

ESTUDIO MORFOGEOMÉTRICO DEL BASICRÁNEO DE URSIDAE (CARNIVORA, MAMMALIA)

GEOMETRIC MORPHOMETRIC ANALYSIS OF THE BASICRANIUM OF URSIDAE (CARNIVORA, MAMMALIA)

María Eugenia ARNAUDO^{1,2}, María Victoria FERNANDEZ BLANCO^{1,2}

1. División Paleontología Vertebrados, Museo de La Plata. 2. Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET)

RESUMEN.

Presentamos el primer estudio del basicráneo de Ursidae utilizando un estudio de morfometría geométrica en dos dimensiones. Se seleccionaron 22 *landmarks* con homologías de tipo I y II. Se digitalizaron con el tpsUtil y tpsdig2. Los análisis se hicieron con MorphoJ. Para analizar la variación de forma se realizó un análisis de componentes principales y una regresión de las coordenadas de *landmarks* alineadas contra el logaritmo en base 10 del tamaño del centroide. La máxima variación morfológica se resume en los 2 primeros componentes principales (CP). A lo largo del CP1 se observa una separación entre la subfamilia Ailuropodinae con respecto a la subfamilia Tremarctinae y Ursinae. Estas últimas se encuentran próximas en el morfoespacio. Las especies fósiles (*Arctotherium angustidens*, *A. vetustum*, *A. tarijense* y *A. simus*) tienen basicráneos más cortos y mastoides más expandidos que los ursinos actuales pero basicráneos más largos y mastoides más comprimidos lateralmente que los ailuropodinos. A lo largo del CP2 no se detecta una clara separación entre especies. De acuerdo con los resultados obtenidos, se propone que la variación de forma del basicráneo en Ursidae estaría explicada por la historia filogenética entre las especies.

Palabras claves: ursidae, morfometría geométrica, basicráneo.

ABSTRACT.

We present the first study of the auditory region and basicranium of Ursidae using a two-dimensional geometric morphometric analysis. Twenty-two type I and II landmarks were established and digitized using tpsUtil and tpsdig2. MorphoJ was used for the analysis. Shape variation was analyzed using a principal component analysis and a regression of the landmark coordinates against the logarithm of centroid size. The highest variation is summarized in the first 2 principal components (PC). Along PC1 the Ailuropodinae were separated with respect to the Tremarctinae and Ursinae. The latter were close to each other in the morphospace. The extinct species (*Arctotherium angustidens*, *A. vetustum*, *A. tarijense* and *A. simus*) present a shorter basicranium and more expanded mastoids than extant ursins but longer basicranium and more laterally compressed mastoids than ailuropodins. There was no clear separation of species along PC2. According to these results, we propose that the shape variation of the basicranium in Ursidae could be explained by the phylogenetic history within species.

Keywords: ursidae, geometric morphometric, basicranium.

Recibido agosto 11, 2015 - Aceptado febrero 17, 2016

* **Correspondencia de autor:** María E. Arnaudo. División de Paleontología Vertebrados, Museo de La Plata. Paseo del Bosque s/n. (C.P. 1900). Tel: 54 221 425-7744 Int.129. La Plata, Buenos Aires, Argentina. e-mail: mearnaudo@gmail.com

INTRODUCCIÓN

Los osos se encuentran agrupados dentro de la familia Ursidae (Carnivora) la cual incluye tres subfamilias: Tremarctinae, Ursinae y Ailuropodinae. Los Tremarctinae comprenden una especie actual (*Tremarctos ornatus* Cuvier, 1825) y 10 extintas (*Arctotherium angustidens* (Gervais y Ameghino, 1880), *Arctotherium vetustum* Ameghino, 1885, *Arctotherium bonariense* (Gervais, 1852), *Arctotherium tarijense* Ameghino, 1902, *Arctotherium wingei* Ameghino, 1902, *Arctodus simus* Cope, 1897, *Arctodus pristinus* Leidy, 1854, *Plionarctos edensis* Frick, 1926, *Plionarctos harroldorum* Tedford y Martin, 2001 y *Tremarctos floridanus* Gidley, 1928). Los Ursinae, en tanto, comprenden 6 especies actuales (*Ursus arctos* Linnaeus, 1758, *Ursus maritimus* Phipps, 1774, *Ursus americanus* Pallas, 1780, *Ursus thibetanus* Cuvier, 1823, *Melursus ursinus* (Shaw, 1791) y *Helarctos malayanus* Raffles, 1821) y una sola especie fósil (*Ursus spelaeus* Rosenmuller, 1794). Por último, la subfamilia Ailuropodinae que incluye solamente al oso panda (*Ailuropoda melanoleuca* (David, 1896)). La posición sistemática de *A. melanoleuca* ha cambiado en los últimos años; y durante mucho tiempo se lo incluyó, erróneamente dentro de la familia Procyonidae. Sin embargo, pruebas genéticas recientes lo incluyen dentro de Ursidae (1, 2). Los Tremarctinae constituyen un grupo endémico de América donde *Plionarctos* Frick, 1926, *Arctodus* Leidy, 1854 y *T. floridanus* fueron registrados para América del Norte, mientras que los miembros del genero *Arctotherium* Burmeister, 1879 y *T. ornatus* pertenecen a América del Sur (3). Los Ursinae presentan una distribución más variada. Algunas especies habitan solo en América del Norte como *U. americanus* (4), *U. maritimus* habita en el hemisferio norte presentando una distribución circum-

polar (5), y *U. arctos* se encuentra en América del Norte y Eurasia (6). *U. thibetanus*, *H. malayanus*, *M. ursinus* y *A. melanoleuca* habitan en el continente asiático (7) y *U. spelaeus* fue registrado en el continente europeo (8).

Tradicionalmente los caracteres morfológicos utilizados por los sistemáticos para realizar asignaciones a nivel de familia fueron aquellos relacionados con las extremidades y con la dentición. Sin embargo, Turner (9) señaló que estas características no arrojaban resultados concluyentes y propuso la utilización de elementos del basicráneo. Flower (10), en base a estos estudios y a un carácter específico de la región auditiva (presencia o ausencia del *septum bullae*), clasificó a los miembros del Orden Carnívora en tres grupos: Arctoidea, Aeluroidea y Cynoidea. La región auditiva de los carnívoros contiene importante información para la reconstrucción filogenética de los distintos clados (11) y ha sido estudiada tanto en especies fósiles como actuales (12-23). Sin embargo, no hay antecedentes de trabajos que hayan analizado la región basicraneana en osos.

Respecto a la posición sistemática de los tremarctinos, Soibelzon (3) plantea distintas hipótesis filogenéticas utilizando caracteres craneanos, mandibulares y dentarios. Sin embargo, el autor considera como grupo externo a *U. americanus* y no incluye a *A. melanoleuca* por tener hasta ese momento una posición dudosa dentro de los Ursidae. Actualmente, las relaciones filogenéticas de los úrsidos se basan en caracteres dentarios que podrían ser conservadores y estar reflejando la presencia de plesiomorfias (e.g., 3, 24, 25). Por lo tanto, la incorporación de otros tipos de caracteres morfológicos, como los del basicráneo, ampliarían la posibilidad de contrastar estas hipótesis (26, 27).

El objetivo general de este trabajo es analizar la variación morfológica presente en el basicráneo de los

Ursidae mediante el uso de morfometría geométrica, a fin de obtener una fuente de datos que permita poner a prueba hipótesis filogenéticas previas relacionadas con la subfamilia Tremarctinae.

MATERIALES Y MÉTODOS

Se utilizaron fotos de cráneos de Ursidae en vista ventral. Se incluyeron 12 individuos (7 hembras y 5 machos) de la subfamilia Tremarctinae, 108 Ursinae (54 hembras y 54 machos) y 9 Ailuropodinae (8 machos y una hembra). El número dispar de individuos por subfamilias se debió a la disponibilidad del material. Los materiales se encuentran depositados en las colecciones de *American Museum Natural History, New York (AMNH)*, *East Tennessee State University, Tennessee (ETSU)*, Museo Argentino de Ciencias Naturales, Buenos Aires (MACN), Museo de La Plata, Buenos Aires (MLP), Museo Municipal de Mar del Plata, Buenos Aires (MMMP), *University of Florida, Gainesville (UF)*, y *United States National Museum, Washington DC (USNM)*. La mayoría de los individuos se encuentran sexados y con procedencia geográfica (Apéndice A). El espécimen más pequeño posee un cráneo de 19,95 cm de largo total

Apéndice A. Lista de especímenes usados en el presente estudio donde se detallan número de ejemplar, especie, sexo, procedencia y subfamilia a la que pertenecen.

Nº de ejemplar	Especie	Sexo	Ubicación	Subfamilia
MACN12529	<i>A. angustidens</i>	F	América del Sur	Tremarctinae
MLP00-VII-10-1	<i>A. angustidens</i>	M	América del Sur	Tremarctinae
MLP82-X-22-1	<i>A. angustidens</i>	F	América del Sur	Tremarctinae
MMP1491	<i>A. angustidens</i>	NS	América del Sur	Tremarctinae
MMP1625	<i>A. angustidens</i>	NS	América del Sur	Tremarctinae
AMNH99209	<i>A. simus</i>	NS	América del Norte	Tremarctinae
AMNH56264	<i>T. floridanus</i>	NS	América del Norte	Tremarctinae
AMNH98965	<i>T. floridanus</i>	NS	América del Norte	Tremarctinae
MMP1233	<i>A. vetustum</i>	NS	América del Sur	Tremarctinae
MMP971	<i>A. tarijense</i>	NS	América del Sur	Tremarctinae
MLP MLP 1-1-03-62	<i>T. ornatus</i>	F	América del Sur	Tremarctinae
MLP 2329	<i>T. ornatus</i>	F	América del Sur	Tremarctinae
USNM 100657	<i>T. ornatus</i>	F	América del Sur	Tremarctinae
USNM155575	<i>T. ornatus</i>	NS	América del Sur	Tremarctinae
USNM170656	<i>T. ornatus</i>	F	América del Sur	Tremarctinae
USNM194309	<i>T. ornatus</i>	F	América del Sur	Tremarctinae
USNM210323	<i>T. ornatus</i>	M	América del Sur	Tremarctinae
USNM271418	<i>T. ornatus</i>	M	América del Sur	Tremarctinae
USNM271419	<i>T. ornatus</i>	NS	América del Sur	Tremarctinae

Nº de ejemplar	Especie	Sexo	Ubicación	Subfamilia
USNM271420	<i>T. ornatus</i>	M	América del Sur	Tremarctinae
USNM282620	<i>T. ornatus</i>	F	América del Sur	Tremarctinae
USNM582002	<i>T. ornatus</i>	F	América del Sur	Tremarctinae
AMNH30780	<i>U. arctos</i>	NS	América del Norte	Ursinae
AMNH95595	<i>U. arctos</i>	NS	América del Norte	Ursinae
CA07707	<i>U. arctos</i>	NS	América del Norte	Ursinae
ETV P5587	<i>U. arctos</i>	NS	América del Norte	Ursinae
USNM 181100	<i>U. arctos</i>	M	América del Norte	Ursinae
USNM 201586	<i>U. arctos</i>	M	América del Norte	Ursinae
USNM 203284	<i>U. arctos</i>	M	América del Norte	Ursinae
USNM 203290	<i>U. arctos</i>	M	América del Norte	Ursinae
USNM 203526	<i>U. arctos</i>	M	América del Norte	Ursinae
USNM 211460	<i>U. arctos</i>	M	América del Norte	Ursinae
USNM 211677	<i>U. arctos</i>	M	América del Norte	Ursinae
USNM 212817	<i>U. arctos</i>	M	América del Norte	Ursinae
USNM 213007	<i>U. arctos</i>	M	América del Norte	Ursinae
USNM 213698	<i>U. arctos</i>	F	América del Norte	Ursinae
USNM 213698	<i>U. arctos</i>	F	América del Norte	Ursinae
USNM 215453	<i>U. arctos</i>	M	América del Norte	Ursinae
USNM 215456	<i>U. arctos</i>	F	América del Norte	Ursinae
USNM 221614	<i>U. arctos</i>	F	América del Norte	Ursinae
USNM 221627	<i>U. arctos</i>	F	América del Norte	Ursinae
USNM 222493	<i>U. arctos</i>	F	América del Norte	Ursinae
USNM 222494	<i>U. arctos</i>	F	América del Norte	Ursinae
USNM 224801	<i>U. arctos</i>	F	América del Norte	Ursinae
USNM 227847	<i>U. arctos</i>	M	América del Norte	Ursinae
USNM 228095	<i>U. arctos</i>	F	América del Norte	Ursinae
USNM 234240	<i>U. arctos</i>	F	América del Norte	Ursinae
USNM 235098	<i>U. arctos</i>	F	América del Norte	Ursinae
USNM 242261	<i>U. arctos</i>	F	América del Norte	Ursinae
USNM 242262	<i>U. arctos</i>	M	América del Norte	Ursinae
AMNH42791	<i>U. americanus</i>	NS	América del Norte	Ursinae
USNM 08705	<i>U. americanus</i>	F	América del Norte	Ursinae
USNM 08706	<i>U. americanus</i>	F	América del Norte	Ursinae
USNM 138681	<i>U. americanus</i>	F	América del Norte	Ursinae
USNM 156597	<i>U. americanus</i>	M	América del Norte	Ursinae
USNM 159337	<i>U. americanus</i>	F	América del Norte	Ursinae
USNM 170868	<i>U. americanus</i>	F	América del Norte	Ursinae
USNM 211749	<i>U. americanus</i>	M	América del Norte	Ursinae
USNM 215134	<i>U. americanus</i>	M	América del Norte	Ursinae
USNM 215202	<i>U. americanus</i>	F	América del Norte	Ursinae
USNM 216420	<i>U. americanus</i>	M	América del Norte	Ursinae
USNM 223500	<i>U. americanus</i>	F	América del Norte	Ursinae
USNM 224509	<i>U. americanus</i>	F	América del Norte	Ursinae
USNM 224537	<i>U. americanus</i>	F	América del Norte	Ursinae
USNM 227660	<i>U. americanus</i>	M	América del Norte	Ursinae
USNM 230788	<i>U. americanus</i>	F	América del Norte	Ursinae
USNM 232488	<i>U. americanus</i>	F	América del Norte	Ursinae
USNM 243982	<i>U. americanus</i>	F	América del Norte	Ursinae
USNM 247319	<i>U. americanus</i>	F	América del Norte	Ursinae
USNM080704	<i>U. americanus</i>	M	América del Norte	Ursinae
USNM135141	<i>U. americanus</i>	M	América del Norte	Ursinae
USNM135322	<i>U. americanus</i>	M	América del Norte	Ursinae
USNM146371	<i>U. americanus</i>	M	América del Norte	Ursinae
USNM150643	<i>U. americanus</i>	M	América del Norte	Ursinae
USNM157339	<i>U. americanus</i>	M	América del Norte	Ursinae
USNM170869	<i>U. americanus</i>	M	América del Norte	Ursinae
USNM234627	<i>U. americanus</i>	M	América del Norte	Ursinae
USNM234628	<i>U. americanus</i>	M	América del Norte	Ursinae
CA RB0909	<i>M. ursinus</i>	NS	Asia	Ursinae
CA RB2899	<i>M. ursinus</i>	NS	Asia	Ursinae
USNM 151532	<i>M. ursinus</i>	NS	Asia	Ursinae
USNM125506	<i>M. ursinus</i>	F	Asia	Ursinae
USNM199518	<i>M. ursinus</i>	F	Asia	Ursinae
USNM253300	<i>M. ursinus</i>	NS	Asia	Ursinae
USNM253301	<i>M. ursinus</i>	NS	Asia	Ursinae
USNM253302	<i>M. ursinus</i>	NS	Asia	Ursinae
USNM535017	<i>M. ursinus</i>	M	Asia	Ursinae
USNM581890	<i>M. ursinus</i>	F	Asia	Ursinae
USNM232553	<i>M. ursinus</i>	NS	Asia	Ursinae

Nº de ejemplar	Especie	Sexo	Ubicación	Subfamilia
USNM 021845	<i>U. thibetanus</i>	M	Asia	Ursinae
USNM 187866	<i>U. thibetanus</i>	M	Asia	Ursinae
USNM 199684	<i>U. thibetanus</i>	F	Asia	Ursinae
USNM 218152	<i>U. thibetanus</i>	M	Asia	Ursinae
USNM 240670	<i>U. thibetanus</i>	F	Asia	Ursinae
USNM 2506069	<i>U. thibetanus</i>	F	Asia	Ursinae
USNM 258647	<i>U. thibetanus</i>	F	Asia	Ursinae
USNM 259099	<i>U. thibetanus</i>	F	Asia	Ursinae
USNM 271090	<i>U. thibetanus</i>	M	Asia	Ursinae
USNM083453	<i>U. thibetanus</i>	NS	Asia	Ursinae
USNM084092	<i>U. thibetanus</i>	F	Asia	Ursinae
USNM084093	<i>U. thibetanus</i>	M	Asia	Ursinae
USNM258430	<i>U. thibetanus</i>	NS	Asia	Ursinae
USNM258546	<i>U. thibetanus</i>	M	Asia	Ursinae
USNM258593	<i>U. thibetanus</i>	M	Asia	Ursinae
USNM258645	<i>U. thibetanus</i>	M	Asia	Ursinae
USNMA22998	<i>U. thibetanus</i>	NS	Asia	Ursinae
USNM 174801	<i>U. maritimus</i>	NS	América del Norte	Ursinae
USNM 174801	<i>U. maritimus</i>	NS	América del Norte	Ursinae
USNM 174803	<i>U. maritimus</i>	NS	América del Norte	Ursinae
USNM 174803	<i>U. maritimus</i>	NS	América del Norte	Ursinae
USNM 215149	<i>U. maritimus</i>	F	América del Norte	Ursinae
USNM 227096	<i>U. maritimus</i>	NS	América del Norte	Ursinae
USNM 227111	<i>U. maritimus</i>	NS	América del Norte	Ursinae
USNM 228309	<i>U. maritimus</i>	F	América del Norte	Ursinae
USNM 512103	<i>U. maritimus</i>	F	América del Norte	Ursinae
USNM 512105	<i>U. maritimus</i>	F	América del Norte	Ursinae
USNM 512117	<i>U. maritimus</i>	M	América del Norte	Ursinae
USNM 512124	<i>U. maritimus</i>	F	América del Norte	Ursinae
USNM 512129	<i>U. maritimus</i>	NS	América del Norte	Ursinae
USNM 512134	<i>U. maritimus</i>	M	América del Norte	Ursinae
USNM 512143	<i>U. maritimus</i>	F	América del Norte	Ursinae
USNM 512151	<i>U. maritimus</i>	F	América del Norte	Ursinae
USNM 512157	<i>U. maritimus</i>	F	América del Norte	Ursinae
USNM082002	<i>U. maritimus</i>	M	América del Norte	Ursinae
USNM221000	<i>U. maritimus</i>	M	América del Norte	Ursinae
USNM227099	<i>U. maritimus</i>	M	América del Norte	Ursinae
USNM227104	<i>U. maritimus</i>	M	América del Norte	Ursinae
USNM227105	<i>U. maritimus</i>	M	América del Norte	Ursinae
USNM227107	<i>U. maritimus</i>	M	América del Norte	Ursinae
USNM291756	<i>U. maritimus</i>	NS	América del Norte	Ursinae
USNM511225	<i>U. maritimus</i>	M	América del Norte	Ursinae
USNM512112	<i>U. maritimus</i>	M	América del Norte	Ursinae
USNM512116	<i>U. maritimus</i>	F	América del Norte	Ursinae
USNM	<i>U. maritimus</i>	F	América del Norte	Ursinae
USNM19206	<i>H. malayanus</i>	M	Asia	Ursinae
USNM115695	<i>H. malayanus</i>	M	Asia	Ursinae
USNM123139	<i>H. malayanus</i>	F	Asia	Ursinae
USNM142344	<i>H. malayanus</i>	NS	Asia	Ursinae
USNM151866	<i>H. malayanus</i>	M	Asia	Ursinae
USNM153835	<i>H. malayanus</i>	M	Asia	Ursinae
USNM153838	<i>H. malayanus</i>	NS	Asia	Ursinae
USNM153839	<i>H. malayanus</i>	NS	Asia	Ursinae
USNM197254	<i>H. malayanus</i>	F	Asia	Ursinae
USNM197255	<i>H. malayanus</i>	F	Asia	Ursinae
USNM198713	<i>H. malayanus</i>	M	Asia	Ursinae
USNM198714	<i>H. malayanus</i>	F	Asia	Ursinae
USNM198715	<i>H. malayanus</i>	F	Asia	Ursinae
USNM239451	<i>H. malayanus</i>	F	Asia	Ursinae
USNM267586	<i>H. malayanus</i>	NS	Asia	Ursinae
USNM358645	<i>H. malayanus</i>	NS	Asia	Ursinae
USNM395845	<i>H. malayanus</i>	F	Asia	Ursinae
USNM399301	<i>H. malayanus</i>	F	Asia	Ursinae
USNM538095	<i>H. malayanus</i>	M	Asia	Ursinae
USNM 258423	<i>A. melanoleuca</i>	NS	Asia	Ailuropodinae
USNM 258836	<i>A. melanoleuca</i>	M	Asia	Ailuropodinae
USNM 259027	<i>A. melanoleuca</i>	M	Asia	Ailuropodinae
USNM 259029	<i>A. melanoleuca</i>	M	Asia	Ailuropodinae
USNM 259074	<i>A. melanoleuca</i>	M	Asia	Ailuropodinae
USNM 259076	<i>A. melanoleuca</i>	M	Asia	Ailuropodinae

Nº de ejemplar	Especie	Sexo	Ubicación	Subfamilia
USNM 259402	<i>A. melanoleuca</i>	M	Asia	Ailuropodinae
USNM258834	<i>A. melanoleuca</i>	M	Asia	Ailuropodinae
USNM259400	<i>A. melanoleuca</i>	F	Asia	Ailuropodinae
USNM399447	<i>A. melanoleuca</i>	NS	Asia	Ailuropodinae
USNMA259401	<i>A. melanoleuca</i>	M	Asia	Ailuropodinae

(*T. ornatus*-USNM 170656) y el más grande mide 42 cm (*U. arctos* ETVP 5587).

Las fotografías fueron tomadas con una cámara *Lumix Panasonic DMC-ZS10*, la cual se orientó de forma paralela al plano horizontal del basicráneo y se mantuvo fija con un estativo. En cada fotografía se dispuso una escala paralela al eje longitudinal del cráneo. Para la descripción de dicha región se seleccionaron 22 *landmarks* (Fig. 1) con homologías de tipo I y II (Tabla 1). Los mismos fueron digitalizados con el *software tpsUtil* (28) y *tpsdig2* (29) y luego las configuraciones de *landmarks* fueron exportadas al *software MorphoJ* 1.05f (30) donde se realizó el Análisis Generalizado de Procrustes (AGP). Este procedimiento minimiza la suma de las distancias al cuadrado de los *landmarks* homólogos mediante las transformaciones de traslación, rotación y escalación a un tamaño de centroide unitario. En los análisis de morfometría geométrica, la componente de tamaño en la escala geométrica se elimina durante el AGP, mientras que la componente alométrica no. Para evaluar el cambio de forma alométrico, se realizó una

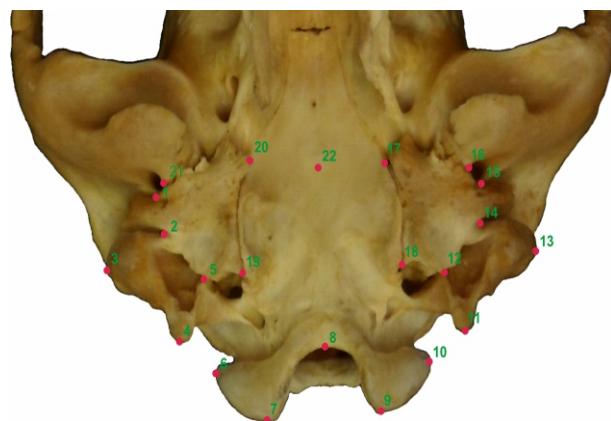


Figura 1. Visualización de *landmarks* en el basicráneo de *Tremarctos ornatus* usados en el análisis de morfometría geométrica.

Número	Definición de <i>landmarks</i>	Homología
1 y 15	Punto más lateral de la sutura entre escamoso y timpánico	Tipo I
2 Y 14	Contacto más lateral entre timpánico y proceso mastoideo	Tipo I
3 y 13	Punto más lateral del proceso mastoideo	Tipo II
4 y 11	Punto más posterior del proceso paraoccipital	Tipo II
5 y 12	Punto más lateral de la sutura entre el proceso paraoccipital y el timpánico	Tipo I
6 y 10	Punto más lateral del cóndilo	Tipo II
7 y 9	Punto más posterior del cóndilo	Tipo II
8	Punto medial del foramen magnum	Tipo II
16 y 21	Borde medial del foramen postglenoideo	Tipo II
17 y 20	Contacto entre timpánico, basioccipital y basiesfenoides	Tipo I
18 y 19	Contacto posterior entre timpánico y basioccipital	Tipo I
22	Contacto entre basioccipital y basiesfenoides en la línea media	Tipo II

Tabla 1. Descripción de *landmarks*.

regresión de las coordenadas de *landmarks* alineadas para cada especie contra el logaritmo en base 10 del tamaño del centroide (como estimador de tamaño).

A fin de controlar otras fuentes de variación morfológica -como el sexo y la edad- derivadas de la estructura poblacional del taxón estudiado y para poder acceder a la variación relacionada con los cambios de forma que se dieron a través del tiempo y/o del espacio, se incluyeron solo individuos adultos. Por otro lado, los osos son especies dimórficas, y si bien los elementos más distintivos en el cráneo son la mandíbula y el maxilar, no debe asumirse a priori la ausencia de variaciones morfológicas asociadas al sexo por el hecho de estudiar la región basicraneana. Por esta razón, se realizó un análisis discriminante por sexo para cada subfamilia en forma independiente. Como los resultados indicaron que la diferencia entre sexos no es significativa, se incluyeron individuos no sexados para aumentar el tamaño de la muestra.

Con el fin de detectar patrones comunes de cambio de forma entre especies se realizó un análisis de componentes principales. Para este análisis se tuvieron en cuenta las siguientes variables: subfamilia

(Ailuropodinae N= 11; Tremarctinae N=22, Ursinae= 131), ubicación (América del Sur N= 19, América del Norte N= 87, Asia N= 58) y sexo (ver mas arriba).

RESULTADOS

El análisis discriminante arrojó que la diferencia morfológica en el basicráneo entre sexos de Ursidae es no significativa (subfamilia Ailuropodinae $p= 0,9$; subfamilia Tremarctinae $p=0,7$; subfamilia Ursinae $p=0,1$). Por este motivo se incluyeron ambos sexos en el análisis de componentes principales.

En el análisis de los componentes principales (CP) (Fig. 2) los dos primeros componentes explican la mayor variación de forma. El primer componente explica el 48,33% de la varianza, mientras que el segundo el 15,52% de la misma.

A lo largo del primer componente, los individuos ubicados en los valores negativos (Fig. 3a) tienen cráneos con cóndilos más robustos y más posteriores; el borde dorsal del foramen magnum es más posterior; los procesos mastoideos son más angostos; el foramen postglenoideo y el contacto más lateral entre timpánico-escamoso y timpánico-mastoideos son más antero-me-

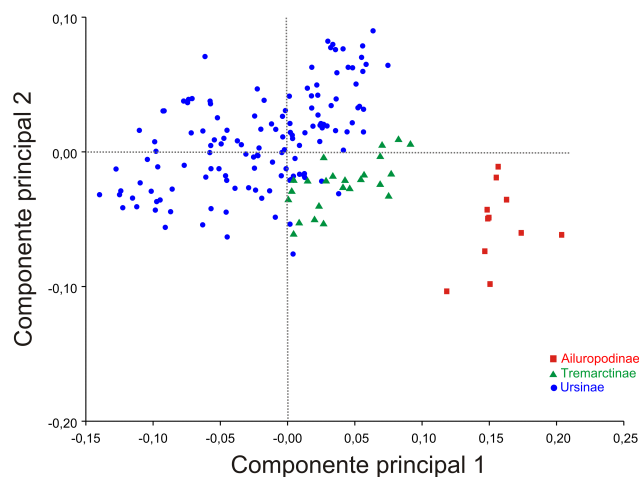


Figura 2. Análisis de Componentes Principales por Subfamilias. CP1 vs CP2.

diales; el contacto timpánico-basioccipital-basiesfenoides, la sutura timpánico-proceso paraoccipital, la sutura timpánico-basioccipital, el proceso paraoccipital y el contacto basioccipital-basiesfenoides en la línea media varían muy poco. En los valores positivos (Fig. 3b) se observa que los cráneos tienen cóndilos más cortos anteroposteriormente; el borde dorsal del foramen magnum es más anterior; los procesos mastoideos más anchos; el foramen postglenoideo y el contacto más lateral entre timpánico-escamoso y timpánico-mastoideos están ubicados más postero-lateralmente; el contacto timpánico-basioccipital-basiesfenoides es más medial; la sutura timpánico-proceso paraoccipital está ubicada más postero-lateralmente; la sutura timpánico-basioccipital es más antero-medial; y el proceso paraoccipital y el contacto basioccipital-basiesfenoides en la línea media prácticamente no varían.

A lo largo del segundo componente, en los valores negativos (Fig. 3c), vemos que los cóndilos son más ensanchados lateralmente; el borde dorsal del foramen magnum se ubica más anteriormente; los procesos mastoideos y el contacto más lateral entre timpánico-escamoso y timpánico-mastoideos se encuentran más

postero-medialmente; el foramen postglenoideo es más postero-lateral; el contacto basioccipital-basiesfenoides en la línea media es apenas más anterior; y el contacto timpánico-basioccipital-basiesfenoides, la sutura timpánico-proceso paraoccipital, la sutura timpánico-basioccipital y el proceso paraoccipital se localizan antero-lateralmente, dando como resultado una expansión general del basioccipital. En los valores positivos de este componente (Fig. 3d) se observa que los cráneos presentan una reducción de los cóndilos; el borde dorsal del foramen magnum es más posterior; el mastoideo es más antero-lateral; el contacto más lateral entre timpánico-escamoso y timpánico-mastoideos se dispone más antero-lateralmente; el foramen postglenoideo se localiza más antero-medialmente; el contacto basioccipital-basiesfenoides en la línea media es apenas más posterior; el contacto timpánico-basioccipital-basiesfenoides y el proceso paraoccipital se ubican más medialmente; y la sutura timpánico-basioccipital y la timpánico-proceso paraoccipital se ubican más postero-medialmente, dando como resultado una reducción del basioccipital.

A lo largo del primer componente (Fig. 2) se observa una clara separación entre dos grupos. Uno de ellos se ubica en el rango de valores que va desde -0,15 hasta 0,10 y el otro va desde 0,10 hasta 0,22 aproximadamente. El grupo que se encuentra por encima de los valores de 0,10 está conformado únicamente por *A. melanoleuca*. Esta es la única especie que permanece completamente separada del resto de la muestra. En el otro grupo se hallan el resto de las especies de úrsidos pero se distingue un ordenamiento de éstas, desde los valores negativos hacia los positivos del CP 1. La mayoría de los ejemplares de las especies pertenecientes a la subfamilia Ursinae (*M. ursinus*, *U. arctos*, *U. maritimus* y *U.*

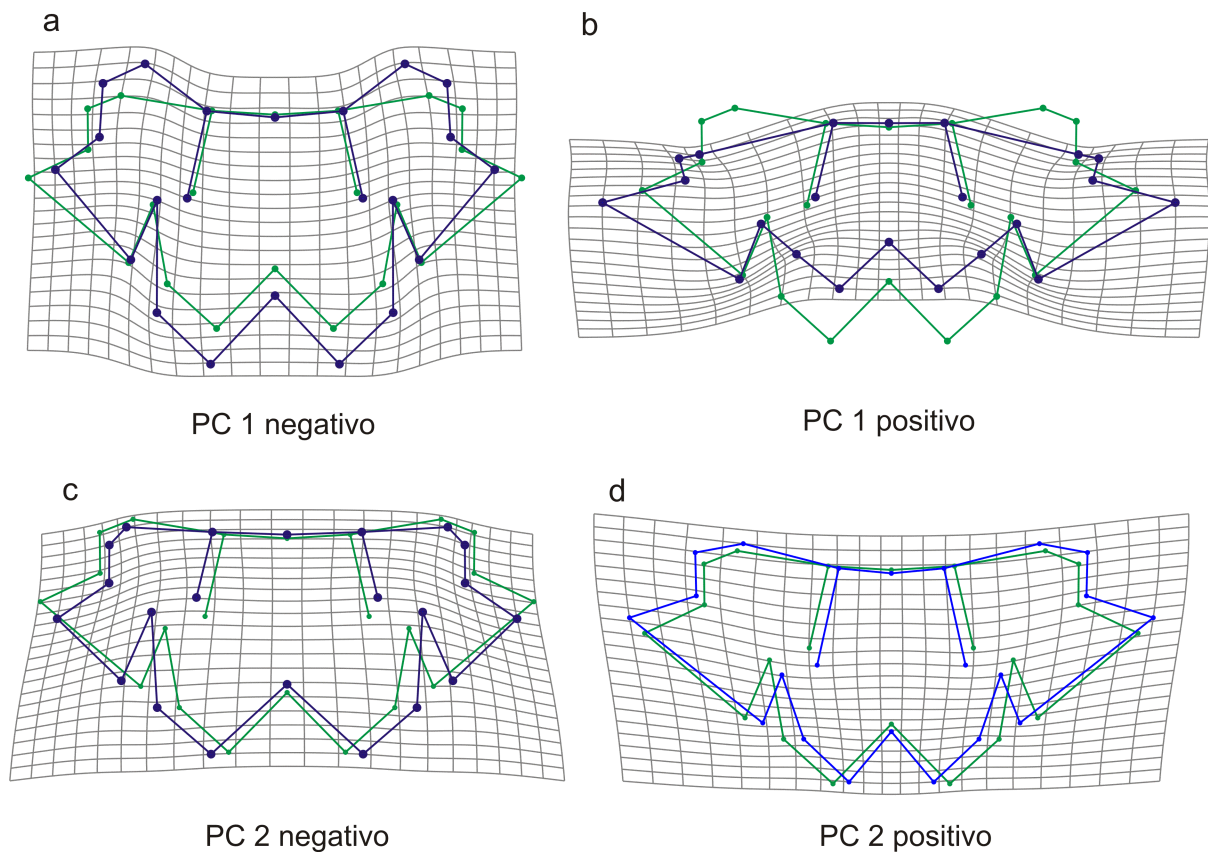


Figura 3. Grillas de deformación con el consenso para ejemplares de Ursidae. a) PC1 negativo, b) PC1 positivo, c) PC2 negativo, d) PC2 positivo.

americanus) se encuentran distribuidas alrededor del 0 y hacia los valores negativos, mientras que alrededor del 0 y hacia los valores positivos encontramos a *U. thibetanus*, *H. malayanus* y a los ejemplares de la subfamilia Tremarctinae analizados en el presente estudio (*A. angustidens*, *A. vetustum*, *A. tarijense*, *A. simus*, *T. floridanus* y *T. ornatus*).

En relación al segundo componente, los Tremarctinae y Ailuropodinae quedan restringidos en los valores negativos mientras que los Ursinae se distribuyen a lo largo de todo el componente.

Con respecto a la procedencia geográfica (Fig. 4), los ejemplares del hemisferio sur se encuentran agrupados en los valores positivos del primer componente y en los negativos del segundo componente. En los valores que van de -0,15 a 0,05 del CP 1, encontramos a la mayoría de

los úrsidos del hemisferio norte (e.g. norteamericanos) como *U. arctos*, *U. americanus* y *U. maritimus*, mientras que éstas están dispersas en el CP 2. Las especies asiáticas se encuentran dispersas a lo largo de los dos componentes.

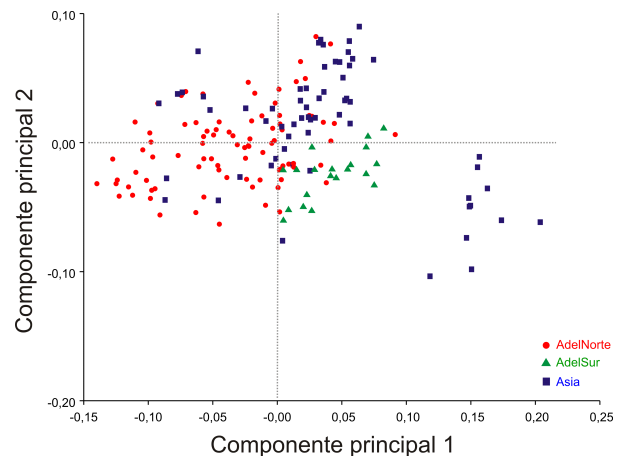


Figura 4. Análisis de componentes principales. CP1 vs CP2 en el que se muestra la distribución geográfica de las especies de *Ursidae*.

No se observaron agrupamientos en relación al sexo.

La variación de forma asociada al tamaño es mínima y se representa en la Fig. 5. El tamaño explicó el 3,99% de la variación de la forma ($p < 0,0003$).

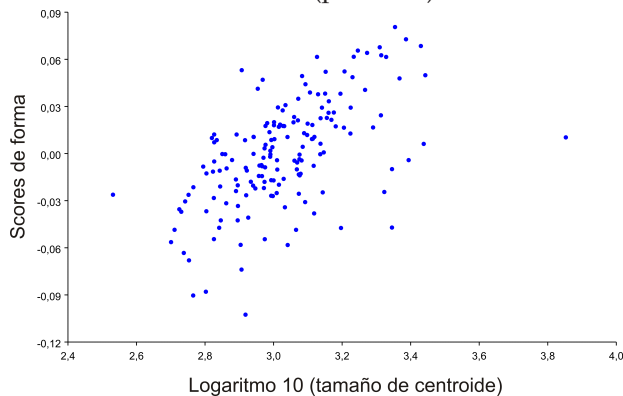


Figura 5. Regresión de las coordenadas de forma para cada espécimen contra el logaritmo en base 10 del tamaño del centroide.

DISCUSION Y CONCLUSIONES

De acuerdo con los resultados obtenidos, se propone que los principales agrupamientos morfológicos observados a partir de la variación presente en el basicráneo en Ursidae estaría explicada por la historia filogenética de las especies. Si bien no se descarta que posibles aspectos funcionales podrían estar relacionados con la variación detectada, la disposición de especies observada en el análisis de componentes principales, donde *A. melanoleuca* se encuentra próxima a los tremarctinos y, estos últimos, cerca de los ursinos, estaría reflejando un patrón filogenético. Esto coincidiría con lo expresado por O'Brien (1), Nash *et al.* (31), Krause *et al.* (32) y Juárez Casillas y Varas (33). Estos autores en base a estudios moleculares determinaron que la divergencia inicial dentro de la familia Ursidae ocurrió entre 17,9 y 22,1 millones de años (MA), siendo la primera separación la de *A. melanoleuca* del resto de las especies de osos. Luego, entre 12,4 y 15,6 MA, ocurrió la separación de la subfamilia Tremarctinae. En esta

subfamilia primero divergieron los osos de anteojos (*Tremarctos* y *Plionarctos*) y luego de éstos últimos, entre 5,3 y 7 MA, lo hicieron los osos de rostro corto (*Arctodus* y *Arctotherium*). Dentro del resto de los ursinos, la divergencia fue estimada hace 2,4-3,1 MA. Si bien los resultados obtenidos en el presente estudio son similares a aquellos obtenidos en base a métodos moleculares, esta hipótesis debería ser testada en el marco de un análisis filogenético más amplio que incluya caracteres de esta región craneana.

El hecho de que en el morfoespacio los ejemplares del hemisferio sur (América del Sur) se encuentren ubicados en los valores negativos del segundo componente, y los del hemisferio norte (América del Norte) y Asia se distribuyan a lo largo de todo este eje, podría estar indicando que los ursinos tienen morfologías más variables en el basicráneo y que estas morfologías son más constantes en los ejemplares de América del Sur.

La distribución de los individuos en relación a su procedencia geográfica muestra que las especies sudamericanas son las que presentan menos variación morfológica en el basicráneo. Trajano y Ferrarezi (19) expresan que si bien existen diferencias en tamaño y forma en el cráneo de especies de osos que tienen distintas distribuciones geográficas, esto no sería un factor clave en la variación morfológica general de los Ursidae. Por otra parte, aunque varios autores (29, 30, 31) expresan que los machos adultos en promedio son más grandes y pesados que las hembras, en este análisis no se observó ningún agrupamiento respecto al sexo.

Las estructuras analizadas en este trabajo nos permiten separar a los pandas (los primeros en divergir) del resto de los úrsidos; no así a los tremarctinos de los ursinos, que quedan muy próximos entre sí. Sería muy interesante incorporar estos datos dentro de un filomor-

foespacio con el fin de arrojar mayor claridad sobre la historia evolutiva de los osos.

Agradecimientos

Agradecemos a las siguientes personas e instituciones por permitirnos examinar el material estudiado: Marcelo Reguero (MLP), Alejandro Kramarz (MACN),

Alejandro Dondas (MMMP), Judy Galkin (AMNH), John Ososky (NMNH), Blaine Schubert (ETSU). A Guillermo Cassini e Itatí Olivares por la ayuda brindada. A Paula Bona y Leopoldo Soibelzon por las correcciones realizadas. A los evaluadores que con sus correcciones han contribuido a mejorar la calidad del manuscrito.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- O'Brien SJ, Nash WG, Wildt DE, Bush ME, Benveniste RE (1985) A molecular solution to the riddle of the giant panda's phylogeny. *Nature* 317: 140-144.
- Talbot SL, Shields GF (1996) Phylogeography of brown bears (*Ursus arctos*) of Alaska and paraphyly within the Ursidae. *Mol Phylogenet Evol* 5: 477-494.
- Soibelzon LH (2002) Los Ursidae (Carnivora, Fissipedia) fósiles de la República Argentina. Aspectos Sistemáticos y Paleocológicos. Tesis doctoral de la Universidad Nacional de La Plata.
- Larivière S (2001) *Ursus Americanus*. Mammalian species. *Am Soc Mammal* 647: 1-11.
- DeMaster D, Stirling I (1981) *Ursus maritimus*. Mammalian species. *Am Soc Mammal* 145: 1-7.
- Pasitschniak M (1993) *Ursus arctos*. Mammalian Species. *Am Soc Mammal* 439: 1-10.
- Garshelis D (2009) Ursidae. En: Handbook of the Mammals of the World. Vol. 1. Carnivores, Wilson DE, Mittermeier RA, Linx Editions, Barcelona, España.
- Torres T (1987) La región auditiva en los Osos del Pleistoceno europeo. *Rev Esp Paleontol* 2: 41-47.
- Turner HN (1848) Observations relating to some of the foramina at the base of the skull in Mammalia, and on the classification of the Order Carnivora. *Proc Zool Soc Lond* 1848: 63-88.
- Flower WH (1869) On the value of the characters of the base of the cranium in the classification of the Order Carnivora, and on the systematic position of Bassaris and other disputed forms. *Proc Zool Soc Lond* 1869: 4-37.
- Hough MJ (1944) The auditory region in some Miocene carnivores. *J Palaeontol* 18: 470-479.
- Van Kampen PN (1905) Die Tympanalgegend des Säugetierschädels. *Morphol Jahrb* 34: 321-722.
- Van Der Klaauw CJ (1931) The auditory bulla in some fossil mammals with a general introduction to this region of the skull. *Bull Am Mus Nat Hist* 62: 1-352.
- Thenius E (1949) Zur Revision der Insektivoren des steirischen Tertiars II. Sitzungsberichte der Österreichischen Akad Wissensch mathnaturwissensch Klasse Abt I 159: 671-693.
- Hough JR (1948) The auditory region in some members of the Procyonidae, Canidae, and Ursidae. Its significance in the phylogeny of the Carnivora. *Bull Am Mus Nat Hist* 92: 67-118.
- Hough JR (1952) Auditory region in North American fossil Felidae; its significance in phylogeny. *Geol Surv Prof Pap* 243: 95-115.
- Ginsburg L (1966) Les amphicyons des Phosphorites du Quercy. *Ann Paleontol* 52: 23-64.
- Beaumont G (1968) Note sur la région auditive de quelques Carnivores. *Arch Sci (Genève)* 21: 211-224.
- Hunt RM Jr (1974) The auditory bulla in Carnivora: an anatomical basis for reappraisal of carnivore evolution. *J Morphol* 143: 21-75.
- Webb SD, Taylor B (1980) The phylogeny of hornless ruminants and description of the cranium of *Archaeomeryx*. *Bull Am Soc Nat Hist* 167: 121-157.
- Wible J (1990) Late Cretaceous marsupial petrosal bones from North America and a cladistic analysis of the petrosal in therian mammals. *J Vertebr Paleontol* 10: 183-205.
- Solntseva, GN (2006) Organs of hearing and equilibrium during ontogenesis of mammals. *Russ J Dev Biol* 37: 282-300.
- Macrini TE, Flynn JJ, Croft DA, Wyss AR (2010) Inner ear of a notoungulate placental mammal: anatomical description and examination of potentially phylogenetically informative characters. *J Anat* 216: 600-610.
- Trajano E, Ferrarezi H (1994) A fossil bear from northeastern Brazil, with a phylogenetic analysis of the South American extinct Tremarctinae (Ursidae). *J Vertebr Paleontol* 14: 552-561.
- Soibelzon LH, Schubert BW, Posadas PE (2010) A new phylogenetic analysis of Tremarctinae bears. VII Simpósio Brasileiro de Paleontologia de Vertebrados. Rio de Janeiro, Junio, 18-23. *Actas del VII Simposio Brasileiro de Paleontologia de Vertebrados* 1: 114.
- Arnaudo ME, Rodriguez S (2010) Morfología de la región auditiva del oso gigante *Arctotherium angustidens* Gervais y Ameghino (Ursidae, Tremarctinae). X Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía y VII Latinoamericano de Paleontología. La Plata, Septiembre 20-24. Libro de resúmenes 1: 133
- Arnaudo ME; Soibelzon L; Bona P and Schubert B (2014) First description of the auditory region of a Tremarctinae (Ursidae, Mammalia) bear: the case of *Arctotherium angustidens*. *J Mammal Evol* 21(3): 321-330.
- Rohlf J (2013) tpsUtil. Versión 1.56. Stony Brook, New York: Department of Ecology & Evolution, State University of New York.
- Rohlf J (2010) tpsdig2. Versión 2.16. Stony Brook, New York: Department of Ecology & Evolution, State University of New York.

30. Klingenberg CP (2011) MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics. *Mol Ecol Resour* 11: 353–357.
31. Nash WG, Wienberg J, Ferguson-Smith MA, Menninger JC, O'Brien SJ (1998) Comparative genomics: tracking chromosome evolution in the family Ursidae using reciprocal chromosome painting. *Cytogenet Cell Genet* 83: 182–192.
32. Krause J, Unger T, Noçon A, Malaspinas A, Kolokotronis S, Stiller M, Soibelzon L, Spriggs H, Dear PH, Briggs AW, Bray SCE, O'Brien SJ, Rabeder G, Matheus P, Cooper A, Slatkin M, Pääbo S, Hofreiter M (2008) Mitochondrial genomes reveal an explosive radiation of extinct and extant bears near the Miocene-Pliocene Boundary. *BMC Evol Biol* 8: 220.
33. Juárez Casillas LA, Varas C (2011) Genética evolutiva y molecular de la familia Ursidae: una revisión bibliográfica actualizada. *Therya* 2: 47-65.
34. Herrero S (1972) Aspects of evolution and adaptation in american black bears (*Ursus Americanus* Pallas) and brown and grizzly bears (*U. arctos* Linné) of North América. *Bears: Their Biology and Management*, Vol. 2, A Selection of Papers from the Second International Conference on Bear Research and Management, Calgary, Alberta, Canada. IUCN Publications New Series no. 23: 221-231
35. Soibelzon LH, Tarantini VB (2009) Estimación de la masa corporal de las especies de osos fósiles y actuales (Ursidae, Tremarctinae) de América del Sur. *Rev Mus Argentino Cienc Nat* 11: 243–254.