A.; HOFFSTETTER, R.; PASCUAL, R.; REIG, O. A.; BOMBIN, M. y MONES, A. 1984. Mammals and Stratigraphy: Geochronology of the Continental Mammal-bearing Quaternary of South America. **Paleovertebrata**, Mém. Extraordinaire: 1-76.
- MARSHALL, L. G.; SWISHER III, C. D.; LAVENU, A.; HOFFSTETTER, R. y CURTIS, G. H.. 1992. Geochronology of the mammal-bearing late Cenozoic on the northern Altiplano, Bolivia. **Journal of South American Earth Sciences** 5: 1-19.
- MATTHEW, W. D. 1929. Critical observations upon Siwalik Mammals. **Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.** 56 (7): 437-560.
- MAYR, E. 1954. 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.
- MERRIAM J. C., STOCK, C y MOODY C. L. 1916. An American Pliocene Bear. **Univ. Calif. Pub. Bull. Dept. Geol.** 10: 87-109.
- MERRIAM J. C. y STOCK, C. 1925. Relationships and structure of the short-faced bear, *Arctotherium*, from the Pleistocene of California. Contributions to palaeontology from the Carnegie Institution of Washington. **Papers concerning the palaeontology of the Pleistocene of California and the Tertiary of Oregon**, Part 1: 1-35, Washington.
- MIRANDA-ESQUIVEL, D. R. 1999 (inédito). Análisis filogenético de la tribu Simuliini (*sensu* Crosskey, 1987) para las regiones zoogeográficas Neotropical, Etiópica y Australiana. Tesis Doctoral presentada en la **Facultad de Ciencias Naturales y Museo, UNLP**. La Plata, Argentina.
- MONDOLFI, E. 1983. The feet and baculum of the spectacled bear, with comments on ursid phylogeny. **Jour. Mamm.** 64 (2): 307-310.
- MONES, A. 1985. Redescubrimiento de algunos tipos de mamíferos fósiles sudamericanos. **Comunicaciones Paleontológicas del Museo de Historia Natural de Montevideo**, 13 (I): 201-205.
- MONES, A. 1986. Catálogo Sistemático de los Vertebrados fósiles de América del Sur. Parte I: Lista Preliminar y Bibliografía. **Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg**, 82: 1-625. Frankfurt.
- NEIBURGER, E. J. y TURNBULL, W. D. 1990. Differential Diagnosis of Lesions in the Extinct Short-Faced Bear, *Arctodus simus*. **Journal of Vertebrate Paleontology** 9 (3): 36A.
- NELSON, M. E. y MADSEN, J. H. 1983. A Giant Short-faced Bear (*Arctodus simus*) from the Pleistocene of Northern Utah. **Trans. Kansas Acad. Scien.** 86 (1): 1-9.

- NIXON, K. C. 1999. Winclada (BETA) ver. 0.9.9 **published by the author, Ithaca, NY.**
- NORREL, M. A. 1992. 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.
- NOWAK, R. M. y PARADISO, J. L. 1983. **Walker's Mammals of the World.** The Johns Hopkins University Press, Fourth Ed., USA., 1362 pp.
- O'BRIEN, S. J.; BENVENISTE, R. E.; NASH, W. G.; MARTENSON, J. S.; EICHELBERGER, M. A.; WILDT, D. E.; BUSH, M.; WAYNE, R. K. y GOLDMAN, D. 1991. Molecular Biology and Evolutionary Theory: The Giant Panda's Closest Relatives. En: **New perspectives on Evolution.** Warren, L. y Koprowski, H. (eds.): 225-250. Wiley-Liss, Inc., New York.
- OSBORNE, H. F. 1924. *Andrewsarchus*, giant mesonichid of Mongolia. **Am. Mus. Novitates** 146: 1-5.
- PARDIÑAS, U. F. J. y DESCHAMPS, C. 1996. Sigmodontinos (Mammalia, Rodentia) pleistocénicos del sudoeste de la provincia de Buenos Aires (Argentina): aspectos sistemáticos, paleozoogeográficos y paleoambientales. **Estudios Geológicos** 52: 367-379.
- PARDIÑAS, U. F. J.; GELFO J. N.; SAN CRISTOBAL, J.; CIONE, A. L. y TONNI, E. P. 1996. Una tafocenosis de organismos marinos y continentales en el Pleistoceno superior en el sur de la provincia de Buenos Aires. **Actas del XIII Congreso Geológico Argentino y III Congreso de Exploración de Hidrocarburos** 5: 95-111.
- PARDIÑAS, U. F. J.; TONNI, E. P. y FIGINI, A. 1998. Camet Norte: diversidad faunística próxima al Ultimo Máximo Glacial en el sudeste de la provincia de Buenos Aires (Argentina). **Actas del X Congreso Latinoamericano de Geología y VI Congreso Nacional de Geología Económica** 1: 257-262.

-
- PASCUAL, R. y FIDALGO, F. 1972. The Problem of the Plio-Pleistocene Boundary in Argentina (South America). **International Colloquium on the problem "The Boundary between Neogene and Quaternary"**: 205-262.
- PASCUAL, R.; ORTEGA HINOJOSA, E. J.; GONDAR, D. y TONNI, E. P. 1965. Las edades del Cenozoico mamalífero de la Argentina, con especial atención a aquéllas del territorio Bonaerense. **Anales de la Comisión de Investigaciones Científicas de la provincia de Buenos Aires** 6: 165-193.
- PASCUAL, R. y otros. 1966. Paleontografía bonaerense. Fascículo IV: Vertebrata. **Comisión de Investigaciones Científicas de la provincia de Buenos Aires**, La Plata. 202 pp. A. V. Borrello (Ed.) R. Pascual (Dir.).
- PAULA COUTO, C. de. 1943. Mamíferos fosseis do Brasil. **Rev. Hist. Geog. Río Grande do Sul** 23 (2): 105-122.
- PAULA COUTO, C. de. 1946. Carnívoros fosseis do Brasil. **Rev. Acad. Colombiana de Cien.** 6: 525-533.
- PAULA COUTO, C. de. 1960. Um urso extinto do Brasil. **Bol. Soc. Brasileira de Geol.** 9 (1): 5-27.
- PAULA COUTO, C. de. 1970. Paleontologia da regioao de Lagoa Santa, Minas Gerais, Brasil. **Bol. Mus. Hist. Nat.** 1: 1-21.
- PAULA COUTO, C. de. 1979. **Tratado de Paleomastozoología**. Acad. Bras. de Cienc., Río de Janeiro, 590 pp.
- PEREA, D. y UBILLA, M. 1983. *Arctodus pamparus* (Amegh) (Mammalia, Ursidae) en sedimentos Lujanenses del dep. Río Negro, Uruguay. **Resúmenes y Comunicaciones de las Jornadas de Ciencias Naturales**, Montevideo.
- PEREA, D. y UBILLA, M. 1985. Caracterización de dos patrones morfológicos en Tremarctinae (Carnivora, Ursidae) extinguidos de Sud América. **Actas de las**

- Jornadas Zoológicas de Uruguay: 25-27, Montevideo.**
- PEREA, D. y UBILLA, M. 1998. South American Fossil Bears (Ursidae, Tremarctinae). *Resumen, Actas VII Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía*, Bahía Blanca.
- PEYTON, B. 1980. Ecology, distribution and food habits of spectacled bears *Tremarctos ornatus*, in Peru. **Journal of Mammalogist** 61(4): 639-652.
- POCOCK, R. I. 1914. On the feet and other external features of the Canidae and Ursidae. **Proc. Zool. Soc. London**: 913-941.
- POCOCK, R. I. 1917. A new genus of Ursidae. **Ann. Mag. Nat. Hist.** 20 (8): 128-130.
- PREVOSTI, F. J.; PRIETO, A.; SAN ROMAN, M. y MORELLO, F. 2001. Un nuevo registro de *Arctotherium* (*Pararctotherium*) (Carnivora, Ursidae, Tremarctinae) del Pleistoceno Superior de la Patagonia Austral (Magallanes, Chile). **Ameghiniana** 38 (4)-Suplemento.
- PREVOSTI, F. J.; SOIBELZON, L. H.; PRIETO, A.; SAN ROMAN, M. y MORELLO, F. MS. aceptado The Southernmost Bear: *Pararctotherium* (Carnivora, Ursidae, Tremarctinae) in the Latest Pleistocene of Southern Patagonia, Chile. in press **Journal of Vertebrate Paleontology**.
- RADULESCU, C. y SAMSON, P. 1959. Contribution à la connaissance de la dentition lactéale d'*Ursus spelaeus*. **Eiszeitalter und Gegenwart** 10: 205-216.
- RAUP, D. M. 1972. Taxonomic diversity during the Phanerozoic. **Science** 215: 1065-1071.
- RAUSCH, R. 1963. Geographic variation in size in North American brown bears, *Ursus arctos* L., as indicated by condilobasal length. **Canadian Jour. Zool.** 41: 33-45.
- REFERENCIA 1. 1998. Clovis Site on Gulf Coast Yields Booty Only to Waves. Highway Project Focuses New Interest on McFadden Beach. **Mammoth Trumpet** 13 (4).

- ROTHSCHILD, B. M. y TURNBULL, W. 1987. Treponemal infection in a Pleistocene bear. **Nature** 329: 61-62.
- RUIZ-GARCÍA, M. 2000. 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 ecorregional para la conservación del Oso Andino**, Riobamba, Ecuador.
- RUSCONI, C. 1927. Sobre un húmero de “*Arctotherium*” y otro de “*Felis*” de la formación pampeana. **Anales del Museo de Historia Natural “Bernardino Rivadavia”** 34 (61): 279-297.
- RUSCONI, C. 1931. Lista de los vertebrados fósiles del Plioceno superior de Buenos Aires. **La Semana Médica** 53: 1-19.
- RUSCONI, C. 1932. Sobre una mandíbula de *Arctotherium* descubierta en las excavaciones del subterráneo Lacroze. **Revista de Medicina y Veterinaria** 19: 1-8.
- RUSCONI, C. 1936. Distribución de los vertebrados fósiles del Ensenadense. **Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba** 33 (3): 183-214.
- RUSCONI, C. 1937. Contribución al conocimiento de la geología de la ciudad de Buenos Aires y sus alrededores y referencia a su fauna. **Actas de la Academia Nacional de Ciencias en Córdoba** 10 (3-4): 177-384.
- RUSCONI, C. 1938. Sobre varios restos de osos de la fauna Ensenadense. **Anales de la Sociedad Científica Argentina** 126: 227-237.
- RUSCONI, C. 1949. El Puelchense de Buenos Aires y su fauna (Plioceno Medio). Segunda parte. **Publicaciones del Inst. Fisiogr. Geol. Rosario** 36: 100-242.

- SAN ROMAN, M. B.; MORELLO, F. R. y PRIETO, A. I.. 2000. Cueva de los Chingues (Parque Nacional Pali Aike), Magallanes, Chile. Historia natural y cultural I. **Anales del Instituto de la Patagonia Serie Ciencias Historicas**, 28: 125-146.
- SAPORITI, E. J. 1949. Contribución al conocimiento de la biología del oso de lentos. **Anales de la Sociedad Científica Argentina CXLVII**: 3-12.
- SAVAGE, R. J. G. 1973. *Megistotherium*, gigantic hyaenodont from Miocene of Gebel Zelten, Libya. **Bull. British Mus. (Nat. Hist.), Geol. Ser.** 22: 484-511.
- SIMPSON, G. G. 1950. History of the Fauna of Latin America. **Am. Scient.** 38: 261-389.
- SMITH, A. B. 1994. **Systematics and the fossil record documenting evolutionary patterns**. Blackwell Scientific Publ., London. 223 pp.
- SMITH WOODWARD, LL. D., F.Z.S. 1900. On some remains of *Grypotherium* (*Neomylodon*) *listai* and associated mammals from cavern near Consuelo Cove, Last Hope Inlet, Patagonia. **Proc. Zool. Soc. London** I: 64-75, Pl V-IX.
- SOIBELZON, L. H. 2000. Nueva evidencia sobre la relación filogenética entre los osos pleistocenos de América del Sur y del Norte. **Asociación Geológica Argentina**, Serie D, Publicación Especial N°4: 45-50. Buenos Aires.
- SOIBELZON, L. H. y BOND, M. 1998. Los Ursidae (Mammalia: Carnivora) Fósiles de la República Argentina. **Actas del X Congreso Latinoamericano de Geología y VI Congreso Nacional de Geología Económica** I: 275-279.
- SOIBELZON, L. H.; BOND, M. y SOIBELZON, E. 2000. The Systematic Identity of the type of *Arctotherium Bonariensis* Gervais, 1852 (Ursidae: Tremarctinae), **Ameghiniana** 37 (4)-Suplemento.
- SOIBELZON, L. H. y CARLINI, A. MS enviado. Deciduous Teeth Morphology of Tremarctinae (Mammalia: Ursidae). **Journal of Mammalian Evolution**.

- SOIBELZON, L. H.; GELFO, J. y PASCUALI, R. 1999. Bioestratigrafía del valle del río Arrecifes, Prov. de Buenos Aires, Argentina. **Actas del XIV Congreso Geológico Argentino I**: 381-384.
- SOIBELZON, L. H.; ISLA F. I. y DONDAS, A. 2001b. Primer registro de tres individuos asociados de *Arctotherium latidens* (Ursidae: Tremarctinae). **Ameghiniana** 38 (4)-Suplemento.
- SOIBELZON, L. H. y SOIBELZON, E. 1999. A new record of *Arctotherium bonariensis* (Ursidae, Tremarctinae) from Buenos Aires Province, Argentina. **Ameghiniana** 36 (4)-Suplemento.
- SOIBELZON, L. H.; SOIBELZON, E.; NEDOSZITKO, J.; RODRIGUEZ, J. y MEDINA, M. 2001c. *Arctotherium latidens* (Ursidae: Tremarctinae) en el Ensenadense de la República Argentina. **Ameghiniana** 38 (4)-Suplemento.
- SOIBELZON, L. H.; TONNI, E. P. y BOND, M. 2001a. *Arctotherium latidens* (Ursidae, Tremarctinae) en el Pleistoceno de la Provincia de Buenos Aires, Argentina. Comentarios Sistemáticos y Bioestratigráficos. Actas del Congreso Latinoamericano de Geología (versión electrónica sin paginación).
- STEHLI, F. G. y WEBB, S. D. (eds.). 1985. **The Great American Biotic Interchange**. New York: Plenum Press.
- SZALAY, F. S.; NOVACEK, M. J. y McKENNA, M. C. (eds.). 1993. **Mammal Phylogeny: Placentals**. Springer-Verlag, NY.
- TALBOT, S. L. y SHIELDS, G. F. 1996. A Phylogeny of the Bears (Ursidae) Inferred from Complete Sequences of Three Mitochondrial Genes. **Molecular Phylogenetics and Evolution** 5 (3): 567-575.
- TAMAYO, M. y FRASSINETTI, D. 1980. Catálogo de los mamíferos fósiles y vivientes de Chile. **Boletín del Museo Nacional de Historia Natural** 37: 323-399, Santiago de

Chile.

- TEDFORD, R. H. y MARTIN, J. 2001. *Plionarctos*, a Tremarctinae bear (Ursidae: Carnivora) from western North America. **Journal of Vertebrate Paleontology** 21 (2): 311-321.
- TERZEA, E. 1969. Nouvelles donnés sur la dentition lactele de l'*Ursus spelaeus*. **Proceedings of the IV International Congress of Sdpeology in Yugoslavia** 4-5: 383-389.
- THUNBERG, C. P. 1819. Beskrifning och Techning pa ett nytt species *Hyaena brunnea*. **K. VETENSK. HANDL**: 59-65. Stockholm.
- TOMES, Ch. S. 1904. **A Manual of Dental Anatomy**, J. y A. Churchill, London. 636 pp., 286 pl.
- TONGE, C. H. 1976. Morphogenesis and development of teeth. En: **Scientific Foundations of Dentistry** Cohen, B. y Kramer, I. R. H. (eds.): 325- 334. William Heinsmann Medical Books, London.
- TONNI, E. P.; ALBERDI, M. T.; PRADO, J. L.; BRAGO, M. S. y CIONE, A. L. 1992. Change of mammal assemblages in the pampean region (Argentina) and their relation with the Plio-Pleistocene Boundary. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology** 95: 179-194.
- TONNI, E. P.; BERMAN, W. D.; FIDALGO, F.; GOIN, F. J. y QUIROGA, J. C. 1987. La fauna local Centinela del Mar y una nueva Unidad Mamífero para el Pleistoceno Tardío de la Provincia de Buenos Aires (Argentina). **Actas del Décimo Congreso Geológico Argentino III**: 175-177, Tucumán.
- TONNI, E. P. y CIONE, A. L. 1995. Los mamíferos como indicadores de cambios climáticos en el Cuaternario de la región pampeana de la Argentina, En: **Climas Cuaternarios en América del Sur** Argollo, J. y Mourguiart, Ph. (eds.): 319-326.

- Proyecto PICG-281, Orstom, Institut Francais de Recherche Scientifique pour le Développement en Coopération, i-xvii, 1-344, La Paz.
- TONNI, E. P. y CIONE, A. L. 1996. Reassessment of the Pliocene-Pleistocene continental time scale of sothern South America. Correlation of the Chapadmalalan with Bolivian sections. **Journal of American Earth Sciences** 9: 221-236.
- TONNI, E. P. y CIONE, A. L. 1999. Biostratigraphy and chronological scale of uppermost Cenozoic in the Pampean Area, Argentina. En: **Quaternary Vertebrate Paleontology in South America**. Tonni, E. P. y Cione, A. L. (eds.): 23-51 Quaternary of South America and Antarctic Península 12.
- TONNI, E. P.; CIONE, A. L. y FIGINI, A. 1999a. Predominance of arid climates indicated by mammals in the pampas of Argentina during the Late pleistocene and Holocene. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology** 147: 257-281.
- TONNI, E. P. y FIDALGO, F. 1982. Geología y paleontología de los sedimentos del Pleistoceno en el area de Punta Hermengo (Miramar, Prov. de Buenos Aires, Rep. Argentina): Aspectos paleoclimáticos. **Ameghiniana** 19 (1-2): 79-108.
- TONNI, E. P.; NABEL, P.; CIONE, A. L.; ETCHICHURY, M.; TOFALO, R.; SCILLATO-YANÉ, G.; SAN CRISTÓBAL, J.; CARLINI, A. y VARGAS, D. 1999b. The Ensenada and Buenos Aires formations (Pleistocene) in a quarry near La Plata, Argentina. **Journal of South American Earth Sciences** 12: 273-291.
- TONNI, E. P.; PARDIÑAS, U. F. J.; VERZI, D. H.; NORIEGA, J. I.; SCAGLIA, O. y DONDAS, A.. 1998. Microvertebrados pleistocénicos del sudeste de la Provincia de Buenos Aires (Argentina): Bioestratigrafía y Paleoambientes. **Actas de las V Jornadas Geológicas y Geofísicas Bonaerenses**: 73-83.
- TORRES, T. 1988. Osos (Mammalia, Carnivora, Ursidae) del Pleistoceno de la Península Ibérica. Publicación especial del **Boletín Geológico y Minero, Instituto Geológico y Minero de España XCIX**: 1-316.

- TRAJANO, E. y FERRAREZZI, H. 1994. A fossil bear from northeastern Brazil, with a phylogenetic analysis of the South American extinct Tremarctinae (Ursidae). **Journal of Vertebrate Paleontology** 14 (4): 552-561.
- UBILLA, M. y PEREA, D. 1999. Quaternary vertebrates of Uruguay: A biostratigraphic, biogeographic and climatic overview; En: **Quaternary Vertebrate Paleontology in South America**. Tonni, E. P. y Cione, A. L. (eds.): 75-90. Quaternary of South America and Antarctic Península 12.
- VALKENBURGH, B. Van. 1989. Carnivore dental adaptation and diet: a study of trophic diversity within guilds. En: **Carnivore Behavior, Ecology and Evolution**; Gittleman, J. L. (Ed.): 410-436. Cornell University Press, Ithaca, New York.
- VALKENBURGH, B. Van. 1990. Skeletal and dental predictions of body mass in carnivores. En: **Body Size in Mammalian Paleobiology: Estimation and Biological Implications**; Damuth, J. y MacFadden, B. J. (Eds.): 181-205. Cambridge University Press.
- VAN ANDEL, T. H. 1981. Consider the incompleteness of the geological record. **Nature** 294: 397-398.
- VON KOENIGSWALD, G. H. R. 1967. Evolutionary trends in the deciduous molars of the Hominoidea. **Journal of Dental Research** 46: 779-786.
- WAGNER, P. J. 2000. The quality of the fossil record and the accuracy of the phylogenetic inferences about sampling and diversity. **Systematic Biology** 49: 65-86.
- WAITS, L. P.; SULLIVAN, J.; O'BRIEN, S. J. y WARD, R. H. 1999. Rapid Radiation events in the Family Ursidae Indicated by Likelihood Phylogenetic estimation from Multiple Fragments of mtDNA. **Molecular Phylogenetics and Evolution** 13 (1): 82-92.
- WALLACE, A. R. 1876. **The Geographical Distribution of Animals**. 2 vols. London: Macmillan.

- WATROUS, L. E. y WHEELER, Q. D. 1981. The outgroup comparison method of character analysis. **Syst. Zool.** 30: 1-11.
- WAYNE, R. K.; VAN VALKENBURG, B. y O'BRIEN, S. J. 1991. Molecular distance and divergence time in Carnivores and Primates. **Molecular and Biological Evolution** 8 (3): 297-319.
- WEBB, S. D. 1976. Mammalian Faunal Dynamics of the Great American Interchange. **Paleobiology** 2: 216-234.
- WEBB, S. D. 1985. Late Cenozoic mammal dispersals between the Americas. En: **The Great American Biotic Interchange**; Stheli, F. G. y Webb, S. D. (eds.): 357-386, Plenum Press, NY.
- WEBB, S. D. 1991. Ecogeography and the Great American Interchange. **Paleobiology** 17 (3): 266-280.
- WILLS, M. A. 1999. Congruence between phylogeny and stratigraphy: randomization tests and the gap excess ratio. **Systematic Biology** 48: 559-580.
- WINGE, H. 1895-1896. Jordfundne og nulevende Rovdyr (Carnivora) fra Lagoa Santa, Minas Geraes, Brasilien. **E Museo Lundii** 2 (4): 1-103.
- WOOD, G. L. 1981. **The Guinness Book of animal records**. Guinness Superlatives Ltd., Middlesex. 240 pp.
- WOODBURNE, M. O. 1987. **Cenozoic Mammals of North America. Geochronology and Biostratigraphy**. Univ. of California Press, Los Angeles. 336 pp.
- WOZENCRAFT, W. C. 1989. The phylogeny of recent carnivora. En: **Carnivore behavior, ecology and evolution**. Gittleman, J. L. (Ed.): 495-535, Ithaka, NY. Cornell University Press.
- WYSS, A. R. y FLYNN, J. J. 1993. A Phylogenetic Analysis and Definition of the

-
- Carnivora. En: **Mammal Phylogeny, Placentals**; Szalay, F. S. Novacek, M. J. y McKenna, M. C. (eds.): 32-52. Springer-Verlag, NY Inc.
- YERENA OCANDO, E. 1987. Distribución pasada y contemporánea de los úrsidos en América del Sur. Seminario EA-7154, **Departamento de Estudios Ambientales, Universidad Simón Bolívar**.
- ZETTI, J. 1966. Carnivora pp. 146-160. En: **Paleontografía Bonaerense**; Pascual, R. (Director) Fascículo IV (vertebrata) XIII-XX: 1-202. Borrelo, A. V. (Ed.). Comisión de Investigaciones Científicas, Buenos Aires.
- ZHANG, Y. y RYDER, O. A. 1994. Phylogenetic Relationships of Bears (the Ursidae) Inferred from Mitochondrial DNA Sequences. **Molecular Phylogenetics and Evolution** 3 (4): 351-359.