

## Revisión sistemática de los Tremarctinae (Carnivora, Ursidae) fósiles de América del Sur

Leopoldo Héctor SOIBELZON

CONICET. Departamento Científico Paleontología de Vertebrados, Museo de La Plata. Paseo del Bosque,  
1900 La Plata, Buenos Aires, Argentina. Isoibelzon@museo.fcnym.unlp.edu.ar

**Abstract:** Systematic review of fossil Tremarctinae (Carnivora, Ursidae) from South America. The systematics, and the geographic and stratigraphic distribution of the South American fossil taxa of Tremarctinae (Carnivora, Ursidae) are reviewed and discussed. New diagnostic characters are proposed, in order to support each taxon. Only one genus (*Arctotherium*), of the Pleistocene and Lower Holocene of South America, is recognized, with five species: *A. vetustum* Ameghino, *A. wingei* Ameghino, *A. angustidens* Gervais & Ameghino, *A. bonariense* (Gervais), and *A. tarijense* Ameghino. *Arctotherium* is recorded from the Ensenadan (Upper Pliocene to Middle Pleistocene) to the Lujanian (Upper Pleistocene to Lower Holocene) in Venezuela, Brazil, Bolivia, Uruguay, Argentina, and Chile. *A. vetustum* is recorded in the Bonaerian (Middle Pleistocene) in Argentina; *A. wingei* in the Lujanian in Venezuela, Bolivia and Brazil; *A. angustidens* in the Ensenadan of Bolivia and Argentina; *A. bonariense* in the Bonaerian and Lujanian of Argentina and *A. tarijense* in the Bonaerian and Lujanian of Uruguay, Argentina, and Chile. *Arctotherium* is characterized by ten features: the post palatine margin slightly overpasses the distal end of M2, P1-3 compressed in a triangular arrangement, protocone reduced or absent in P4, length between canine and P4 less than P4 mesio-distal length, metastyle reduced or absent in M1, M2 wider than in other ursids, p4 crown ellipsoidal shaped, m1 trigonid wider than in other ursids, m2 crown kidney shaped, m3 crown sub circulate shaped.

**Key words:** Tremarctinae, Ursidae, Carnivora, Pleistocene, South America.

Los Tremarctinae, presentan una distribución exclusivamente americana. Dentro de esta subfamilia se reconocen cuatro géneros. *Pliarctos* Frick 1926, de América del Norte, es una forma poco conocida, considerada por Kurtén (1966) ancestral a los otros tres 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* Burmeister, 1879 con las especies *A. angustidens* Gervais & Ameghino, 1880; *A. wingei* Ameghino, 1902; *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 en Geoffroy St. Hillaire & 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 (Plioceno Superior a Pleistoceno 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 & Tonni, 1995). 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. Aún cuando el Ensenadense comprenda la parte superior del Plioceno, el registro más antiguo corresponde al Cron C1r2r (*A. angustidens* en las «Toscas del Río de La Plata»; Soibelzon, 2002) y por lo tanto el grupo comienza a registrarse en el Pleistoceno.

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

les o actuales de *Ursus*, u otro taxón de Ursinae, en América Central ni en América 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 (Tedford & Martin, 2001). 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, se distribuye actualmente en los Andes de América del Sur. Esta especie 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.

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 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 (doce). 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 ejemplares tipo de especies previamente descritas fueron utilizados como tipos de nuevas especies. Otros especímenes tipo 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 la década del '60 con los trabajos de Kurtén (1966, 1967) 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, complicando aún más la sistemática del grupo.

Durante la primera etapa del presente estudio se trabajó sobre la base de los taxones reconocidos por Berman (1994), el último revisor. 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 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 (1967:4) quien escribió "...the oversplitting carried out by Ameghino is obviously unrealistic".

Ante este panorama se optó por no considerar los arreglos sistemáticos previos y comenzar desde cero utilizando criterios propios; de esta forma se reconocieron cinco especies fósiles para América del Sur: *Arctotherium angustidens*, *A. vetustum*, *A. tarijense*, *A. wingei* y *Paractotherium bonariense*.

Pero quedaba aún pendiente el agrupamiento de estas especies en uno o varios géneros. A partir de la información obtenida por Soibelzon (2002) en el análisis filogenético de la subfamilia Tremarctinae, se reconoció un sólo género

(*Arctotherium*) para las especies fósiles registradas en América del Sur, las que forman un grupo natural sustentado por numerosas sinapomorfias y bien separado del género boreal *Arctodus*.

## MATERIALES Y METODOS

### Abreviaturas

AMNH: *American Museum of Natural History*, Nueva York, Estados Unidos de América. BMNH: *Natural History Museum*, London, Inglaterra. GALY: Colección del Grupo de Arqueología del Liceo de Young, Río Negro, República Oriental del Uruguay. GP: Colección del Museu Paulista, Universidad de San Pablo, San Pablo, Brasil. CM: *Carnegie Museum*, Pittsburger, Estados Unidos de América. FLMNH: *Florida Museum of Natural History*, Gainesville, Estados Unidos de América. IGC: Instituto de Geociencias de la Universidad Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte, Brasil. MACN: Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", Buenos Aires, República Argentina; MACN zool: Colección del Dpto. de Mastozoología del MACN. MCA: Museo Carlos Ameghino, Mercedes, República Argentina. MHJ: Museo Histórico de Junín, Junín, República Argentina. MHN: Museo de Historia Natural de la Universidad Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte, Brasil. MLP: Colección del Departamento Científico Paleontología de Vertebrados, Museo de La Plata, 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", Monte Hermoso, República Argentina. MMMP: Museo Municipal de Mar del Plata «Lorenzo Scaglia», Mar del Plata, República Argentina. MMPH: Museo Municipal "Punta Hermengo", Miramar, República Argentina. MNHN PAM: *Museum National d'Histoire Naturelle*, Colección del Pampeano, Paris, Francia. MPV: Museo Paleontológico de Valencia, Valencia, España. MST: Museo "Sueño del Tano", San Pedro, República Argentina. PMUZ: *Paläontologische Institut und Museum der Universität Zürich*, Suiza. UF: *Florida University*, Gainesville, Estados Unidos de América. UMAG: Universidad de Magallanes, Punta Arenas, Chile. UZM: Zoological Museum, University of Copenhagen, Copenhagen, Dinamarca.

### Metodología

Durante los últimos siete años se realizó una búsqueda exhaustiva de restos fósiles en museos y colecciones particulares de América y Europa. De esta forma se reconocieron más de 120 ejem-

plares, de los cuales aproximadamente sólo el 15 por ciento había sido estudiado previamente. También se estudiaron los especímenes tipo de todas las especies descritas para América del Sur.

El estudio de los ejemplares tipo y de gran cantidad de restos fósiles de las especies registradas en América del Norte, depositados fundamentalmente en el AMNH y FLMNH, junto con la realización de estudios anatómicos sobre las especies australes, permitió comprender la diversidad y variabilidad del grupo.

Las diagnósicos de los distintos taxones son el resultado de la combinación de caracteres sinapomórficos, apomórficos y plesiomórficos y por ende no son diagnósicos 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. 1) ha sido tomada de Torres (1988). Existen descripciones previas pormenorizadas del cráneo y la mandíbula de los úrsidos (e.g. Davis, 1964; Torres, 1988), de *Arctotherium* (e.g. Kraglievich & C. Ameghino, 1940; Berman, 1994; Soibelzon, 2002) y también de las series dentarias (Soibelzon, 2002). Por esta razón, y debido a lógicas limitaciones de espacio, en este trabajo se presentan sólo tablas comparativas de la morfología dentaria de cada especie (ver Tablas 1 a 9). Por otra parte, la diagnósicos de los taxones han sido realizadas fundamentalmente sobre caracteres relevados sobre las series dentarias.

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 dentarios 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.

Por último es importante señalar que para cada una de las especies reconocidas se cuenta con

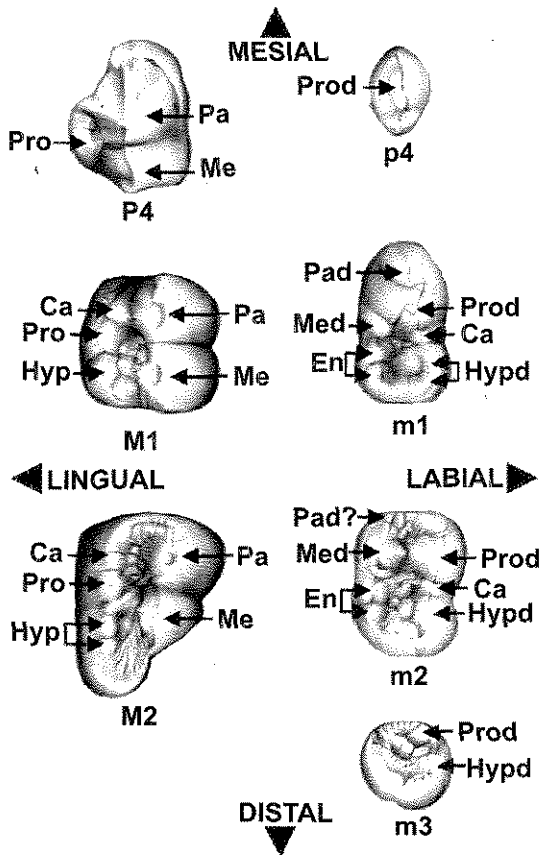


Fig. 1. Cúspides principales presentes en las series P4-M2 y p4-m3. Ca, cúspides accesorias; En, entocono; Hyp, hipocono; Hypd, hypoconido; Me, metacono; Med, metacónido; Pa, paracono; Pad, paracónido; Pro, protocono; Prod, protocónido. Nomenclatura de Torres (1988).

al menos un cráneo y mandíbula pertenecientes a un mismo individuo.

#### PALEONTOLOGIA SISTEMATICA

##### *Arctotherium* Burmeister, 1879

*Arctotherium* Bravard, 1857: 16 (*nomen nudum*).  
*Arctotherium* Burmeister, 1879: 173-175; Gervais & Ameghino, 1880: 24-25; Gervais & Ameghino, 1880: 24 (*partim*); Lydekker, 1885: 157; F. Ameghino, 1889: 295, 315-317; 1898: 191-192; Flower & Lydekker, 1891: 561; C. Ameghino, 1916a: 286; 1916b: 435, 436, 437; Kraglievich L., 1926: 3, 6-7; 1934: 68, 69; Matthew, 1929: 474; Kraglievich & C. 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 & Ferrarezzi, 1994:

555, 560, 558, 559; Cartelle, 1998: 173; Soibelzon, 2000: 50.

*Ursus*: Lund, 1839: 69, 134; 1840b: 234, 265, lám. 19, figs. 3-6; Gervais, 1848-1852: 189; Kraglievich & C. Ameghino, 1940: 581.

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

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

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

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

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

*Pseudarctotherium* L. Kraglievich, 1928: 58; Kraglievich & C. Ameghino, 1940: 621.

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

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

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

**Diagnosis enmendada.** Pequeña extensión del margen posterior del paladar por detrás del borde distal de los M2; P1-3 dispuestos en triángulo; protocono del P4 vestigial o ausente; distancia entre el C1 y el P4 menor que la longitud mesiodistal del P4; metastilo vestigial o ausente en el M1; el diámetro transversal máximo del M2 representa más del 73% de la longitud total mesiodistal del mismo diente; base de la corona del p4 de sección elipsoidal ancha; corona del m1 con el trigónido ensanchado, el surco labial principal (ectolófidio) poco definido y el talónido algo proyectado labialmente; forma del contorno de la corona del m2 arriñonada; contorno de la corona del m3 de forma subcircular.

**Especie tipo.** *Arctotherium bonariense* (Gervais, 1852).

**Distribución estratigráfica y geográfica del taxón.** Pleistoceno Inferior a Holoceno Inferior (Edades Ensenadense a Lujanense). Ha sido registrado en la Argentina, Venezuela, Bolivia, Brasil, Uruguay y Chile.

**Observaciones y comentarios.** El género *Arctotherium* debe acreditarse a Burmeister (1879: 170), y no a Bravard, pues es el primer au-

tor en dar una descripción e incluir en él una especie válida. Kraglievich (1926:3) expresa que "el genotipo de *Arctotherium* es la especie *latidens* Bravard y no *bonaerense* Gervais", pero el análisis bibliográfico reveló que la única especie que el autor del género (Burmeister, 1879) considera válida es *A. bonariense* y por lo tanto esta es la especie tipo del género. Burmeister (1879) menciona también los *nomina nuda* *A. latidens* Bravard y *A. angustidens* Bravard pero los considera sinónimos de *Ursus bonariensis*.

**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 (*Ursus brasiliensis* y *U. bonariensis* respectivamente), consideran que pertenecen al género *Ursus*. Burmeister (1879) erige el género *Arctotherium* para la especie *A. bonariense*. 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 de gran tamaño registradas en el Ensenadense) y *Pararctotherium* (para las especies de menor tamaño registradas en el Lujanense s. l.). 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 perteneciente al género *Arctodus* por poseer caracteres primitivos respecto de las otras especies australes.

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

Berman (1994: 88) 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". El mismo autor no considera válidos a los géneros *Pseudarctotherium* y *Proarctotherium*. Trajano & Ferrarezzi (1994) sostienen que las especies australes deben incluirse en el género *Arctotherium* con dos subgéneros *Arctotherium* (*Arctotherium*) y *Arctotherium* (*Pararctotherium*). Más tarde, Perea & 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 por Soibelzon (2002) 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.

#### *Arctotherium vetustum* Ameghino, 1885 (Figs. 2, 3; Tablas 1-9)

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

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

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

*Arctotherium* (*Proarctotherium*) *vetustum*: 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, 1934: 70; Rusconi, 1938: 228; Paula Couto, 1960: 9.

*Pseudarctotherium lundii*: Kraglievich & C. Ameghino, 1940: 619, 620, 623; Paula Couto, 1960: 9; Mones, 1986: 131; Berman, 1994: 106, 107.

*Arctotherium* ? Kraglievich & C. Ameghino, 1940: 615.  
*Arctotherium debilis*: Paula Couto, 1960: 8.

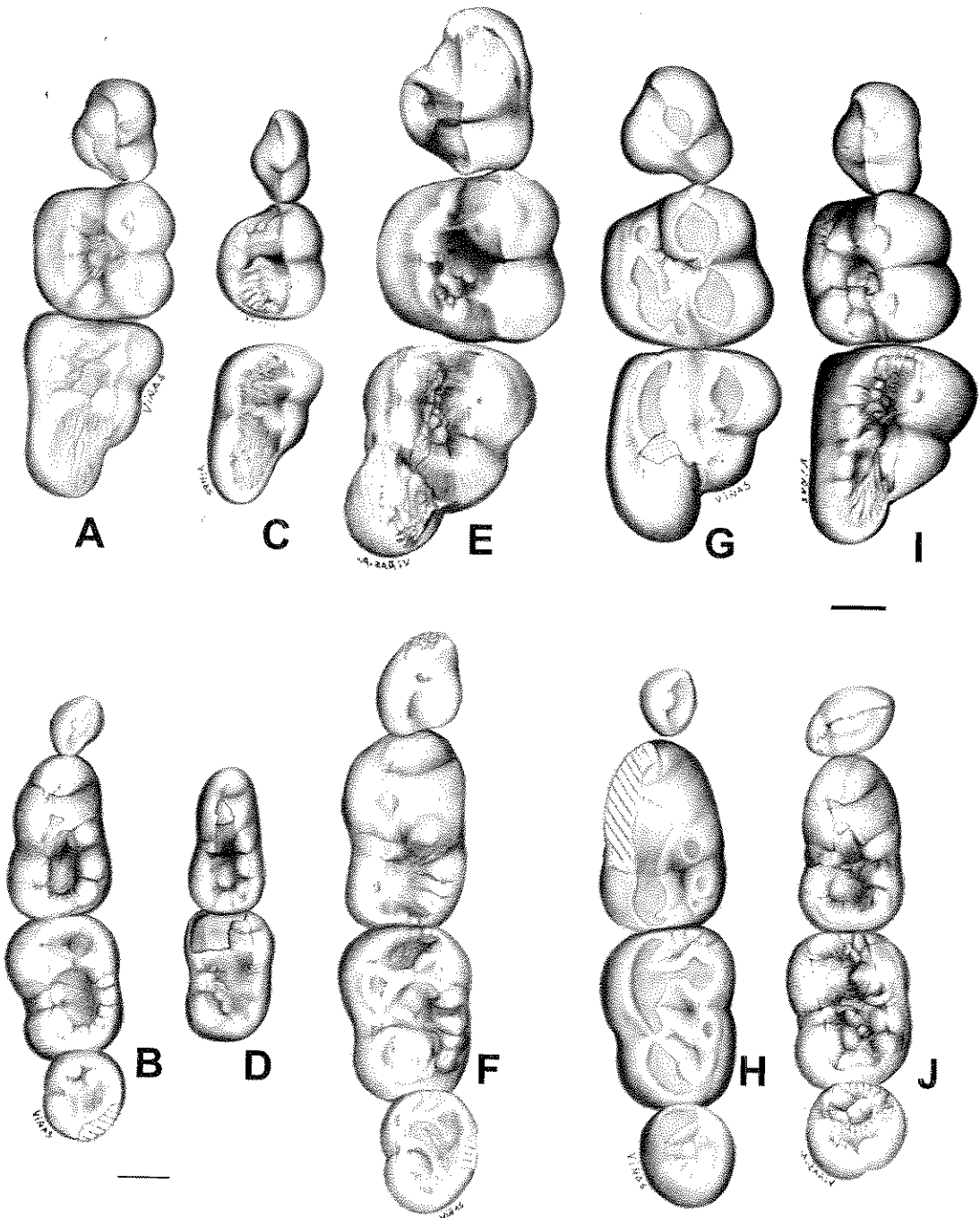


Fig. 2. Principales piezas de las series yugales superiores e inferiores de *Arctotherium*. *A. vetustum*: (MMMP 1233M) A, P4-M2; B, p4-m3. *A. wingei*: C, (UZM 5715) P4-M1, (UZM 5723) M2; D, (UZM 5721-22) m1-2. *A. angustidens*: E, (MACN 2547) P4-M2; F, (MMPH 018) p4-m3. *A. bonariense*: (MACN 18599) G, P4-M2; H, p4-m3. *A. tarijense*: I, (MACN 971) P4-M2; J, (MACN 2667) p4-m3. Escala = 1 cm. Nota: las imágenes E y J han sido volteadas para facilitar la comparación.

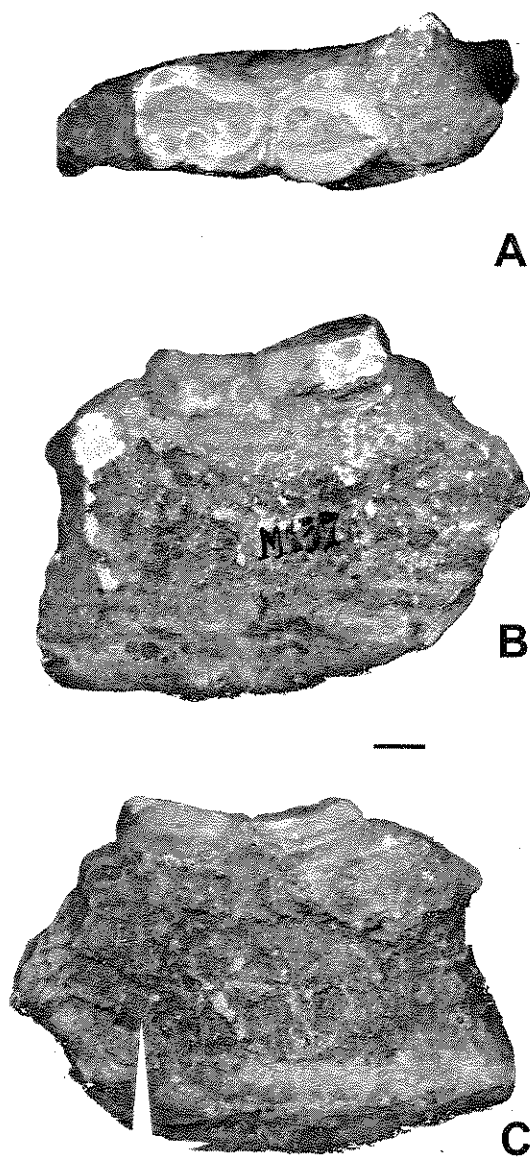


Fig. 3. MACN A1277, tipo de *A. vetustum*. A, vista oclusal; B, vista lateral externa; C, vista lateral interna. Escala = 1 cm.

*Arctodus vetustus*: Berta & Marshall, 1978: 12.

*Arctodus debilis*: Berta & Marshall, 1978: 12.

*Arctotherium brasiliense*: Cartelle, 1994: figura en página 90 *partim*.

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

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

*Pararctotherium pamparum*: Soibelzon *et al.*, 1999: 384.

**Diagnosis enmendada.** Arcos cigomáticos sobresalientes y con el ángulo posterior pronun-

ciado; bulas timpánicas globosas; 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 distal del I2 diminuto; lóbulo mesial del I3 pequeño (Tabla 1); P4 con paracono más alto que metacono (Tabla 3); M2 con borde mesiolingual muy engrosado formando un resalto anguloso muy marcado (Tabla 5); cúspula distal del p4 pequeña (Tabla 6).

**Tipo.** MACN A1277. (calcotipo) *Arctotherium vetustum* Ameghino 1885, individuo adulto senil, fragmento de hemimandíbula derecha con m2-3 (Fig. 3); procedente de Villa Urquiza, provincia de Entre Ríos; Pleistoceno Medio a Holoceno Inferior (*vide infra*).

**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 de los sinónimos.** MACN 1201. Tipo de *Arctotherium (Pseudarctotherium) debilis* Kraglievich, 1928, tipo de *Pseudarctotherium lundi* Kraglievich & C. 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 m3, sin p4 izquierdo ni p2 derecho, algunos de los dientes presentes se encuentran rotos; procedente de Mercedes, provincia de Buenos Aires; Bonaerense (Pleistoceno Medio) (Ameghino, 1904c).

**Hipodigma.** MACN 17486, adulto joven, hemimandíbula izquierda con c1 y m1-2; procedente del arroyo Alcaráz, Entre Ríos; "Pampeano" (Pleistoceno). MMMP 1233M, adulto joven, cráneo y hemimandíbula derecha; procedente de Coronel Pringles, Buenos Aires; Bonaerense (Berman, 1994). MLP 10-5, fragmento posterior de cráneo; procedencia geográfica incierta; "Pampeano" (Pleistoceno). Descrito en Kraglievich & C. Ameghino (1940: 615). MLP 10-7, fragmento posterior de cráneo; procedente de Arrecifes, Buenos Aires, Bonaerense (ver Soibelzon *et al.*, 1999). MHN s/n, juvenil, cráneo completo con la región posterior del paladar rota, faltan los P1-3 derechos; Brasil (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 fue-

Tabla 1. Morfología comparada de los I1-3 de *A. vetustum*, *A. angustidens* y *A. tarijense*.

	<i>A. vetustum</i>	<i>A. angustidens</i>	<i>A. tarijense</i>
<b>I<sup>1</sup></b>			
lóbulo distal	muy pequeño	pequeño	bien desarrollado
lóbulo mesial	bien desarrollado	bien desarrollado	bien desarrollado
abultamiento sobre surco central	presente	ausente	presente
<b>I<sup>2</sup></b>			
lóbulo distal	diminuto	pequeño	pequeño
lóbulo mesial	bien desarrollado	bien desarrollado	bien desarrollado
abultamiento sobre surco central	presente	ausente	presente
<b>I<sup>3</sup></b>			
lóbulo distal	representado por una arista leve	representado por una arista importante	representado por una arista importante
lóbulo mesial	pequeño	bien desarrollado	bien desarrollado

Tabla 2. Morfología comparada de los i1-3 de *A. vetustum* y *A. angustidens*.

	<i>A. vetustum</i>	<i>A. angustidens</i>
<b>I<sub>1</sub></b>		
lóbulo distal	delgado	muy desarrollado
lóbulo mesial	delgado	muy desarrollado
surco e/ los lóbulos mesial y dist. abultamiento sobre borde lingual	superficial ausente	profundo presente
<b>I<sub>2</sub></b>		
lóbulo distal	delgado	muy desarrollado
lóbulo mesial	delgado	muy desarrollado
lóbulo medio	ausente	presente
abultamiento sobre borde lingual	presente	presente
<b>I<sub>3</sub></b>		
lóbulo distal	bien desarrollado	hiperdesarrollado
lóbulo mesial	representado por una arista importante	representado por una arista pequeña
abultamiento sobre borde lingual		

Tabla 3. Morfología comparada del P4 de las especies de *Arttotherium*.

	<i>A. vetustum</i>	<i>A. wingei</i>	<i>A. angustidens</i>	<i>A. bonariense</i>	<i>A. tarijense</i>
Cíngulo linguodistal	Presente	Ausente	Ausente	Ausente	Ausente
Altura relativa de paracono y metacono	Paracono más alto que metacono	Paracono mucho más alto que metacono	Paracono mucho más alto que metacono	Paracono mucho más alto que metacono	Paracono mucho más alto que metacono
Protocono, presencia y tamaño	Presente y relativamente pequeño	Presente y relativamente pequeño	Presente y relativamente grande	Ausente	Presencia variable y tamaño relativamente pequeño
Plano formado por las caras internas de paracono y metacono	Suavemente inclinado hacia el lado lingual	Vertical	Vertical	Suavemente inclinado hacia el lado lingual	Vertical



Tabla 4. Morfología comparada del M1 de las especies de *Arctotherium*.

	<i>A. vetustum</i>	<i>A. wingei</i>	<i>A. angustidens</i>	<i>A. bonariense</i>	<i>A. tarijense</i>
Forma de la corona en vista oclusal	Subcuadrada	Subcuadrada	Subrectangular con el diámetro mesiodistal mayor que el labiolingual	Subrectangular con el diámetro mesiodistal mayor que el labiolingual	Subrectangular con el diámetro mesiodistal mayor que el labiolingual
Lóbulos labiales correspondientes a paracono y metacono en vista oclusal	Subiguales	Subiguales	Lóbulo correspondiente a metacono más sobresaliente	Lóbulo correspondiente a metacono más sobresaliente	Subiguales
Forma del borde lingual en vista oclusal	Recto	Francamente cuvo	Francamente cuvo	Medianamente curvo	Levemente curvo con resalto anguloso en la esquina mesiolingual
Altura de paracono y metacono	Semejante	Paracono más alto que metacono	Paracono más alto que metacono	Paracono más alto que metacono	Paracono más alto que metacono
Parastilo	Muy conspicuo	Tamaño pequeño	Tamaño pequeño	Tamaño mediano	Tamaño mediano a pequeño
Cúspides linguales (protocono e hipocono)	Relativamente bajas y poco diferenciadas, ubicadas hacia el eje central del molar	Relativamente bajas y poco diferenciadas, ubicadas hacia el eje central del molar	Relativamente altas y bien diferenciadas, ubicadas sobre el borde lingual	Relativamente altas y bien diferenciadas, ubicadas sobre el borde lingual	Relativamente altas y bien diferenciadas, ubicadas sobre el borde lingual
Cúspula mesial al protocono	Poco diferenciada del protocono	Poco diferenciada del protocono	Más diferenciada	Muy bien diferenciada	Muy bien diferenciada
Protocono	Globoso	Globoso	Elongado y comprimido lateralmente	Globoso	Globoso

ra 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). Por lo tanto, no se descarta que esta especie pueda registrarse en sedimentos más modernos que el Bonaerense.

MACN 1201 es parte del material usado por Ameghino (1904b) para fundar *P. pamparum*.

**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 1904b (*vide infra*), tipo de *Arctotherium* (*Pseudarctotherium*) *debilis* Kraglievich 1928 y tipo de *Pseudarctotherium lundii* Kraglievich & C. 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 correcto que no existen diferencias significativas entre el tipo de *A. vetustum* y el ejemplar MMMP 1233 (asignado aquí a *A. vetustum*); pero sí existen grandes diferencias, sobre todo en lo concer-

Tabla 5. Morfología comparada del M2 de las especies de *Arctotherium*.

	<i>A. vetustum</i>	<i>A. wingei</i>	<i>A. angustidens</i>	<i>A. bonariense</i>	<i>A. tarijense</i>
Borde mesial	Rectilíneo	Rectilíneo	Redondeado	Subrectilíneo	Subrectilíneo
de la corona					
Desarrollo del lóbulo	Poco	Poco	Muy	Poco	Variable
labial correspondiente	desarrollado	desarrollado	desarrollado	desarrollado	
al metacomo					
Angulo mesiohigual	Muy engrasado	Levemente	Levemente	Muy engrasado	Muy engrasado
de la corona	formando un	engrosado y	engrosado y	formando un	formando un
Tamaño del parastilo	Grande	Pequeño	Pequeño	Pequeño	Pequeño
en relación al					
del paracomo					
Cúspides linguales	Formando una	Formando una	Formando una	Formando una	Formando una
del trigono	cresta baja y	cresta baja y	cresta alta y	cresta alta y	cresta alta y
	continua	continua	continua, pero	continua, pero	continua, pero no
			mejor	no muy	muy diferenciadas
Hipocono	Elongado,	Elongado,	Representado	? diferenciadas	Representado por
	formado por	formado por	por dos cúspides,		dos cúspides, la
	una cresta	una cresta	la mesial mucho		mesial mucho
	mesiohigual	mesiohigual	mayor que		la distal
	la distal				mayor que
Talón	Piano inclinado	Piano mucho	Piano mucho	Piano mucho	Piano mucho
	distoangularmente	mas inclinado	mas inclinado y	mas inclinado y	inclinado y bien
	formando una	formando una	bien separado	bien separado	separado del
	misma superficie	misma	del trigono por	del trigono por	trigono por una
	masticatoria con	masticatoria	una cresta alta	una cresta alta	cresta alta
	el trigono	con el trigono	transversal	transversal	transversal

Tabla 6. Morfología comparada del p4 de las especies de *Arctotherium*.

	<i>A. vetustum</i>	<i>A. wingei</i>	<i>A. angustidens</i>	<i>A. bonariense</i>	<i>A. tarijense</i>
Forma del contorno de la corona	Elipsoidal ancho	Elipsoidal ancho	Elipsoidal ancho	Subcircular	Elipsoidal ancho
Protocónido	Bajo y globoso	Bajo y globoso	Alto y esbelto	Bajo y globoso	Alto y esbelto o globoso
Cúspula distal	Pequeña	Pequeña	Relativamente grande y punzante	Muy pequeña	Relativamente grande

niente a la morfología de los molares, entre el ejemplar MIMM 1233 y el MACN 971, tipo de *Arctotherium 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 & C. Ameghino (1940) utilizan la misma y el de *A. debilis* una mandíbula, por lo que es necesario aclarar que el tipo de *P. pamparum* (MACN 971) es un cráneo sin mandíbula asociada y este sentido, fundamentalmente la decisión tomada; en este sentido, A. (P.) *pamparum* por Bertram (1994), quien no *A. debilis* había sido considerada sinónimo de *Pseudarctotherium lundii*. ma mandíbula como tipo de la nueva especie

Tabla 7. Morfología comparada del m1 de las especies de *Arctotherium*.

	<i>A. vetustum</i>	<i>A. wingei</i>	<i>A. angustidens</i>	<i>A. bonariense</i>	<i>A. tarijense</i>
Cúspula entre paracónido y protocónido	Ausente	Ausente	Presente	Ausente	Presente
Número de cúspidea correspondientes al entocónido	2	2	2 o 3	2	2
Número de cúspides correspondientes al hipocónido	2	2	1	2	2
Borde distal de la corona	Cerrado	Cerrado	Abierto	Cerrado	Cerrado

Tabla 8. Morfología comparada del m2 de las especies de *Arctotherium*.

	<i>A. vetustum</i>	<i>A. wingei</i>	<i>A. angustidens</i>	<i>A. bonariense</i>	<i>A. tarijense</i>
Hipocónido	Bajo y chato, con 1 ápice	Bajo y cónico con un ápice	Alto y cónico, con un ápice	Alto y elongado, con dos ápices	Alto y cónico, con un ápice
Cúspula interna al hipocónido	Baja y fusionada al hipocónido	Baja y fusionada al hipocónido	Baja y fusionada al hipocónido	relativamente Alta e independiente del hipocónido	relativamente Alta e independiente del hipocónido
Entocónido	Representado por tres cúspides	Representado por dos cúspides	Representado por tres cúspides	Representado por tres cúspides	Representado por dos cúspides
Borde distal de la corona	Cerrado	Cerrado	Abierto	Cerrado	Cerrado

Tabla 9. Morfología comparada del m3 de las especies de *Arctotherium*.

	<i>A. vetustum</i>	<i>A. wingei</i>	<i>A. angustidens</i>	<i>A. bonariense</i>	<i>A. tarijense</i>
Forma de la corona	Subcircular	Subcircular	Elongada mesiodistalmente	Subcircular	Subcircular
Protocónido e hipocónido	Bajos y aplanados	Bajos y aplanados	Altos y cónicos	Bajos y cónicos	Bajos y cónicos
Estrechamiento del borde labial entre protocónido e hipocónido	Débil	Marcado	Muy marcado	Débil	Débil
Hilera diagonal de cúspulas	Ausente	?	Ausente	Presente	Presente

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 propone que en realidad este resto pertenece a un individuo joven de *A. angustidens*.

La especie *A. vetustum* es la que presenta mayor similitud con las especies del género *Arctodus*, sobre todo en la morfología de los molares.

***Arctotherium wingei* Ameghino, 1902**  
(Figs. 2, 4; Tablas 3-9)

*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 brasiliensis* Lund, 1839: 224, preocupado, *non Ursus brasiliensis* Thunberg, 1820 (= *Galictis vittata* Schreber, 1776).

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

*Arctotherium bonariense*: Lydekker, 1885: 157 *partim*.

*Ursus? brasiliensis*: Ameghino, 1889: 985.

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

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

*Ursus* (*Tremarctos?*) *brasiliensis*: Ameghino, 1902: 228; Kraglievich & C. Ameghino 1940: 622; Paula Couto, 1960: 9.

*Arctotherium brasiliense*: L. Kraglievich, 1926: 11-14, 16; Castellanos, 1928: 84; Trajano & 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*: Rusconi 1932: 7; Kraglievich & C. Ameghino, 1940: 592, 622; Paula Couto, 1943: 112.

*Arctotherium* (*Pseudarctotherium*) *wingei*: L. Kraglievich, 1934: 71; Paula Couto, 1960: 5; Hoffstetter, 1963: 198.

*Pararctotherium parodii* Kraglievich & C. Ameghino 1940: 625, 626 (*nomen nudum*); Mones, 1986: 131.

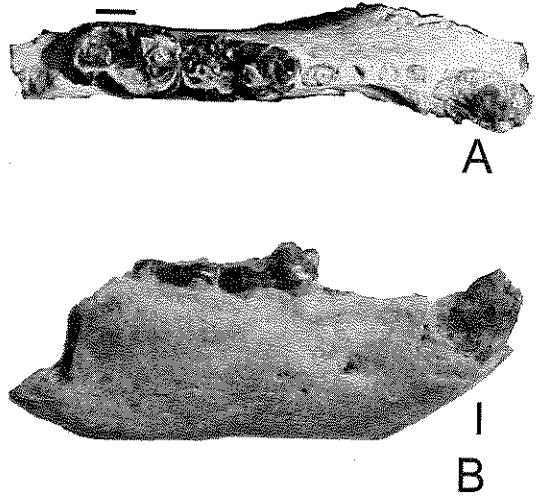


Fig. 4. MACN 1453, tipo de *A. wingei*. A, vista oclusal; B, vista lateral. Escala = 2 cm.

*Pseudarctotherium majus*: Kraglievich & C. Ameghino, 1940: 592

*Ursus lundii* Kraglievich & C. Ameghino, 1940: 581 (nombre de reemplazo); Paula Couto, 1960: 9.

*Pseudarctotherium brasiliensis*: Kraglievich & C. Ameghino, 1940: 592, 622; Paula Couto, 1960: 5, 9.

*Arctotherium brasiliensis*: Paula Couto, 1943: fig. 15; Berman, 1994: 108.

*Arctotherium* (*Ursus*) *brasiliensis*: Paula Couto, 1943: fig. 12.

*Pararctotherium brasiliensis*: Paula Couto, 1943: 112; 1960: 6, 7, 12, 15, 25, 26, figs. 1-8.

*Arctodus brasiliensis*: Kurtén, 1967: 4, 10, 11, 14, 15, 18, 28, 31, 32, 35, 38, 40, 42, 46; Paula Couto, 1970: 10; Berta & Marshall, 1978: 12; Perea & Ubilla, 1983: 90; 1985: 26; Trajano & Ferrarezzi, 1994: 552.

*Arctotherium brasiliense*: Cartelle, 1994: fig. en pág. 90 *partim*; Soibelzon *et al.*, 2001c: 41R.

*Arctodus* (*Pararctotherium*) *brasiliensis*: Trajano & Ferrarezzi, 1994: 552, 553.

*Arctotherium* (*Pararctotherium*) *brasiliense*: Trajano & Ferrarezzi, 1994: 555, 559, 560.

*Arctotherium* (*Pararctotherium*) *brasiliensis*: Soibelzon & Bond, 1998: 277.

**Diagnosis enmendada.** Cráneo de tamaño pequeño; bulas timpánicas globosas; cresta masetérica rectilínea y perpendicular al eje anterior de la mandíbula; ausencia de cíngulo linguodistal en el P4 (Tabla 3); parastilo de tamaño pequeño en relación con el tamaño del paracono en el M1 (Tabla 4); entocónido formado por dos cúspides en el m2 (Tabla 8).

**Tipo.** MACN 1453. Tipo de *Arctotherium wingei* Ameghino, 1902, adulto joven, porción de

hemimandíbula derecha con c1 (roto) y m1-2; procedente del Valle de Tarija, Bolivia; Pleistoceno.

**Distribución estratigráfica y geográfica del taxón.** Algunos autores (e.g. Cartelle, 1998: 173) han sostenido que esta especie se registra solo en el Pleistoceno Superior a Holoceno Inferior, pero la ausencia de un contexto estratigráfico para los hallazgos realizados en Brasil (ver Trajano & Ferrarezzi, 1994: 552) y Bolivia 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 del valle de Tarija, 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 fueron hallados en un contexto estratigráfico (vide infra).

**Tipos del sinónimo.** Sin numeración original (ver Winge, 1895-96; Paula Couto, 1960; Cartelle, 1998). Materiales tipo de *Ursus brasiliensis*: UZM 5249 adulto, fragmento de hemimandíbula izquierda con c1 y m1-3; UZM 5715, juvenil, fragmento de maxila derecha con P1,3-4 y M1; UZM 5717, juvenil, C1 derecho; UZM 5721-22 juvenil, m1-2 izquierdos; UZM 5723, juvenil, M2 izquierdo (Fig. 4); procedentes de varias cuevas de la región de Lagoa Santa, Brasil.

**Hipodigma.** MACN 6273, individuo juvenil, m1 derecho; procedente de Lapa da Escrivania N°5, Minas Gerais; Brasil. MACN 1454, individuo adulto joven, c1 derecho; procedente de Tarija, Bolivia; "Pampeano" (Pleistoceno). En su ficha dice que es co-tipo de *A. wingei*, pero en realidad Ameghino no designa un co-tipo. GP/2-T4, cráneo incompleto; procedente de Ubajara, Ceará, Brasil; hallado fuera de contexto estratigráfico (ver Trajano & Ferrarezzi, 1994). IGC 10, esqueleto incompleto procedente de Campo Formoso; hallado fuera de contexto estratigráfico, Brasil (ver Cartelle, 1998). Venezuela #1, repositorio desconocido. Restos craneales y dentales. Fauna Local El Muaco, cerca de Coro (Estado Falcón), Pleistoceno tardío (Linares, com. pers.). Venezuela #2, repositorio desconocido. Un esqueleto incompleto. Fauna Local Cueva del Guácharo, cerca de Caripe (Estado Monagas), Holoceno Temprano (Linares, com. pers.). Otros restos hallados en Brasil se encuentran descriptos en Paula Couto (1960).

**Observaciones y comentarios.** Lund (1839, 1840a, 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. Pero el nombre *U. brasiliensis* Lund, 1839 es homónimo primario junior del nombre *U. brasiliensis* Thunberg, 1820 empleado para designar al mustélido *Galictis vittata* (Schreber), por lo tanto el nombre *Ursus brasiliensis* Lund se encuentra permanentemente invalidado. Esto ya había sido notado por Kraglievich (1934; vide infra). La revisión bibliográfica permitió determinar que el nombre válido para la especie es *Arctotherium wingei* Ameghino, 1902.

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 *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 & C. Ameghino (1940) discrepan al respecto con Winge (1895-96) y prefieren conservar la especie de Lund.

Kraglievich (1934) considera que *Arctotherium wingei* es sinónimo de *U. brasiliensis* Lund, 1839 y que *U. brasiliensis* Lund, 1839 era homónima de *U. brasiliensis* Thunberg, 1820. Por esta razón denomina a la especie brasileña con el nombre de *Arctotherium (Pseudarctotherium) wingei*. La incluye en el 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 *U. brasiliense* en *Arctotherium*; luego Paula Couto (1960) la coloca bajo *Pararctotherium*. Kurtén (1967) la incluye en *Arctodus* y Trajano & Ferrarezzi (1994) sostienen que la especie debe llamarse *Arctotherium (Pararctotherium) brasiliense*.

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

*Arctotherium wingei* 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* no presenta dife-

rencias significativas con el material tipo de *A. brasiliense*. Los restos fósiles de osos registrados en Brasil han sido asignados a *A. brasiliense* (= *A. wingei*) sin el debido contraste con los ejemplares 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 registrados en Brasil.

### *Arctotherium angustidens*

Gervais & Ameghino, 1880

(Figs. 2, 5; Tablas 1-9)

*Arctotherium angustidens* Bravard, 1857: 16 *nomen nudum*.

*Arctotherium angustidens* Gervais & Ameghino, 1880: 24-25; Ameghino, 1880-81: 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 & C. 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 latidens* (*sic*, probablemente error de imprenta, *nomen nudum*) Bravard, 1857: 16; Mones, 1986: 130.

*Arctotherium latidens* (*nomen nudum*, enmienda): Burmeister, 1879: 170; 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; Rusconi 1938: 232-234, 236, fig. 2; Kraglievich & C. Ameghino, 1940: 562, 563, 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.

*Arctoidotherium angustidens*: Kraglievich & C. 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*: Burmeister, 1879: 170-178, Atlas II, pl. XI; Kraglievich & C. Ameghino, 1940: 561, 562, 568 *partim*, 571 *partim*, 574.

*Arctotherium bonaerense*: Gervais & 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 & Ferrarezzi, 1994: 553, 554, 556, 559; Cartelle, 1998: 177, 179.

*Arctotherium bonaerensis*: Ameghino, 1885: 23 *partim*, 24 *partim*.

*Arctotherium bonaerense*: Ameghino, 1889: 30, 71, 72, 319, 320, 939 *partim*, 943, 985; 1905: 448, fig. 93; 1906: 500; Smith Woodward, 1900: 75; C. Ameghino,

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*: Ameghino, 1889: 317, 318 *partim*, lám. II, figs. 2-4, lám. III, figs. 1, 2; 1898: 192; C. Ameghino, 1916a: 285; Pascual *et al.*, 1966: lám. XLV, figs. DH.

*Arctotherium candiottii* C. Ameghino, 1916b: 436 (por indicación, C. Ameghino, 1916a: 285); Kraglievich, 1926: 5, 12-14; 1934: 69; Rusconi, 1927: 283, 285, 286, figs. 1A, 2A, 3A; 1932: 7; 1936: 205; 1938: 227; Kraglievich & C. Ameghino, 1940: 569, 579, 617-619; Mones, 1986: 130; Soibelzon *et al.*, 2001c: 41R.

*Arctotherium bonaerense*: Ameghino C., 1916a: 285; Rusconi, 1927: 280.

*Arctotherium? latidens*; Rusconi, 1931: 7; 1938: 232.

*Ursus bonariensis*: Rusconi, 1927: 280; Paula Couto, 1960: 10.

*Arctotherium? angustidens*: Rusconi, 1932: figs. 1 y 2.

*Arctotherium* (*Pseudarctotherium*) *debilis*: Rusconi, 1938: 228, 230, 235, fig. 1.

*Arctotherium bonariensis*: Kraglievich & C. Ameghino, 1940: 562 *partim*; Paula Couto, 1960: 10; Soibelzon & Soibelzon, 1999: 20R.

*Arctoidotherium candiottii*: Kraglievich & C. Ameghino, 1940: 570, 583, 585, 586, 591.

*Ursus bonariensis*: Kurtén, 1967: 3 *partim*.

*Arctodus latidens*: Kurtén, 1967: 3.

*Arctodus* (*Arctotherium*) *bonariensis*: Kurtén, 1967: 9 *partim*; Soibelzon & Bond, 1998: 276.

*Arctodus bonariensis*: Kurtén, 1967: 4 *partim*, 11, 14, 15, 17, 18, 26, 28, 32, 33, 35, 38, 40, 41, 46; Perea & Ubilla, 1983: 90; Trajano & Ferrarezzi, 1994: 552 *partim*.

*Arctodus angustidens*: Berta & Marshall, 1978: 11; Trajano & Ferrarezzi, 1994: 552.

*Arctotherium bonaerensis*: Berman, 1994: 99, 100 *partim*, 101, 102, 107, 109.

*Arctodus* (*Arctotherium*) *bonaerensis*: Berman, 1994: 91 *partim*, 92 *partim*, 96, 97, 98, 99, 100, 114.

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

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

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

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

*Arctotherium* (*Arctotherium*) *angustidens*: Soibelzon & Bond, 1998: 276.

*Arctotherium* (*Arctotherium*) *candiottii*: Soibelzon & Bond, 1998: 276.

*Arctotherium* (*Arctotherium*) *latidens*: Soibelzon & Bond, 1998: 276.

*Pararctotherium enectum*: Carlini & 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.

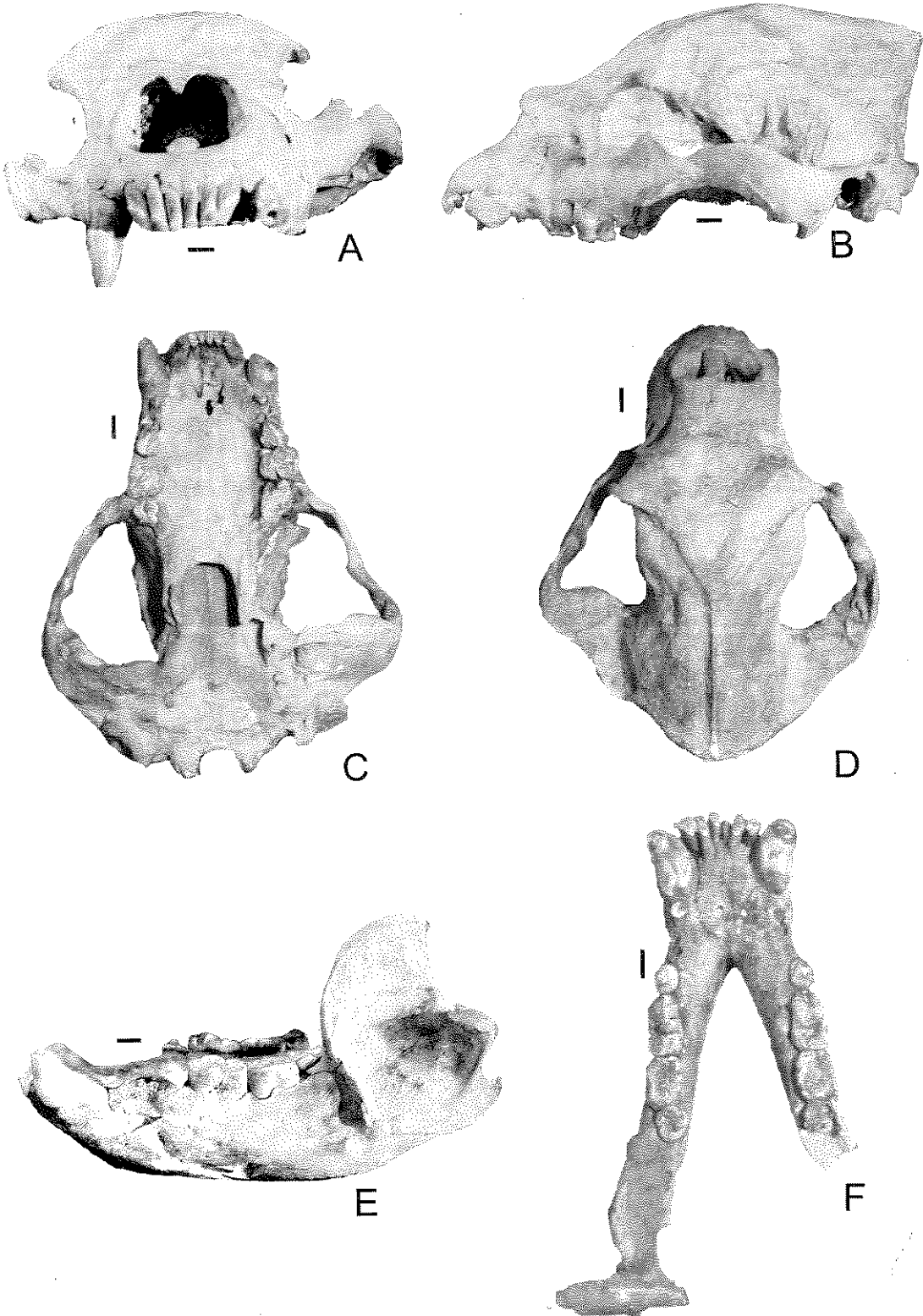


Fig. 5. BMNH 32915, tipo de *Arctotherium angustidens*. A, vista anterior; B, vista lateral; C, vista palatal; D, vista. dorsal. BMNH 32916, tipo de *A. angustidens*. E, vista lateral; F, vista oclusal. Escala = 2 cm.

tes con el ángulo posterior pronunciado; bulas timpánicas planas; escotadura postpalatina en forma de V; distancia entre el borde posterior del paladar y los M2 mediana; cresta masetérica rectilínea e inclinada hacia el borde posterior de la mandíbula; lóbulo distal del I1 pequeño; lóbulo distal del I2 pequeño; lóbulo mesial del I3 bien desarrollado (Tabla 1); ausencia de cingulo linguodistal en el P4; protocono bien desarrollado en el P4; paracono mucho más alto que metacono en el P4 (Tabla 3); 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; hipocónido del M1 representado por una sola cúspide; protocono del M1 de mayor tamaño que el resto de las cúspides del borde lingual (Tabla 4); 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 (Tabla 5); cúspula distal del p4 relativamente grande y punzante (Tabla 6); corona del m3 alargada en sentido mesiodistal (Tabla 9).

**Tipo.** BMNH 32915 a 32991 Tipo de *Arctotherium angustidens*. BMNH 32915, 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 P2-3 de ambos lados. BMNH 32916, mandíbula sin la porción posterior al m3 del lado derecho, faltan los p1-3 derechos y los p2-3 izquierdos. BMNH 32971, fémur derecho. BMNH 32972, tibia y peroné derechos. BMNH 32969, cúbito derecho. BMNH 32974-91, pié derecho; todos estos restos pertenecen al mismo individuo (ver Lydekker, 1885); procedente de las «toscas» del río de La Plata, provincia de Buenos Aires; Ensenadense (Pleistoceno Inferior a Medio).

**Distribución estratigráfica y geográfica del taxón.** Ensenadense; en la República Argentina se registra en la provincia de Buenos Aires; también se registra en el valle de Tarija, Bolivia.

**Tipo del sinónimo.** MACN 5132. tipo de *Arctotherium candiottii* Ameghino 1916a, b, 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 M2, también falta el proceso postorbital del lado

derecho. Mandíbula sin rama ascendente y cóndilos mandibulares. En el cráneo se encuentran los siguientes dientes: I3, C, P4 y M1-2 derechos y M1-2 izquierdos y en la mandíbula M2-3 de ambos lados; procedente de una excavación en el centro de la ciudad de Buenos Aires; Ensenadense (Ameghino C., 1916b).

**Hipodigma.** Todos los restos que componen el hipodigma provienen de sedimentos Ensenadenses. A continuación se listan por procedencia geográfica. Restos procedentes de las «toscas» del río de La Plata: MACN 851, adulto joven, porción de hemimandíbula izquierda con P4 y M1; MACN 972, dos metápodos, dos falanges; MACN 974, porción de cráneo, descrito en Kraglievich & C. Ameghino (1940: 613); MACN 1202, cúbito, el material se encuentra extraviado; MACN 1892, calcáneo izquierdo; MACN 13265, adulto joven, c1 derecho; MACN 16260, tibia; todos carecen de detalle de localidad. MACN 1926, astrágalo izquierdo; MACN 1994, calcáneo izquierdo; MACN 1997, calcáneo derecho; MACN 2011, C1 derecho; MACN 2020, metacarpiáno V derecho; MACN 2024, astrágalo derecho; MACN 2158, c1; MACN 2178, adulto senil, M2 derecho; MACN 2179, adulto joven, c1 izquierdo; MACN 2536, adulto senil, c1 derecho (no localizado en las colecciones); MACN 2547, juvenil, fragmento de premaxilar y maxilar derecho con C1, P4 y M1-2 (descrito en Ameghino, 1916c); MACN 2548, juvenil, C1 derecho; MACN 3158, adulto senil, C1 derecho; MACN 5702, c1; MACN 5705, pisciforme y dos falanges; MACN 6222, astrágalo derecho; MACN 6223, calcáneo derecho; MACN 8262, juvenil, P4 derecho; MACN 8791, falange; MACN 8792, falange; MACN 8794, falange; MACN 9609, radio rodado; MACN 10094, calcáneo rodado; MACN 10459, adulto senil, M1 derecho; MLP 99-X-3-1, adulto, m1 izquierdo y m2 derecho; todos procedentes de Olivos, Buenos Aires. MACN 2275, tibia; MACN 2297, pequeña porción de hemimandíbula derecha sin dientes, ambos procedentes de Martínez, Buenos Aires. MACN 5690, juvenil, m1 izquierdo; MACN 5696, individuo juvenil, I3 izquierdo; MACN 8691, fémur; MACN 8700, metápodo; todos procedentes de Punta Piedras, Buenos Aires. MACN 10458, metápodo; procedente de Vicente López, Buenos Aires. MACN 18008, molar; MLP 99-X-5-1, fragmento distal de fémur derecho; procedentes del balneario «El Águila», cerca de la estación Anchorena, Buenos Aires. MLP 82-X-22-1, adulto joven, cráneo completo sin P1-3 de ambos lados y P4 izquierdo (descrito en Berman, 1994); procedente de Punta Indio, Buenos Aires. Restos procedentes de excavaciones en distintas ciudades: 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; procedente de una excavación de 14 m de profundidad en el Hospital San Juan de Dios, La Plata, Buenos Aires. MACN 17719, 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), Buenos Aires. MACN 12529, adulto senil, cráneo completo sin I1 y P1-3 de ambos lados; procedente de la ciudad de Buenos Aires (intersección de las calles Directorio y San Pedrito a 3,5 metros de profundidad). Museo de Tucumán (ex Col. Rusconi n° 399), adulto senil, fragmento de hemimandíbula derecha con m2-3; procedente de una excavación en la ciudad de Buenos Aires, descrita en Rusconi (1932). MNHN PAM 179, adulto, mandíbula completa sin i1-3, p1-3 derechos, i1,3, p1-2 y m3 izquierdos; procedente de la ciudad de Buenos Aires (Col. Segúin). MLP 39-IV-21-1, juvenil, fragmento de mandíbula con ambos c1, m1-2 izquierdos, m2 derecho (todos rotos); procedente de una excavación en el cementerio de la ciudad de La Plata; MLP 58-X-4-1, restos de pelvis y sacro; procedente de una excavación en la ciudad de La Plata. MMMP 1232, juvenil, cráneo completo; procedente de una excavación en la intersección de las calles Jara y Castelli de la Ciudad de Mar del Plata, Buenos Aires; Colección privada de Aldo Balla, individuo juvenil, fragmento de hemimandíbula izquierda con m1-2; procedente de una excavación de 1,8 m de profundidad en el barrio "Los Altos del Castillo" Lomas de Zamora, Burzaco, Buenos Aires. Restos procedentes de canteras: MLP 68-V-26-1, vértebra dorsal, dos falanges y varios restos de costillas; MLP 97-I-5-1, adulto, fragmentos de cráneo: gran parte de maxilar y premaxilar izquierdo con I1-3 (con las coronas rotas), C1 roto, P1-4 y M1-2 izquierdos. Parte de premaxilar derecho con I1-3, fragmento de maxilar derecho con P3-4 con la corona rota. Gran parte de rama horizontal de la hemimandíbula derecha con i1-3, c1 y m1 con las coronas rotas; ambos procedentes de una cantera en la localidad de Gorina, Buenos Aires. MLP 00-VII-10-1, adulto, varios fragmentos de cráneo con C1, M1-2 izquierdos. Hemimandíbula derecha (sin cóndilo articular y rama ascendente) con c1, p4, m1y2 derechos y fragmento de hemimandíbula izquierda sin dientes; procedente de una cantera en Ezeiza en las cercanías de la ruta 3, Buenos Aires. MLP 00-VII-15-1, juvenil, varios fragmentos de cráneo sin: P1-3 izquierdos; I1,3 derechos.

Fragmento de hemimandíbula izquierda con: m1-3; fragmento de sínfisis mandibular con ambos c1 restaurados y ambos i1. i3 derecho y varios fragmentos de dientes sueltos; procedente de la cantera "Medula" sobre el margen izquierdo del A°. Gutiérrez, Ezpeleta, Buenos Aires. MMMP 3980, 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, m1-3 izquierdos; MMMP 3981, juvenil, fragmento de premaxilar con: I2-3 izquierdos e I2 derecho; fragmento de maxilar izquierdo con: C1, P1-4 y M2; fragmento de maxilar derecho con M1-2. Fragmento de hemimandíbula izquierda con: p2 y m2; fragmento de hemimandíbula derecha con: c1, p1,4 y m1; MMMP 3982, juvenil, cráneo casi completo sin arcos cigomáticos, gran parte de frontales y palatinos. Fragmento de hemimandíbula izquierda. Procedentes de una cantera localizada a 37° 50' 30.1" S y 57° 36' 37.3" O, Ruta Nacional 2 (km 389), Vivotatá, Buenos Aires (descritos en Soibelzon *et al.*, 2001b). Restos procedentes de los acantilados costeros del sudeste de la provincia de Buenos Aires: MMMP 26S, adulto, cráneo completo con C1 izquierdo, P1-3 derechos y M1-2 de ambos lados; MMMP 162S, adulto senil, cráneo completo con P1-3 y M1-2 derechos; ambos procedentes de la parte media de la barranca costera frente al hogar Unzué (37° 58' 50" S y 57° 32' 28" O), Mar del Plata, Buenos Aires. MMMP 48S, adulto, fragmento de premaxilar y maxilar izquierdo todos los dientes; procedente de la base de la barranca frente al parque Camet (37° 54' 15" S y 57° 31' 25" O), Mar del Plata, Buenos Aires. MACN 17986, fémur rodado; procedente de la playa Camet, Mar del Plata, Buenos Aires. MLP 01-IV-1-1, adulto, P4 derecho; MLP 87-V-5-1, adulto senil, m2 derecho; procedentes del sector D del perfil de Punta Hermengo (38° 17' 08" S y 57° 50' 12" O). MMPH 018, 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, Buenos Aires. 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; estudios recientes demostraron que el sedimento portador es Ensenadense (Soibelzon *et al.*, 2001a). Lamentablemente el resto fósil fue robado del repositorio durante el mes de agosto de 2002 y aún se desconoce su paradero. Afortunadamente, en las colecciones del MLP existen calcos de las series dentarias inferiores. MACN 6132, dC1 dere-

cho de leche; procedente de Miramar (descrito en Soibelzon & Carlini (en prensa)). Otras procedencias: MLP 97-II-2-1, adulto, porción de maxilar derecho con el C1 y P4, fragmento de hemimandíbula derecha con p4 y m1-2; MST P2 99-IX-15, gran porción de hemimandíbula izquierda sin i1,3 (este resto corresponde al mismo individuo que MLP 97-II-2-1); procedentes de San Pedro, Buenos Aires. MPV 613, juvenil, porción de maxilar con P4, M1-2; MPV 614, adulto, porción de hemimandíbula izquierda con m1-2; procedentes de Campana, Buenos Aires. AMNH 117433, adulto, hemimandíbula derecha sin m1; procedente del Valle de Tarija, Bolivia; Ensenadense?. PMUZ 45, adulto, hemimandíbula derecha con c1 y m1-3; procedente del arroyo Pergamino, Buenos Aires (colección S. Roth). Restos carentes de procedencia geográfica: MLP 10-4, adulto senil, fragmento de cráneo con M2 izquierdo; MLP 10-73 (ex MLP 132) adulto senil, c1 derecho (descrito en Kraglievich & C. Ameghino, 1940: 606); MLP 10-81, adulto senil, fragmento de hemimandíbula izquierda; MLP 10-98, adulto joven, C1 derecho; MLP 56-VIII-19-2, adulto senil, M2 izquierdo; MMMP 1491M, adulto joven, varios fragmentos de cráneo, con C1, P4, M1 derechos y M1 izquierdo; MLP 232, adulto senil, c1 izquierdo; MACN 15589, adulto, M2 izquierdo.

**Observaciones y comentarios.** «Bravard, que es el fundador del género, distinguía, sin embargo, dos especies de *Arctotherium* de la formación pampeana, a las cuales designaba con los nombres de *Arctotherium latidens* y *Arctotherium angustidens*, pero que no han podido ser reconocidas debido a que no publicó de ellas ninguna descripción.» Ameghino (1889: 317). Gervais & Ameghino (1880) hacen disponible el nombre *A. angustidens* mientras que C. Ameghino (1916a,b) describe una segunda especie, *A. candiotti*. Las identidades de los tipos de estas especies no fueron reveladas en los trabajos antes citados pero, como se verá más abajo, estas fueron establecidas en otras publicaciones.

Cuando Gervais y Ameghino (1880) revalidan la especie *Arctotherium angustidens*, la refieren al dibujo inédito de un cráneo (BMNH 32915) hecho por Bravard. Ameghino (1889) reproduce un dibujo de Bravard y sostiene que es el cráneo sobre el que el mismo Bravard había propuesto el nombre *A. angustidens*. Lydekker (1885) relata que Bravard en 1852 vende un ejemplar muy completo al Museo Británico; Lydekker (1885) lo describe y figura bajo la denominación BMNH 32916 a 32991, pero no menciona que este ejemplar sea el tipo de *A. angustidens*. Kraglievich (1926: 4) se refiere al problema de la identidad

del tipo de *A. angustidens* y sostiene que «No se tienen noticias concretas sobre el destino del cráneo de la especie *angustidens*, pero ciertas inducciones permiten conjeturar que ese cráneo es el mismo vendido por Bravard al British Museum en 1852, junto con numerosos otros huesos del esqueleto del animal, mencionados por Lydekker en su catálogo de los mamíferos fósiles del Museo Británico.» Mones (1985: 202) relata «Más tarde, Matew (1929: 473-474, figs. 12-13) ilustra las series premolares inferior y superior de este ejemplar, identificándolo como *Arctotherium bonarerense*. Kurtén (1967: 9) lo atribuye erróneamente al tipo de *Arctotherium latidens* Bravard. Perea & Ubilla (1985: 25) lo identifican correctamente, pero omiten indicar el origen de la información, a la vez que sólo indican el antiguo número de colección: BM (NH) 32916, que en realidad responde sólo a la mandíbula» Mones (1985: 202) indica que el tipo de *A. angustidens* es el ejemplar «BM (NH) M-434005. Cráneo y mandíbula incompletos, reconstruidos, y gran parte d31 esqueleto postcraneano. Procedencia: Argentina, Buenos Aires, Capital Federal? Pleistoceno Inferior, Ensenadense?»

Kraglievich (1926: 3) señala claramente que el ejemplar MACN 43 es el ejemplar que estudió Bravard (1857) cuando mencionó *A. latidens*.

Por último, la identidad del ejemplar tipo de *A. candiotti* fue establecida posteriormente a su descripción por el mismo autor de la especie, C. Ameghino, en Kraglievich & C. Ameghino (1940).

Tanto *Arctotherium angustidens* como *A. latidens* y *A. candiotti*, fueron definidos 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 C. Ameghino, 1916b).

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

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

**Discusión.** Existen minuciosas revisiones previas de la historia taxonómica de esta especie (ver Burmeister, 1879; Gervais & Ameghino, 1880; Lydekker, 1885; Ameghino, 1889; Kraglievich, 1926; Rusconi, 1927; 1936; Kraglievich & C. Ameghino, 1940; Paula Couto, 1943; Berman,

1994). A continuación sólo se comentan las cuestiones más relevantes.

En 1880 Gervais & Ameghino hacen disponible el nombre *A. angustidens*. Un tiempo antes Gervais (1855) había descripto 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). En 1873 completa la descripción de *U. bonariensis* utilizando una mezcla de materiales de distintos individuos pertenecientes a distintos taxones, entre otros los materiales que componen el lectotipo de *Arctotherium angustidens* y dientes sueltos que probablemente son los obtenidos del Sr. Seguin por el Muséum National d' Histoire Naturelle de 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 & C. Ameghino (1940: 564, 565). Pero los revisores posteriores al trabajo de Kraglievich & C. Ameghino (1940) (e.g. Kurtén, 1967; Berman, 1994) 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 descripta por Gervais (e.g. Burmeister, 1879; Gervais & 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 & C. Ameghino, 1940; Paula Couto, 1943, 1960; Pascual *et al.*, 1966; Kurtén, 1967; Perea & Ubilla, 1983; Trajano & Ferrarezzi, 1994; Berman, 1994; Cartelle, 1998; Soibelzon & Bond, 1998; Soibelzon & 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 este trabajo se considera que *A. bonariense* es un taxón válido (*vide infra*), distinto de la especie *A. angustidens*, 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* Soibelzon, 2002). En este sentido Kraglievich & C. Ameghino (1940) hacen notar la importancia que debe darse al dimorfis-

mo 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. angustidens* 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 angustidens* se debe a la combinación de variación sexual, local e individual dentro de la misma especie. En este sentido, Nelson & 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*).

#### *Arctotherium bonariense* (Gervais, 1852) (Figs. 2, 6; Tablas 3-9)

*Ursus bonariensis* Gervais, 1852, 1: 189; 1855: 7, 8, lám. 4, fig. 1; Kraglievich & C. Ameghino, 1940: 560, 568 *partim*, 571 *partim*; Kurtén, 1967: 3 *partim*; Mones, 1986: 131.

*Ursus bonaerensis*: Ameghino, 1889: 315, 317.

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

*Arctotherium bonariense*: Gervais & Ameghino, 1880: 34 *partim*; Ameghino, 1881: 321; Lydekker, 1885: 157 *partim*; Trajano & Ferrarezzi, 1994: 556, fig. 3; Soibelzon *et al.*, 2001c: 41R.

*Arctotherium bonaerensis*: Ameghino, 1885: 23 *partim*, 24 *partim*.

*Arctotherium bonaerense*: Ameghino, 1889: 67, 317, 318 *partim*.

*Arctotherium bonaerense*: Ameghino, 1889: 66, 938 *partim*; Kraglievich, 1926: 3, 4.

*Arctotherium latidens*: Ameghino, 1889: 315 *partim*; Kraglievich, 1934: 69 *partim*; Kraglievich & C. Ameghino 1940: 620.

*Pararctotherium enectum*: Ameghino, 1904c: 269 *partim*; Kraglievich, 1934: 69 *partim*.

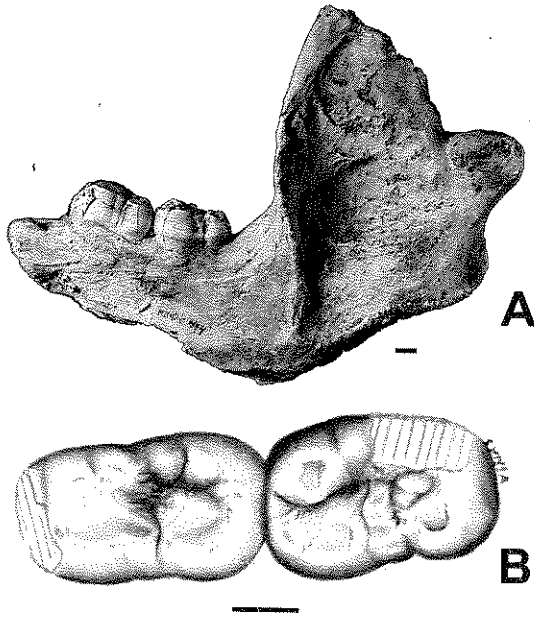


Fig. 6. MNHN PAM 264, tipo de *A. bonariense*. A, vista lateral externa; B, m1-2. Escala = 1 cm.

- Arctotherium bonaerensis*: Rusconi, 1932: 7; Berman, 1994: 100 *partim*, 110.  
*Paracrottherium pamparum crassidens* Kraglievich, 1934: 70 *nomen nudum*; Rusconi 1938: 228; Mones, 1986: 131; Berman, 1994: 106.  
*Arctotherium bonariensis*: Kraglievich & C. Ameghino, 1940: 562 *partim*, 564, 567.  
*Paracrottherium pamparum*: Kraglievich & C. Ameghino 1940: 620.  
*Arctodus bonariensis*: Kurtén, 1967: 4 *partim*; Trajano & Ferrarezzi, 1994: 552 *partim*.  
*Arctodus (Arctotherium) bonariensis*: Kurtén, 1967: 9 *partim*; Mones, 1986: 130.  
*Arctodus (Paracrottherium) pamparum*: Berman, 1994: 105 *partim*.  
*Arctodus (Paracrottherium) enectum*: Berman, 1994: 104 *partim*, 105 *partim*, 115 *partim*.  
*Arctodus (Paracrottherium) pamparum crassidens*: Berman, 1994: 108.  
*Arctodus (Arctotherium) bonaerensis*: Berman, 1994: 91 *partim*.  
*Arctotherium (Arctotherium) bonariensis*: Soibelzon & Bond, 1998: 276 *partim*, 277 *partim*.  
*Arctodus bonaerense*: Fariña *et al.*, 1998: tabla 6b *partim*.  
*Paracrottherium bonariense*: Soibelzon *et al.*, 2000: 79R.

**Diagnosis enmendada.** Borde dorsal del foramen magno continuo, sin escotadura; presencia de dos forámenes anteorbitarios; bulas timpánicas globosas; cresta masetérica rectilínea y perpendicular al eje anteroposterior de la man-

díbula, ausencia de cíngulo linguodistal en el P4; P4 sin protocono; paracono mucho más alto que metacono en el P4 (Tabla 3); 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 (Tabla 4); 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 (Tabla 5); base de la corona del p4 de sección subcircular; cúspula distal del p4 muy pequeña (Tabla 6).

**Tipo.** MNHN PAM 264 (ex MNHNP 494). Tipo de *Ursus bonariensis* Gervais 1852, individuo adulto, hemimandíbula izquierda incompleta con m1-2 y gran parte de la rama ascendente y cóndilo mandibular (Fig. 6); procedente de las cercanías de Luján, Buenos Aires, Pleistoceno Medio a Superior.

**Distribución estratigráfica y geográfica del taxón.** Bonaerense y Lujanense (Pleistoceno Medio a Superior) de la provincia de Buenos Aires, Argentina.

**Hipodigma.** MACN 2668. Sintipo de *Paracrottherium enectum* Ameghino 1904c (ver Kraglievich, 1934) individuo juvenil, hemimandíbula izquierda sin cóndilo mandibular, mitad superior de la rama ascendente, i1-3, c1 y p1-3; 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). MACN 9646, 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). MACN 9645, varios restos del miembro posterior derecho; MACN 9647, tibia izquierda (probablemente pertenezcan al mismo individuo que MACN 9646); MMCN 69-6-1, adulto, cráneo sin región facial, con P4, M1-2 derechos y M1-2 izquierdos; procedentes del río Quequén Salado, Buenos Aires; Lujanense. MACN 13971, adulto, hemimandíbula izquierda con m2; procedente de la ciudad de Necochea, Buenos Aires; "Pampeano" (Pleistoceno). MACN 14614, adulto senil, tres fragmentos de cráneo con I1y3, C1, P1,4 y M1-2

izquierdos, I3, C1, P4, M1 derechos y fragmento de mandíbula con ambos c1, p1 izquierdo y m1-3 de ambos lados; procedente del norte de la laguna de Lobos, Roque Pérez, Buenos Aires; "Pampeano" (Pleistoceno). MLP 99-X-10-1, cúbito derecho; procedente de la barranca costera 500 metros al sur de Parque Camet, Mar del Plata, Buenos Aires; base del Bonaerense. Col. privada, adulto, hemimandíbula izquierda sin i1-3 y p1,4; procedente de Camet Norte, Mar Chiquita, Buenos Aires (rodado). MACN 18599, adulto, cráneo fragmentario sin I1-2 izquierdos C I2 y P1 derechos. Mandíbula completa y muy robusta sin p3 derecho; MACN 37, adulto, hemimandíbula derecha (muy probable pertenece al mismo individuo que MNHN PAM 264), muy mal restaurada en la región ventral de la rama horizontal, con m1-2, el m1 no corresponde a esa hemimandíbula ya que es izquierdo (ver Burmeister, 1864); MLP 00-VII-1-1, adulto, I3, P3-4, c1 y fragmentos de M1-2 todos izquierdos, I1, C1, P3, i1 y 3, m1 y 3 derechos; todos con procedencia geográfica incierta.

**Observaciones y comentarios.** *A. bonariense* es la especie tipo de *Arctotherium*.

La hemimandíbula MACN 37 probablemente pertenezca al mismo individuo que el tipo de *U. bonariensis*, pero como observara Burmeister (1864) el m1 que se encuentra implantado en esta hemimandíbula no le corresponde.

Ameghino (1904a, b,c) funda *Pararctotherium enectum* sobre una mandíbula que en realidad estaba formada por dos hemimandíbulas (MACN 2667 y MACN 2668) pertenecientes a individuos distintos (Kraglievich, 1934). El resto MACN 2667 se designa en el presente trabajo como lectotipo de *P. enectum*. El estudio realizado permitió determinar que no sólo las hemimandíbulas pertenecían a individuos distintos sino también a taxones distintos (de modo que *P. enectum* es sinónimo de *A. tarijense*).

Kraglievich (1934: 70) enuncia el nombre *Pararctotherium pamparum crassidens*, que es un *nomen nudum*, y lo refiere a la hemimandíbula MACN 9646 que forma parte del hipodigma de esta especie.

La especie había sido originalmente nominada *Ursus bonariensis*, pero al reasignarla al género *Arctotherium* debe cambiarse la terminación del epíteto específico quedando *A. bonariense*.

**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 el Museo Nacional de Historia Natural de Pa-

ris. 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 humboldti* 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. angustidens* (y de las anteriormente descritas para el Ensenadense y cuyos nombres son aquí sinonimizados con *A. angustidens*). Las consecuencias taxonómicas de esto último, son sumamente trascendentes ya que los numerosos materiales de gigantesco 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. angustidens*). 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 paratipo de *Pararctotherium enectum* (MACN 2668), constituido por una hemimandíbula 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.

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: 199) 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, como fuese observado anteriormente sobre otros molares (e. g. MMPH 018).

***Arctotherium tarijense* Ameghino, 1902**

(Figs. 2, 7; Tablas 1, 3-9)

*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.

*Paracrottherium 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 & C. Ameghino, 1940: 591; Paula Couto, 1960: 6, 7, 11; Mones, 1986: 131; Berman, 1994: 107.

*Paracrottherium pamparum* Ameghino, 1904c: 270 *partim*; Kraglievich, 1926: 6, 12, 13, lám. fig. A; 1934: 68, 70; Rusconi, 1938: 228, 230; Kraglievich & C. Ameghino 1940: 569, 581, 583, 591, 592, 597-599; Kraglievich & Olazábal, 1959, 17, fig. 3C, 7A, 10D; Paula Couto, 1943: 111, 112; 1960: 6, 7, 12; Perea & Ubilla, 1983: 88; Mones, 1986: 131; Berman, 1994: 107, Soibelzon et al. 1999: 384.

*Arctotherium tarijensis*: Rusconi, 1932: 7.

*Paracrottherium tarijensis*: Rusconi 1932: 7.

*Paracrottherium enectum*: Kraglievich, 1934: 68-70.

*Proacrottherium tarijense*: Kraglievich & C. Ameghino, 1940: 592; Paula Couto, 1943: 110.

*Arctodus (Arctotherium) pamparus*: Kurtén, 1967: 10; fig. 2c, 13c, 14b; Berta & Marshall, 1978: 13.

*Arctodus pamparus*: Kurtén, 1967: 4, 11, 14, 15, 19, 23, 26; Perea & Ubilla, 1983: 90; Trajano & Ferrarezzi, 1994: 552.

*Arctodus (Paracrottherium) enectum*: Berman, 1994: 104 *partim*, 105 *partim*, 115 *partim*; Soibelzon & Bond, 1998: 276.

*Arctodus (Paracrottherium) pamparum*: Berman, 1994: 105 *partim*, 107, 111, 115; Soibelzon & Bond, 1998: 276.

*Arctodus (Arctotherium) bonaerensis*: Berman, 1994: 92 *partim*.

*Paracrottherium pamparum crassidens*: Kraglievich 1934: 69; Berman, 1994: 106.

*Arctodus enectum*: Trajano & Ferrarezzi, 1994: 552.

*Arctotherium pamparum*: Trajano & Ferrarezzi, 1994: 553, 555, 556, 558, 559, 560, figs. 3, 4, 5; Cartelle, 1998: 172, 174, 180.

*Arctotherium enectum*: Trajano & Ferrarezzi, 1994: 555, 558; Cartelle, 1998: 173.

*Arctotherium (Paracrottherium) enectum*: Trajano & Ferrarezzi, 1994: 560; Soibelzon & Bond, 1998: 277.

*Arctotherium (Paracrottherium) pamparum*: Trajano & Ferrarezzi, 1994: 560; Soibelzon & 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 (Paracrottherium) sp.* Prevosti et al., 2001: 15R.

**Diagnosis.** Presencia de dos forámenes anteorbitarios; borde dorsal del foramen magno continuo, sin escotadura; bulas timpánicas globosas; cresta masetérica rectilínea y perpendicular al eje mesiodistal de la mandíbula; lóbulo

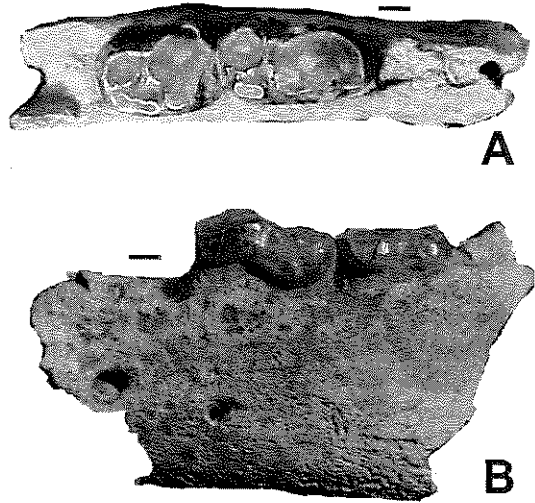


Fig. 7. MACN 1458, tipo de *A. tarijense*. A, vista oclusal; B, vista lateral externa. Escala = 1 cm.

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 (Tabla 1); ausencia de cíngulo linguodistal en el P4; paracono mucho más alto que metacono en el P4 (Tabla 3); 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 (Tabla 4); 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 trigono; borde mesiolingual del M2 muy engrosado formando un resalto anguloso muy marcado (Tabla 5); cúspula distal del p4 relativamente grande (Tabla 6); entocónido del m2 formado por dos cúspides (Tabla 8).

**Tipo:** MACN 1458. Tipo de *Arctotherium tarijense* Ameghino 1902, individuo adulto, fragmento de hemimandíbula izquierda con m1-2 (Fig. 7); precedente del Valle de Tarija, Bolivia; Pleistoceno.

**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, Departamento de Young y Chile Departamento de Magallanes.

**Tipos de los sinónimos.** MACN 2667. Lectotipo (presente designación) de *Paracitotherium enectum* Ameghino 1904a, individuo juvenil, hemimandíbula derecha muy reconstruida en su cara externa y la mitad ventral, sin cóndilo mandibular, c1 y p1-3; procedente de la ciudad de Buenos Aires; parte basal del horizonte Bonaerense (Pleistoceno Medio) (Ameghino, 1904c).

MACN 971. Lectotipo (presente designación) de *Paracitotherium 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). Descrito en Ameghino (1904c) y en Kraglievich & C. Ameghino (1940: 592-602).

**Hipodigma.** MACN 8581, adulto, fémur y tibia asociados a MACN 8582; MACN 8582, muy joven, varios fragmentos de cráneo con DI2, DC, DP3-4, I1-2 izquierdos y dos fragmentos de mandíbula con dp4, i1-3, C, p1y4, m1y2 izquierdos; procedentes de Las Rosas, FCS, canal de desagüe n° 9, km 150, profundidad 1-4,5 metros, Buenos Aires; Lujanense. Parcialmente descrito en Kraglievich (1934), descritos en Soibelzon & Carlini (en prensa). MACN 2180, c1 izquierdo; procedente de Luján, Buenos Aires, Fm. Luján, Lujanense. MCA 1087, 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 los m2-3 muy desgastados; procedente del río Salto en la Localidad de Salto, Buenos Aires; Bonaerense. MLP 10-71, juvenil, fragmento de hemimandíbula derecha sin rama ascendente, con fragmento posterior de m1 y anterior de m2; m3 completo; procedente del río Arrecifes, Buenos Aires; Bonaerense (Pleistoceno Medio), descrita en Kraglievich & C. Ameghino (1940: 612). MLP 34-VIII-1-1, adulto, fragmento de hemimandíbula izquierda, fragmento de maxilar, fragmento de hueso largo, de raíz de C1, P4 izquierdo, M2 izquierdo y p1, 3-4 izquierdos; procedente de Grütly, Santa Fé; Bonaerense. MLP 92-XI-28-1, muy joven, dP4; procedente de Camet Norte (37° 49' 42" S y 57° 29' 28" O), Mar Chiquita, Buenos Aires;

Lujanense superior. MLP 92-XI-27-1, muy joven, dP4; procedente de Centinela del Mar (38° 26' 48" S y 58° 13' 33" O), Gral. Alvarado, Buenos Aires; eólico superior (nivel 5) base del Lujanense. MHJ 544, 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, Buenos Aires. Colectado en sedimentos areno-limosos referibles al Lujanense. MMMP 1441, individuo adulto, fragmento de maxilar derecho con C1, 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), Buenos Aires; "Lobería Superior" (Lujanense Superior). GALY s/n, 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 & Perea (1999) la antigüedad de los sedimentos portadores sería  $11.650 \pm 130$  años AP). Descrito en Perea & 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  $\approx 11.210 \pm 50$  años C 14 AP (13.410-13.010 años cal. AP). Descrito en Prevosti *et al.* (2003). MCN 58, 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 P4y los M1-2 derechos con las coronas rotas. Sin procedencia geográfica explícita. MLP 83-I-15-6 al 11. Individuo juvenil, con m1 izquierdo, p4 derecho, P4 derecho e izquierdo, I1y3 y premolar; ambos con procedencia incierta.

**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 (*vide supra*). 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.* 2003). A este taxón corresponden los únicos dientes de leche conocidos para los Tremarctinae (ver Soibelzon & Carlini, en prensa).

**Discusión.** Se reconoce la validez de la especie *A. tarijense* y se le asignan, entre otros restos fósiles, los tipos de *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 angustidens*) sin fundamentar su decisión y le asigna Edad Ensenadense; mientras que Perea & Ubilla (1983) asignan el resto GALY s/n al taxón *Arctodus pamparum*, 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.

#### *Arctotherium* sp.

*Ursus (Arctotherium) bonariensis*: Gervais, P., 1873: lám. 4, figs. 1-7, 9-13.

*Arctotherium bonaerense*: Kraglievich, 1926: 10 (último párrafo)

*Paracrottherium pamparum*: Kraglievich & C. Ameghino 1940: 611.

**Hipodigma.** MACN 12654, juvenil, C1 derecho; procedente del arroyo Frías cerca de la desembocadura del río Paraná; Pleistoceno. MACN 11443, radio; procedente del río Carcarañá, Rosario, 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, adulto senil?, hemimandíbula izquierda; procedente de Tapalqué, Buenos Aires; "Pampeano Medio" (sic), Lujanense. Descrito en Kraglievich & C. Ameghino (1940: 612). MLP 42-VI-24-29, dos huesos de autopodio; procedente del río Quequén Salado, Buenos Aires; Lujanense. MLP 83-I-15-12 (ex MLP 141), adulto joven, M2 derecho, "Pampeano", Pleistoceno. Descrito en Kraglievich & C. Ameghino (1940: 611); MMMP

311S, adulto senil, hemimandíbula izquierda con p4-m3, sin región posterior a m3 y anterior a p4; ambos carecen de procedencia geográfica.

#### CONCLUSIONES

a. Se reconoce un sólo género y cinco especies de Tremarctinae fósiles en América del Sur.

b. Se sinonimizan *Proarctotherium*, *Pararctotherium* y *Pseudarctotherium* con *Arctotherium*.

c. Se reconocen las siguientes especies dentro del género *Arctotherium*:

*Arctotherium vetustum* Ameghino, 1885. Se registra en la Argentina durante el Bonaerense y al menos existiría un registro para Brasil. Se sinonimizan con *A. vetustum*: *Arctotherium (Pseudarctotherium) debilis* y *Pseudarctotherium lundii*.

*Arctotherium wingei* Ameghino, 1902. Se registra en Brasil durante el Lujanense? (vide supra), en Bolivia en el Pleistoceno y en Venezuela en el Pleistoceno Superior y Holoceno Inferior. Por estar preocupado el nombre *Ursus brasiliensis* Lund, esta especie debe llevar el nombre *A. wingei*.

*Arctotherium angustidens* Gervais & Ameghino, 1880. Se registra durante el Ensenadense en la Argentina y en Bolivia. Se sinonimiza, *A. candiottii* con *A. angustidens*.

*Arctotherium bonariense* (Gervais, 1852). Se registra durante el Bonaerense y Lujanense en la Argentina.

*Arctotherium 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. tarijense*: *Pararctotherium pamparum* y *Pararctotherium enectum*.

#### AGRADECIMIENTOS

Deseo expresar mi más sincero agradecimiento a E. P. Tonni y M. Bond por la guía y el apoyo recibido durante el desarrollo del presente estudio. A todos los miembros del Departamento Científico Paleontología de Vertebrados del MLP: A. J. Bonaparte y A. Kramarz (MACN); D. Webb y R. Mc Carty (FLMNH); R. Tedford (AMNH); Olga Vaccaro (MACN zool.); A. Carrant (NHM, Londres); C. de Muizzon y F. Pujos (MNHN, Paris); D. Bo (MMPH); J. Petrocelli (MCA); J. Cabañez (Liceo Young); D. Verzi y M. Merino (MLP DZV); U. Scaglia y A. Dondás (MMMP); K. Aaris (UZM) por permitirme el estudio de las colecciones a su cargo. A †B. Kurtén de quien he aprendido sobre los úrsidos fósiles a través de sus excelentes publicaciones. A T. de Torres por el envío de su tesis doc-



toral (trabajo de consulta permanente durante el desarrollo de esta tesis). A.M. Manceñido y A. Roig Alsina por sus valiosos aportes relacionados con los aspectos formales de la nomenclatura de los taxones. A los árbitros M. Ubilla y M. Bond por la minuciosa lectura del ms y sus sugerencias que han contribuido a mejorar sustancialmente el manuscrito. Este trabajo fue parcialmente financiado por CONICET; Fundación Antorchas; Office of Grants and Fellowships del AMNH; ANPCyT PICT 1961 y la Secretaría de Ciencia y Técnica de la UNLP.

## BIBLIOGRAFIA

- Ameghino, C. 1916a. La fórmula dentaria del género *Arctotherium*. *Physis* 2 (II): 285-286.
- 1916b. Sobre la dentadura superior de *Arctotherium* en edad juvenil. *Physis* 2 (I2): 435-437.
- 1880-81. *La Antigüedad del Hombre en el Plata*. París y Buenos Aires.
- 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.
- 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.
- 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.
- 1898. Sinopsis geológico-paleontológica de la República Argentina. En: *Segundo censo de la República Argentina* 1-4: 112-255, figs. 1-104. Buenos Aires.
- 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.
- 1904a. Recherches de morphologie phylogénétique sur les molaires supérieures des ongulés. *Anales del Museo Nacional Buenos Aires* 3: 1-541.
- 1904b. Paleontología Argentina. *Publicaciones de la Universidad de La Plata. Facultad de ciencias físico-matemáticas* 2: 1-79, figs. 1-72.
- 1904c. Nuevas especies de mamíferos cretáceos y terciarios de la República Argentina. *Anales de la Sociedad Científica Argentina* 58: 225-291.
- 1905. La perforación astragaliana en los mamíferos no es un carácter originariamente primitivo. *Anales del Museo Nacional Buenos Aires* 3 (4): 349-460.
- 1906. Les Formations sédimentaires du Crétacé Supérieur et du Tertiaire de Patagonie. *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires* 3 (8): 1-568.
- Berman, W.D. 1994. *Los carnívoros continentales (Mammalia, Carnivora) del Cenozoico en la provincia de Buenos Aires*. Tesis Doctoral. Universidad Nacional de La Plata. 413 pp. Inédito.
- Berta, A. & L.G. Marshall. 1978. South American Carnivora. En: Westfal, F. (Ed.) *Fossilium Catalogus I: Animalia*, Pars 126: V-IX, 1-48, La Haya.
- Boule, M. 1920. *Mammifères Fossiles de Tarija*. Imprimeire Nationale, Paris, 252 pp.
- Bravard, A. 1856. [Resumé de catalogue des collections paléontologiques. Inédito, Buenos Aires. (ver F. Ameghino, 1889: 315)].
- 1857. *Observaciones geológicas sobre diferentes terrenos de transporte de la hoya del Plata*. Imprenta y Litografía J. A. Berheim, Buenos Aires, 80 pp.
- 1860. Catalogue de Espèces d'Animaux Fossiles recueillies dans l'Amérique de Sud. Inédito, Paraná, 1860 (ver Burmeister, 1879; Lydekker, 1885: 157).
- Burmeister, H. 1864. Fauna Argentina. I. Mamíferos Fósiles. *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires* I: 123-142.
- 1879. Description physique de la République Argentine d'après 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
- 1891. Adiciones al examen crítico de los mamíferos fósiles tratados en el artículo IV anterior. *Anales del Museo Nacional Buenos Aires* 3: 375-400.
- Carlini, A. & E.P. Tonni. 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.
- 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.
- Cione, A.L. & E.P. Tonni. 1995. Chronostratigraphy and «land-mammal ages» in the Cenozoic of southern South America: principles, practices, and the «Uquian» problem. *Journal of Paleontology* 69: 135-159.
- Cope, E.D. 1879. The cave bear of California. *American Naturalist* 13: 791.
- Davis, D.D. 1964. The giant panda. A morphological study of evolutionary mechanism. *Fieldiana-Zool., Mem.*, Chicago Mus. Nat. Hist. 3: 1-399.
- Fariña, R.A., S.F. Vizcaíno & M.S. Bargo. 1998. Body mass estimations in Lujanian (Late Pleistocene-Early Holocene of South America) mammal megafauna. *Mastozool. Neotropical* 5 (2): 87-108.
- Flower, W.H. & R. Lydekker. 1891. *An introduction to the study of mammals living and extinct*. 763 pp., 357 figs., London
- 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 vivants 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.
- 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.
- 1873. Mémoire sur plusieurs espèces de mammifères fossiles propres á l'Amérique méridionale. *Mem. Soc. Geol. France* (2) IX (5): 1-44.
- Gervais, H. & F. Ameghino. 1880. *Les Mammifères fossiles de l'Amérique du Sur*. Buenos Aires, Igon Hnos. y Paris, F. Salvy, xi + 225 pp.
- Geoffroy St. Hillaire, E. & F. Cuvier. 1825. *Historie Naturelle des Mamíferes*, Vol. 3. [Pt. 50, fig. 218.]
- 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.
- Hay, O.P. 1902. Bibliography and Catalogue of the Fossil Vertebrata of North America. *Bull. U. S. Geological Survey* 179: 868 pp.
- Hoffstetter, R. 1963. La faune Pléistocène de Tarija (Bolivia). Note préliminaire. *Bull. du Muséum National d'Histoire Naturelle* 35 (2): 194-203.
- 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.
- 1928. Contribución al conocimiento de los grandes cánidos extinguidos de Sud América. *Anales de la Sociedad Científica Argentina* 106 (1-3): 25-65.
- 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. & C. Ameghino. 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. & A.G. Olazabal. 1959. Los prociénidos extinguidos del género *Chapalmalania* Ameghino. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales*, (Ciencias zoológicas) 6 (1): 1-59. figs. 1-13.
- Kurtén, B. 1966. Pleistocene bears of North America: 1 Genus *Tremarctos*, spectacled bears. *Acta Zoologica Fennica* 115: 1-120.
- 1967. Pleistocene bears of North America: 2 Genus *Arctodus*, short faced bears. *Acta Zoologica Fennica* 117: 1-60.
- Leidy, J. 1854. Remarks on *Sus americanus*, or *Harlanus americanus* and on other extinct mammals. *Proceedings Acad. Sci. Philadelphia* 7: 89-90.
- Linneo, C. 1758. *Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species cum characteribus, differentiis, synonymis, locis*. Editio decima, reformata, Stockholm, Laurentii Salvii, 1: 1-824 pp.
- Lund, P.W. 1839. Coup d'oeil sur les espèces éteintes de mammifères du Brésil; extrait de quelques mémoires á l'Académie royal des Sciences de Copenhague. *Ann. Scien. Nat.* (Zoologie, 2) 11: 214-234. Paris.
- 1840a. Blik paa Brasiliens dyreverden för sidste jordomvaeltning. *Tredie Afhandling: Fortsaettelse af Pattedyrene*. Lagoa Santa. d. 12 september 1838. Copenhague: 1-56 pp.
- 1840b. Tillaeg til de to Sidste Afhandling 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. 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.
- Matthew, W.D. 1929. Critical observations upon Siwalik Mammals. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 56 (7): 437-560.
- Merriam J.C. & 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.
- Mones, A. 1985. Redescubrimiento de algunos tipos de mamíferos fósiles sudamericanos. *Comunicaciones Paleontológicas del Museo de Historia Natural de Montevideo*, 13 (1): 201-205.
- 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.
- Nelson, M.E. & J.H. Madsen. 1983. A Giant Short-faced Bear (*Arctodus simus*) from the Pleistocene of Northern Utah. *Trans. Kansas Acad. Scien.* 86 (1): 1-9.
- 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. Rio Grande do Sul* 23 (2): 105-122.
- 1960. Um urso extinto do Brasil. *Bol. Soc. Brasileira de Geol.* 9 (1): 5-27.
- 1970. Paleontologia da regio de Lagoa Santa, Minas Gerais, Brasil. *Bol. Mus. Hist. Nat.* 1: 1-21.
- Perea, D. & M. Ubilla. 1983. *Arctodus pamparus* (Amegh) (Mammalia, Ursidae) en sedimentos Lujanenses del dep. Río Negro, Uruguay. *Jornadas de Ciencias Naturales, Resúmenes y Comunicaciones*: 88-91, Montevideo.
- 1985. Caracterización de dos patrones morfológicos en Tremarctinae (Carnivora, Ursidae) extinguidos de Sud América. *Jornadas Zoológicas de Uruguay, Actas*: 25-27, Montevideo.
- 1998. South American Fossil Bears (Ursidae, Tremarctinae). *VII Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía, Actas*: 70, Bahía Blanca.
- Prevosti, E.J., A. Prieto, M. San Roman & F. Morello. 2001. Un nuevo registro de *Arctotherium* (*Pararctotherium*) (Carnivora, Ursidae, Tremarctinae) del Pleistoceno Superior de la Patagonia Austral (Magallanes, Chile). *Ameghiniana Suplemento de Resúmenes* 38 (4): 15R.
- Prevosti, E.J., L.H. Soibelzon, A. Prieto, M. San Roman & F. Morello. 2003. The Southernmost Bear: *Pararctotherium* (Carnivora, Ursidae, Tremarctinae) in the Latest Pleistocene of Southern

- Patagonia, Chile. *Journal of Vertebrate Paleontology* 23 (3): 709-712.
- 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.
- 1931. Lista de los vertebrados fósiles del Plioceno superior de Buenos Aires. *La Semana Médica* 53: 1-19.
  - 1932. Sobre una mandíbula de *Arctotherium* descubierta en las excavaciones del subterráneo Lacroze. *Revista de Medicina y Veterinaria* 19: 1-8.
  - 1936. Distribución de los vertebrados fósiles del Ensenadense. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba* 33 (3): 183-214.
  - 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.
  - 1938. Sobre varios restos de osos de la fauna Ensenadense. *Anales de la Sociedad Científica Argentina* 126: 227-237.
  - 1949. El Puelchense de Buenos Aires y su fauna (Plioceno Medio). Segunda parte. *Publicaciones del Inst. Fisiogr. Geol. Rosario* 36: 100-242.
- Shreber, J.C.D. von. 1775. *Die Saugethiere in Abbildungen nach der Natur, mit Beschreibungen*. 4°, Erlagen, 936 pp.
- Smith Woodward, L.L.D., 1900. On some remains of *Grypotherium (Neomyiodon) listai* and associated mammals from cavern near Consuelo Cove, Last Hope Inlet, Patagonia. *Proc. Zool. Soc. London* 1: 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.
- 2002. *Los Ursidae (Carnivora, Fissipedia) fósiles de la República Argentina. Aspectos Sistemáticos y Paleoecológicos*. Tesis Doctoral. Universidad Nacional de La Plata. 239 pp., 42 Figs., 16 Tablas. Inédito.
- Soibelzon, L.H. & M. Bond. 1998. Los Ursidae (Mammalia: Carnivora) Fósiles de la República Argentina. *X Congreso Latinoamericano de Geología y VI Congreso Nacional de Geología Económica*, Actas I: 275-279.
- Soibelzon, L.H., M. Bond & E. Soibelzon. 2000. The Systematic Identity of the type of *Arctotherium Bonariensis* Gervais, 1852 (Ursidae: Tremarctinae). *Ameghiniana Suplemento de Resúmenes* 37 (4): 79R.
- Soibelzon, L.H. & A. Carlini (en prensa). Deciduous teeth morphology of some tremarctines (Ursidae, Tremarctinae). Descriptions, comparissons and possible phylogenetic implications. *Ameghiniana* 41 (2).
- Soibelzon, L.H., J. Gelfo & R. Pascuali. 1999. Bioestratigrafía del valle del río Arrecifes, Prov. de Buenos Aires, Argentina. *XIV Congreso Geológico Argentino*, Actas I: 381-384.
- Soibelzon, L.H., F.I. Isla & A. Dondas. 2001b. Primer registro de tres individuos asociados de *Arctotherium latidens* (Ursidae: Tremarctinae). *Ameghiniana Suplemento de Resúmenes* 38 (4): 40R-41R.
- Soibelzon, L.H. & E. Soibelzon, 1999. A new record of *Arctotherium bonariensis* (Ursidae, Tremarctinae) from Buenos Aires Province, Argentina. *Ameghiniana Suplemento de Resúmenes* 36 (4): 20R-21R.
- Soibelzon, L.H., E. Soibelzon, J. Nadoszitzko, J. Rodriguez & M. Medina. 2001c. *Arctotherium latidens* (Ursidae: Tremarctinae) en el Ensenadense de la República Argentina. *Ameghiniana Suplemento de Resúmenes* 38 (4): 41R.
- Soibelzon, L.H., E.P. Tonni & M. Bond. 2001a. *Arctotherium latidens* (Ursidae, Tremarctinae) en el Pleistoceno de la Provincia de Buenos Aires, Argentina. Comentarios Sistemáticos y Bioestratigráficos. *Congreso Latinoamericano de Geología*, Actas (versión electrónica sin paginación).
- Tedford, R.H. & J. Martin. 2001. *Plionarctos*, a Tremarctinae bear (Ursidae: Carnivora) from Western North America. *Journal of Vertebrate Paleontology* 21:311-321.
- Thunberg, C.P. 1820. Beskrifning och teckning pa etr nytt species, *Hyaena brunnea*. *Kongliga Vetenskapsakademiens Handlingar for ar:59-65*. Stockholm
- 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. & 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.
- Uvilla, M. & D. Perea. 1999. Quaternary vertebrates of Uruguay: A biostratigraphic, biogeographic and climatic overview; En: Tonni, E. P& Cione, A. L. (eds.) *Quaternary Vertebrate Paleontology in South America*. Quaternary of South America and Antarctic Peninsula 12, 75-90.
- Winge, H. 1895-1896. Jordfundne og nulevende Rovdyr (Carnivora) fra Lagoa Santa, Minas Geraes, Brasilien. *E Museo Lundii* 2 (4): 1-103.
- Yerena Ocando, E. 1987. *Distribución pasada y contemporánea de los úrsidos en América del Sur*. Seminario EA-7154. Universidad Simón Bolívar. 31 pp. Inédito.

Recibido: 30-X-2003

Aceptado: 20-III-2004