

Nueva evidencia sobre la relación filogenética entre los osos pleistocenos de América del Sur y del Norte

Leopoldo Héctor Soibelzon

New evidence on the filogenetic relationship between South and North American Pleistocene bears

The subfamily Tremarctinae (Ursidae: Carnivora), distributed exclusively in America, comprises five genera: *Plionarctos* from the upper Pliocene of North America, *Arctodus*, that groups the two North American species; *Arctotherium* and *Pararctotherium* with an uncertain number of South American species; and *Tremarctos* with one fossil species in North America and a living one in South America.

One of the characters usually taken into account in the definition of the subfamily Tremarctinae is the premaseteric fossa in the lateral outer side of the mandible body, which occupies almost all the thickness of the mandibular body.

This description agrees with the observations in *Tremarctos* and *Arctodus*, but in the Argentine and Bolivian species of *Arctotherium* and *Pararctotherium* this fossa is extremely reduced or absent.

In order to compare the premaseteric fossa of *Tremarctos* and *Arctodus* with that of the South American fossil genera, it was measured the volume of this fossa and related with the thickness of the mandibular ramus, between the second and third lower molar.

The results show the great difference of the structure between *Tremarctos* and *Arctodus* on one side, and *Arctotherium* and *Pararctotherium*, on the other.

It is proposed that in the South American genera the premaseteric fossa is drastically reduced, disappearing in some cases. This may be considered a derived character for the group *Arctotherium-Pararctotherium*. Consequently, the opinion of some authors who include all the extinct genera of South American bears as subgenera of the genus *Arctodus* would be invalidated.

Palabras clave: osos, Ursidae, Tremarctinae, filogenia, fosa premaseterica.

Key words: bears, Ursidae, Tremarctinae, filogeny, premaseteric fossa.

Introducción

Los Tremarctinae (Ursidae: Carnivora) presentan una distribución exclusivamente americana. Dentro de esta subfamilia se reconocen cinco géneros: *Plionarctos* (Frick, 1926) del Plioceno superior de América del Norte, es una forma poco conocida considerada ancestral a los otros cuatro géneros del Pleistoceno; *Arctodus* (Leidy, 1854) que agrupa a las dos especies de América del Norte; *Arctotherium* (Bravard, 1857) y *Pararctotherium* (Ameghino, 1904) a los que corresponden un número incierto de especies de América del Sur y *Tremarctos* (Gervais, 1855) con una especie fósil en América del Norte y una viviente en América del Sur.

Uno de los caracteres usados tradicionalmente en la definición de este grupo es la presencia de una fosa premaseterica en la mandíbula (Merriam y Stock, 1925; Berman, 1994; Trajano y Ferrarezzi, 1994; Perea y Ubilla, 1998). La fosa premaseterica 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 maseterica 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 premaseterica 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 *Arctodus* (Figura 1).

En cuanto al significado de la fosa premaseterica en *Tremarctos*, Davis (1955) realiza las siguientes consideraciones:

“Hay una fosa premaseterica profunda en el cuerpo de la mandíbula de *Tremarctos*. Una fosa similar estuvo presente en algunos osos y perros extintos de la subfamilia Amphicyonodontinae”. “En *Tremarctos* la fosa aloja una extensión del vestíbulo oral en forma de bol-

sa, que es soportada por el músculo buccinador". "La morfología de la cabeza en *Tremarctos*, comparada con *Ursus*, se encuentra adaptada para incrementar la herbivoría en la función masticatoria. Particularmente notable es el incremento de la masa del músculo zigomático-mandibular y la reducción del masetero superficial". "Los estudios sobre la dieta de *Tremarctos* en libertad indican hábitos herbívoros. En cautividad su dieta es similar a la de otros osos". "Se sugiere que esta fosa en el cuerpo de la mandíbula refleja que oscuras fuerzas modelan la mandíbula. La arquitectura básica integral de la mandíbula no se encuentra afectada, en ninguna de las formas estudiadas, por la presencia de la fosa". "Se sugiere que el músculo zigomático-mandibular está implicado en el desarrollo de la fosa en *Tremarctos*".

En los restos mandibulares conocidos de las especies argentinas de *Arctotherium* y *Pararctotherium* la fosa premasetéica está reducida o ausente (Cope 1896; Ameghino 1902 y Soibelzon y Bond 1998) (Figura 1).

Con el fin de comparar la fosa premasetéica de *Tremarctos* y *Arctodus* con la de los géneros fósiles de América del Sur se midió su volumen y se lo correlacionó con el espesor de la rama mandibular medido entre el segundo y tercer molar superior. La elección de contrastar el espesor, y no otra medida, con el volumen se justifica pues la fosa típica ocupa prácticamente todo el espesor de la mandíbula. De esta forma, se intentó mensurar la magnitud de la excavación en el cuerpo mandibular.

Los resultados obtenidos demuestran claramente la enorme diferencia existente entre la estructura presente en *Tremarctos* y *Arctodus* por un lado y la de *Arctotherium* y *Pararctotherium* por el otro.

Las observaciones indican que en los géneros sudamericanos la fosa premasetéica se ha reducido drásticamente hasta desaparecer en algunos casos. Podemos considerar entonces la reducción como un carácter derivado para el grupo *Arctotherium-Pararctotherium*, y de esta forma se invalidaría la posición de algunos autores que sugirieron la inclusión de los géneros de osos de América del Sur como subgéneros en el género *Arctodus*.

Materiales y métodos

Materiales

AMNH 117433 *Arctotherium latidens*; Valle de Tarija, Bolivia; Ensenadense. AMNH 25531 *Arctodus simus*; Sheridan County, Nebraska; Irvingtonian. AMNH: F 127691 *Arctodus simus*; Engineer Creek, Alaska; RanchoLabrean. AMNH:F 98969 *Arctodus simus*; Arkalon, Kansas; Irvingtonian. AMNH 95696 *Arctodus pristinus*; Arkalon, Kansas; Irvingtonian. AMNH 30493 *Arctodus*; Cleary Creek Alaska; RanchoLabrean. AMNH:F 127700 *Arctodus*; Gold Hill, Alaska; RanchoLabrean. AMNH:F 127688 *Arctodus*; Gold Stream, Alaska. AMNH 2972 *Arctodus*; Cripple Creek, Alaska. AMNH 30494 *Arctodus*; Fairbanks, Alaska; RanchoLabrean. BMNH 32916 tipo

Arctotherium angustidens; río de La Plata, Bs. As.; Ensenadense. MACN 1201 Tipo *Pseudoarctotherium debilis*; Mercedes, Bs. As.; "Pampeano". MACN 17486 *Pseudoarctotherium debilis*; A^o Alcaráz, Entre Ríos; "Pampeano". MACN 1453 *Arctotherium wingei*; Valle de Tarija; Bolivia. MACN 1458 *Arctotherium tarijense*; Valle de Tarija; Bolivia. MACN 2668 *Pararctotherium enectum*; Capital Federal, Bs. As.; "Pampeano" (Ensenadense cuspidal). MACN 9646 *Pararctotherium enectum*; Río Quequen Salado, Bs. As.; "Pampeano" (Ensenadense Cuspidal). MACN 13971 *Pararctotherium enectum*; Necochea, Bs. As.; "Pampeano". MACN 18599 *Pararctotherium pamparum*; Morón, Bs. As.; Lujanense. MACN 5132 tipo *Arctotherium candiotti*; Cap. Federal; Ensenadense. MACN Mastozoología 17830 *Tremarctos ornatus*. MACN Mastozoología 50.87 *Tremarctos ornatus*. MLP 10-71 *Pararctotherium enectum*; Arrecifes, Bs. As.; Bonaerense. MMMP 1441 *Pararctotherium enectum*. MPMH 018 *Arctotherium angustidens*; Ea. "La Eufemia", Mar del Sur, Bs. As.; Ensenadense. MNHNP 494 tipo *Arctotherium bonariense*; Prov. de Buenos Aires, procedencia estratigráfica dudosa. UF 7454 *Tremarctos floridanus*; Devil's Den, Levy County, Florida; RanchoLabrean. UF 8526 *Tremarctos floridanus*; Devil's Den, Levy County, Florida; RanchoLabrean Late. UF 3566 *Tremarctos floridanus*; Columbia County, Florida. UF 10333 *Tremarctos floridanus*; Vallecito Creek, California. UF 167143 *Tremarctos floridanus*; Charleston County, South Carolina; Pleistoceno. UF 40043 *Arctodus simus*; Mammoth Cave National Park, Kentucky; RanchoLabrean. UF 170690 *Arctodus simus*; Desha County, Arkansas. UF 57550 *Arctodus simus*; White Pine County, Nevada; RanchoLabrean. UF 81692 *Arctodus pristinus*; Hillsborough County, Florida; Irvingtonian. UF 81693 *Arctodus pristinus*; Hillsborough County, Florida; Irvingtonian. UF 81694 *Arctodus pristinus*; Hillsborough County, Florida; Irvingtonian. UF 40089 *Arctodus*; Charlotte County, Florida; Irvingtonian.

Métodos

Se midió el espesor de la rama horizontal de cada mandíbula entre el segundo y tercer molar inferior usando un calibre Vernier 1/20 marca Weyersberg.

El volumen de la fosa fué 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.

Resultados

La proporción entre el volumen de la fosa y el espesor de la rama mandibular es diferente para los grupos de América del Sur y de América del Norte. (Tabla 1)

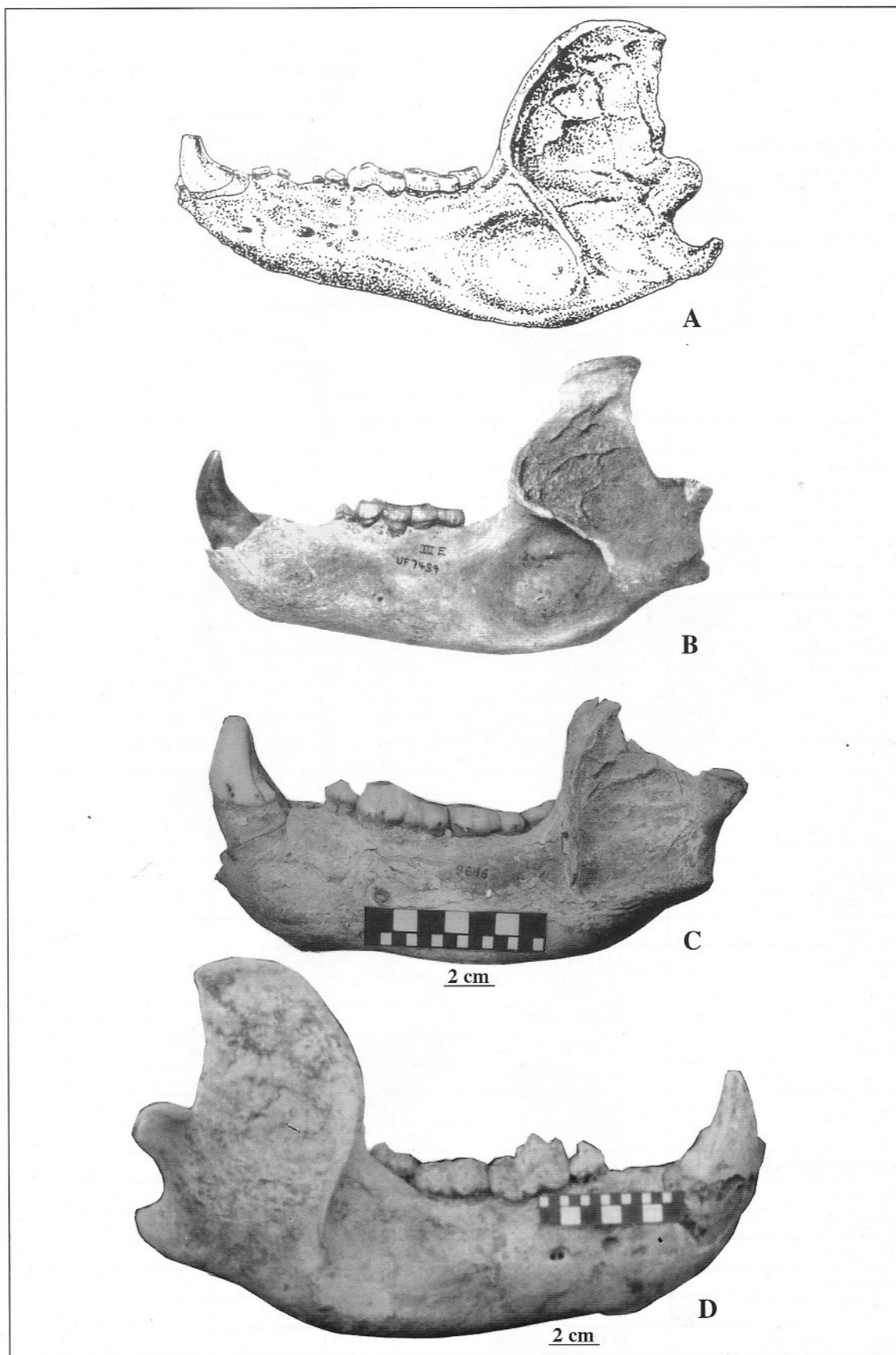


Figura 1. Vistas laterales de las mandíbulas de A- AMNH 25531: *F Arctodus simus* (tomado de Kurtén 1967), B- UF 7454 *Tremarctos floridanus* (tomado de Kurtén 1966), C- MACN 9646 *Paracatherium enectum* y d- MMPH 18 *Arctotherium angustidens* mostrando las diferencias en el desarrollo de la fosa premasetérica y en la inclinación de la cresta masetérica.

	NÚMERO DE COLECCIÓN	ESPESOR (mm)	VOLUMEN (ml)
<i>Arctotherium angustidens</i>	BMNH 32916	35,1	6,2
<i>A. angustidens</i>	MMPH 018 sin.	28,4	2,5
<i>A. angustidens</i>	MMPH 018 dex.	28,5	3
<i>A. bonaeriense</i>	MHNP 494	29	0
<i>A. candiotti</i>	MACN 5132	35	10,3
<i>A. latidens</i>	AMNH 117433	34	3
<i>Pararctotherium enectum</i>	MACN 2668	28,3	1,8
<i>P. enectum</i>	MACN 9646	25,5	1
<i>P. enectum</i>	MACN 13971	23,6	1,2
<i>P. enectum</i>	MMP 1441	30	2
<i>P. enectum</i>	MLP 10-71	28	0
<i>P. pamparum</i>	MACN 18599 sin	32,5	0,6
<i>P. pamparum</i>	MACN 18599 dex	31,9	0,5
<i>Pararctotherium</i>	MMP 311S	25	0
<i>Pseudoarctotherium debilis</i>	MACN 1201	22	1,5
<i>P. debilis</i>	MACN 17486	23,6	0
<i>Arctodus simus</i>	AMNH 25531 dex	32,3	38
<i>A. simus</i>	AMNH 25531 sin	32,3	37,2
<i>A. simus</i>	AMNH: F 127691	26	16,4
<i>A. simus</i>	AMNH: F 98969 sin	25	30,5
<i>A. simus</i>	AMNH: F 98969 dex	28	31,5
<i>A. simus</i>	UF 40043	24	35,7
<i>A. simus</i>	UF 170690	28	28,5
<i>A. simus</i>	UF 57550	25,3	16
<i>Arctodus pristinus J</i>	UF 81692	18	7,5
<i>A. pristinus J</i>	UF 81693	16	2,2
<i>A. pristinus J</i>	UF 81694	20	1,7
<i>A. pristinus</i>	AMNH 95696 sin	21	31,5
<i>A. pristinus</i>	AMNH 95696 dex	22,6	23,2
<i>Arctodus</i>	UF 40089	20	16
<i>Arctodus</i>	AMNH 30493	24	18,5
<i>Arctodus</i>	AMNH:F 127700	25	15,7
<i>Arctodus</i>	AMNH:F 127688	24	11,5
<i>Arctodus</i>	AMNH 2972	21	19,3
<i>Arctodus</i>	AMNH 30494	21,5	12
<i>Tremarctos floridanus</i>	UF 7454 dex	15	12,5
<i>T. floridanus</i>	UF 7454 sin	14	9,9
<i>T. floridanus</i>	UF 10333	17,5	26,3
<i>T. floridanus</i>	UF 3566	15	21,5
<i>T. floridanus</i>	UF 8526	17,7	29,21
<i>T. floridanus</i>	UF 167143	16	13,3
<i>Tremarctos ornatus J</i>	MACN zool 50.87	11	3,2
<i>T. ornatus</i>	MACN zool 17830 dex	13,4	6,2
<i>T. ornatus</i>	MACN zool 17830 sin	13,6	6

Tabla 1. Espesor de la rama mandibular, volumen de la fosa premasetéica

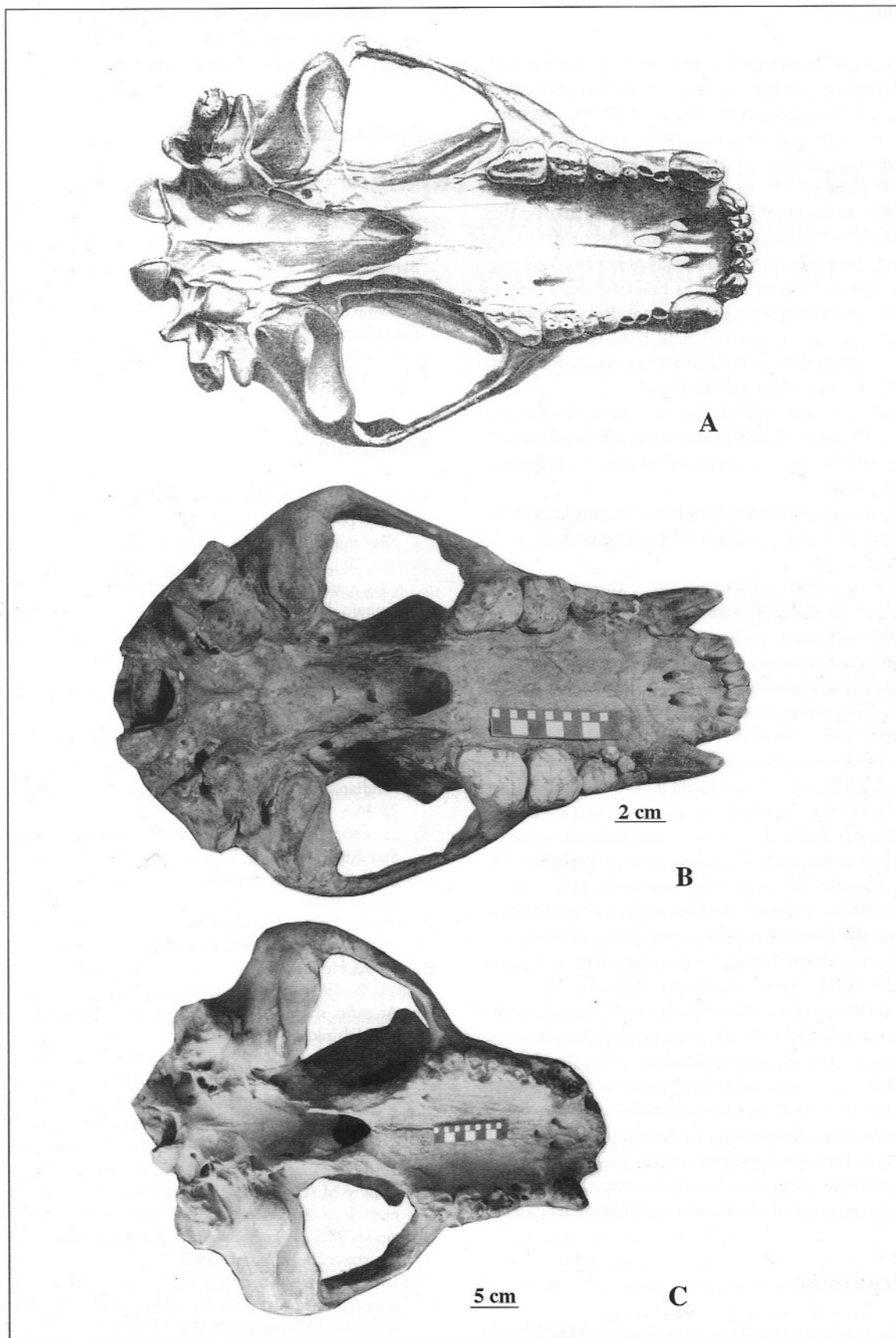


Figura 2. Vistas ventrales de los cráneos de A- Z1 *Arctodus simus* (tomado de Merriam y Stock, 1925), B- MACN 971 *Paracatherium pamparum* y C- MMMP 26S *Arctotherium candiotti* donde pueden apreciarse las diferencias en el espesor de los molares, en la disposición de los primeros tres premolares superiores y en la extensión posterior del paladar con respecto a los últimos molares (M^2).

Discusión

Los resultados obtenidos demostraron claramente la gran diferencia existente entre la estructura presente en *Tremarctos* y *Arctodus* por un lado y la de *Arctotherium* y *Pararctotherium* por el otro. La fosa se ha reducido drásticamente en *Arctotherium* y ha desaparecido en *Pararctotherium*.

Además la cresta masetérica se orienta de manera diferente en ambos grupos. En *Tremarctos* y *Arctodus* se inclina en dirección posteroinferior desde el borde alveolar, en *Arctotherium* y *Pararctotherium* es prácticamente perpendicular al eje anteroposterior de la mandíbula. Como resultado de esto la fosa masetérica de *Tremarctos* y *Arctodus* también es diferente a la del resto de los Tremarctinae y a la de los Ursidae en general (Figura 1).

Por otro lado el estudio del cráneo y las series dentarias superiores (Figura 2) brindan evidencia adicional sobre las diferencias existentes entre *Arctodus*, *Arctotherium* y *Pararctotherium*:

- El cuarto premolar superior y parcialmente los molares superiores, son más anchos en los géneros de América del Sur.
- Los premolares (Pm¹, Pm² y Pm³) se disponen en hilera sobre el maxilar en *Arctodus* y en un arreglo apiñado en *Arctotherium* y en *Pararctotherium* donde se expresa con mayor fuerza. En este último género pueden faltar algunos premolares e inclusive el Pm⁴ llega a implantarse atravesado por falta de espacio.
- La distancia entre el borde posterior del paladar y los últimos molares superiores (M³) es decreciente en el sentido *Arctodus*, *Arctotherium* y *Pararctotherium*.
- En *Arctodus* y *Tremarctos* se desarrolla una escotadura en el borde dorsal del foramen magnum, que no se observa en el grupo *Arctotherium-Pararctotherium*.

Considerando al "grupo" *Tremarctos-Arctodus* como el taxón ancestral o hermano de *Arctotherium-Pararctotherium* consideramos como derivados a aquellos caracteres presentes en este último "grupo" y que se apartan de aquellos observados en el "grupo" *Tremarctos-Arctodus*.

De esta forma se invalida la posición de algunos autores que sugirieron la inclusión de las especies de los géneros de América del sur en el género *Arctodus* de América del Norte. Los arctoterios norteamericanos pertenecen a un género propio de caracteres menos especializados que *Arctotherium* y *Pararctotherium* (Kraglievich y Ameghino 1940).

Se espera en futuras contribuciones a base de estudios en curso, dar a conocer mayor cantidad de caracteres que permitan la reconstrucción de la historia filogenética del grupo.

Agradecimientos

Al Dr. Bonaparte (MACN), Sr. Scaglia (MMMP), Dr. Weeb (UF), Dr. Tedford (AMNH), Dr. Carrant (BMNH), Dra. Vaccaro (MACN) y Sra. Sciorilli-Borrelli (MMMP) por permitirme estudiar las colecciones a su cargo. A los Doctores Frank (FIMNH) y De Muizzon (MNHNP) por

el envío de calcos. Esta contribución fue parcialmente financiada por ANCyP, PICT 01961; Collection Study Grant, AMNH y Fundación Antorchas.

Abreviaturas utilizadas

AMNH: American Museum of Natural History, AMNH F.: Frick Laboratory, American Museum of Natural History, BMNH: Natural History Museum, London, FIMNH: Florida Museum of Natural History, MACN: Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", MACN zool: Colección del Dpto. de Mastozoología, MLP: Museo de La Plata, MMMP: Museo Municipal de Mar del Plata "Lorenzo Scaglia", MMPH: Museo Municipal "Punta Hermengo", MNHNP: Museo Nacional de Historia Natural de París, UF: Florida University, sin y dex: izquierdo y derecho respectivamente, J: juvenil.

Bibliografía

- Ameghino, F., 1902. Notas sobre algunos mamíferos fósiles nuevos o poco conocidos del valle de Tarija. Anales del Museo Nacional Buenos Aires, ser. 3, 1: 225-261, 7pls.
- 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.
- Cope, E. D., 1896. New and little known Mammalia from the Port Kennedy bone deposit. Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia, 48: 378-394.
- Davis, D. D., 1955. Masticatory apparatus in the spectacled bear. Fieldiana-Zoology, Chicago Museum of Natural History 37: 25-46.
- Kraglievich, L. y C. Ameghino, 1940. Los úrsidos extinguidos de Sud América. En: L. Kraglievich. Obras de paleontología y geología, Talleres de Impresiones Oficiales, Vol. 3, 83: 557-627 La Plata.
- Kurtén, B., 1966. Pleistocene bears of North America: 1 Genus *Tremarctos*, spectacled bears. Acta Zoologica Fennica, 115: 1-120, Helsinki.
- Kurtén, B., 1967. Pleistocene bears of North America: 2 Genus *Arctodus*, short faced bears. Acta Zoologica Fennica, 117: 1-60, Helsinki.
- Merriam J. C. y C. Stock, 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.
- Perea D. y M. Ubilla, 1985. Caracterización de dos patrones morfológicos en Tremarctinae (Carnivora, Ursidae) extinguidos de Sud América. Actas de las Jornadas Zoológicas de Uruguay: 25-27, Montevideo.
- Soibelzon L. H. y M. Bond, 1998. Los Ursidae (Mammalia: Carnivora) Fósiles de la República Argentina. Actas del X Congreso Latinoamericano de Geología y VI Congreso Nacional de Geología Económica, vol. I: 275-279.
- Trajano E. and H. Ferrarezzi, 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.